БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЭНЦИКЛОПЕДИЧЕСКИЙ
СЛОВАРЬ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЭНЦИКЛОПЕДИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЭНЦИКЛОПЕДИЧЕСКИЙ
СЛОВАРЬ

Главный редактор
М. С. ГИЛЯРОВ

МОСКВА
«СОВЕТСКАЯ ЭНЦИКЛОПЕДИЯ»
1986

НАУЧНЫЕ РЕДАКТОРЫ-КОНСУЛЬТАНТЫ

Чл.-корр. АМН СССР О. С. АДРИАНОВ (физиология животных), д-р биол. наук И. Г. АТАБЕКОВ (вирусология), д-р биол. наук А. С. БАТУЕВ (физиология животных), д-р биол. наук Л. В. БЕЛОУСОВ (эмбриология животных), д-р биол. наук Г. М. БЕЛЯЕВ (гидробиология), д-р биол. наук В. Я. БРОДСКИЙ (цитология), акад. ВАСХНИЛ К. З. БУДИН (культурные растения), д-р биол. наук В. И. ВАСИЛЕВИЧ (геоботаника), д-р биол. наук Д. Б. ВАХМИСТРОВ (физиология растений), д-р биол. наук А. Г. ВОРОНОВ (биогеография), д-р биол. наук Н. Н. ВОРОНЦОВ (териология), д-р биол. наук А. Е. ГАЙСИНОВИЧ (история биологии), чл.-корр. АН СССР М. В. ГОРЛЕНКО (микология), д-р биол. наук И. С. ДАРЕВСКИЙ (герпетология), д-р биол. наук Т. В. ЕГОРОВА (систематика высших растений), д-р биол. наук Т. А. ДЕТЛАФ (эмбриология животных), д-р биол. наук А. И. ИВАНОВ (орнитология), д-р биол. наук С. Г. ИНГЕ-ВЕЧТОМОВ (генетика), д-р биол. наук М. Э. КИРПИЧНИКОВ (систематика высших растений), чл.-корр. АН СССР Е. Н. КОНДРАТЬЕВА (микробиология), чл.-корр. АН СССР В. Л. КРЕТОВИЧ (биохимия), д-р биол. наук Н. С. ЛЕБЁДКИНА (анатомия и морфология животных), д-р биол. наук Ф. Ф. ЛИТВИН (биофизика), д-р биол. наук С. В. МЕЙЕН (палеоботаника), д-р биол. наук Г. А. МАЗОХИН-ПОРШНЯКОВ (энтомология), д-р биол. наук Н. П. НАУМОВ (экология), кандидат биол. наук К. Н. НЕСИС (малакология), чл.-корр. АМН СССР Ю. А. ПАНКОВ (эндокринология), д-р биол. наук Н. В. ПАРИН (ихтиология), д-р биол. наук Ю. Е. ПЕТРОВ (альгология), д-р биол. наук В. А. ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ (эмбриология растений), д-р биол. наук Т. А. РАБОТНОВ (фитоценология), д-р биол. наук И. Б. РАЙКОВ (протозоология), д-р биол. наук Т. И. СЕРЕБРЯКОВА (анатомия и морфология растений), чл.-корр. АН СССР О. А. СКАРЛАТО (малакология), д-р биол. наук Л. С. СТЕПАНЯН (орнитология), д-р биол. наук В. Б. СУХАНОВ (анатомия и морфология животных), кандидат биол. наук М. И. УРЫСОН (антропология), чл.-корр. АН СССР Н. Г. ХРУЩОВ (гистология), д-р биол. наук В. Н. ШИМАНСКИЙ (палеонтология).

РЕДАКЦИЯ БИОЛОГИИ

Зав. редакцией А. В. СИМОЛИН, ст. науч. редакторы Р. М. ВОЛКОВА, Л. Ф. КОЛОБОВА, Л. А. ЛЕОНОВА, кандидат химич. наук Р. А. МАТВЕЕВА, Б. П. САМСОНОВ, И. В. ТЕТЮРЁВА, Э. А. ШИМБИРЁВА, науч. редакторы О. А. МАЛЯВСКАЯ, Л. И. МАНУИЛЬСКАЯ, Е. В. НИКОЛАЕВА, кандидат биол. наук Н. Н. САФОНОВ, мл. редакторы Т. Г. МОРОЗОВА, Т. Л. НИКИФОРОВА, Н. Ю. НИКОНЮК.

В подготовке словаря принимали также участие:

Контрольная научно-методическая редакция — зав. редакцией д-р филос. наук Н. А. ЕГОРОВА, ст. науч. редактор кандидат биол. наук Н. Д. ШАСКОЛЬСКАЯ.

Редакция словника — зав. редакцией А. Л. ГРЕКУЛОВА, редактор С. В. РАДЧЕНКО.

Литературно-контрольная редакция — зав. редакцией М. М. ПОЛЕТАЕВА, редакторы Т. Н. ПАРФЁНОВА, Н. Г. РУДНИЦКАЯ, Т. Я. РЯБЦЕВА.

Группа библиографии — ст. науч. редактор В. А. СТУЛОВ, ст. редактор В. Г. СОКОЛОВА, редактор В. Н. СЕЛЕЗНЁВА.

Группа транскрипции и этимологии — науч. редакторы Н. П. ДАНИЛОВА, Е. Л. РИФ (этимология), А. Ф. ДАЛЬКОВСКАЯ, И. П. ОЛОВЯННИКОВА, Р. М. СПИРИДОНОВА, М. С. ЭПИТАШВИЛИ (транскрипция).

Справочно-информационная служба — руководитель кандидат историч. наук В. С. ЛУПАЧ, науч. редактор Л. А. СТАНКЕВИЧ, редакторы А. Е. МАХОВ, И. К. ПОЛЯКОВА.

Редакция иллюстрации — ст. художественные редакторы Г. Д. ЖУРАВЛЁВА, И. Н. САХАРОВА.

Редакция картографии — зав. редакцией И. В. КУРСАКОВА, науч. редактор Н. Н. КОВАЛЁВА, мл. редактор Л. М. СОЛУЯНОВА.

Отдел комплектования — зав. отделом Р. Б. ИВАННИКОВА, мл. редактор Л. А. МЕДВЕДЕВА.

Техническая редакция — зав. редакцией А. В. РАДИШЕВСКАЯ, ст. технический редактор Р. Т. НИКИШИНА.

Корректорская — зав. Н. М. КАТОЛИКОВА.

Группа считки и изготовления наборного оригинала — руководители группы А. Ф. ПРОШКО, Т. И. БАРАНОВСКАЯ.

Отдел перепечатки рукописи — зав. отделом Л. А. МАЛЬЦИНА.

Производственный отдел — зав. отделом Л. М. КАЧАЛОВА, ст. инженер В. Н. МАРКИНА, науч. редактор И. А. ВЕТРОВА.

Главный художник издательства — Л. Ф. ШКАНОВ.

Цветные рисунки на вклейках художников П. А. ЖИЛИЧКИНА, В. Д. КОЛГАНОВА, Н. Н. КОНДАКОВА.

$Б\frac{2001000000-006}{007(01)-86}$ КБ—7—19—1986

ОТ ИЗДАТЕЛЬСТВА

Настоящая книга — первый опыт создания универсального энциклопедического словаря по биологии на русском языке. Настоятельная потребность в достаточно полном биологическом справочнике энциклопедического типа ощущается давно и диктуется как важностью научных результатов, полученных в различных направлениях биологии в 20 веке, так и быстро возрастающим значением этих результатов для ряда других наук и для практики. Общепризнано, что начиная с середины 20 века биология прочно заняла одно из ведущих мест в современном естествознании. Особенно значительными были успехи в 50—60-х годах молекулярной биологии — направления, рождение и развитие которого связано с широким проникновением в биологию методов и идей физики, химии и математики. Раскрытие химической природы генетического материала (двойная спираль ДНК), способов хранения и реализации наследственной информации, объяснение принципов функционирования биологических систем процессами, происходящими на уровне молекул, — эти и другие достижения получили громкую известность (которую, вероятно, можно сравнить с популярностью теории относительности в 20-е годы или ядерной физики — в 40—50-е годы) и стимулировали развитие многих традиционных биологических наук. Вместе с тем успехи молекулярной (или несколько шире — физико-химической) биологии обусловили развитие генетической и клеточной инженерии, ряда других методов, получивших выходы в медицину, сельское хозяйство и промышленность (биотехнология).

Несколько позднее столь же широкую известность приобрело направление, которое можно назвать биосферно-экологическим. Созданная в значительной степени трудами наших отечественных учёных, эта область исследований также имеет общенаучное значение и также жизненно необходима для практики — охраны и рационального использования живой природы, поддержания окружающей среды в состоянии, пригодном для жизни (и человека, и всех населяющих Землю биологических видов), выработки нового, экологического мышления, без которого невозможно дальнейшее разумное взаимодействие человечества с биосферой. Развитие биологии на этих двух направлениях со всей очевидностью показало плодотворность междисциплинарного подхода к решению биологических проблем. Однако на каком бы уровне — молекулярном, клеточном, организменном или биосферном — ни работал исследователь, в конечном счёте он имеет дело с определёнными организмами — представителями тех или иных видов, родов, семейств и т. д. Наметившееся в период расцвета молекулярной биологии охлаждение к систематике (как и некоторым другим традиционным разделам биологии) впоследствии сменилось широким признанием её важности, в том числе и для новых направлений. В целом, несмотря на естественное привлечение сил и внимания к быстро развивающимся пограничным направлениям, последние 10—15 лет убедительно показали, что традиционные биологические науки полностью сохраняют своё значение. Поэтому при формировании структуры «Биологического энциклопедического словаря» должное место и внимание уделено классической биологии.

Быстрое развитие пограничных областей биологии, участие в этой работе не только биологов, но и представителей других наук (со свойственными этим наукам подходами и понятийным аппаратом), а также популяризация наиболее важных результатов средствами массовой информации, породили множество проблем, связанных с употреблением научной терминологии. Эти проблемы часто игнорируются в специальной биологической литературе, но они становятся чрезвычайно острыми и сложными при создании словарей и энциклопедий. Некоторые из этих проблем целесообразно отметить. Во-первых, в научную литературу практически беспрепятственно проникает профессиональный жаргон, удобный и понятный лишь небольшой группе узких специалистов. При этом термины, появившиеся в зарубежной литературе, часто не переводятся на русский язык, а транслитерируются, что существенно усложняет и без того уже сложный язык науки, засоряет русский язык. В других случаях (например, при стремлении к краткости перевода) транслитерация ведёт к появлению в русском языке терминов, прообразы которых на языке оригинала терминами в строгом смысле не являются. Во-вторых, некоторые термины и понятия, попадая из научной литературы в популярную, часто изменяют свой первоначальный объём и смысл (в последние годы яркий пример этому — судьба термина «экология»). И наконец, в-третьих, нельзя не учитывать распространённой, к сожалению, практики, когда исследователи не всегда оправданно стремятся ввести новую терминологию, чтобы подчеркнуть новизну и значительность собственных исследований. Разумеется, задача упорядочения терминологии, применяемой в современной биологической литературе и исследовательской практике, не ставилась при работе над Словарём. Для этого требуется совместная работа как биологов, так и лингвистов, опирающаяся на тщательно разработанные общие принципы. Здесь же, подчеркнув неизбежность такой работы в будущем, необходимо отметить, что Словарь не является нормативным изданием в области терминологии, а лишь в той или иной степени отражает практику, существующую в современной научной литературе. Поэтому, в частности, в ряде случаев отдаётся предпочтение широко бытующим терминам, а не их номенклатурным вариантам. Если термин имеет различные значения или разные термины обозначают близкие понятия, а также в тех случаях, когда существуют расхождения в употреблении термина, в Словаре обычно делаются необходимые оговорки или разъяснения. В целом же проблему отражения в Словаре современной биологической терминологии, в том числе проблему оптимального соотношения традиционной и новой терминологии, пришлось решать прагматически. К этому следует добавить, что энциклопедическое издание есть, прежде всего, свод общепринятых, устоявшихся фактов, понятий, взглядов и вследствие этого всегда несколько запаздывает в отражении живого развития науки.

* * *

«Биологический энциклопедический словарь» — универсальное справочное издание, предназначенное как для биологов, так и для широкого круга представителей смежных наук, учащихся и всех интересующихся живой природой. Словарь включает около 7600 статей («чёрных слов»). Значительное место отведено анатомии, морфологии, цитологии, генетике, биохимии, эмбриологии, физиологии, экологии, биогеографии, эволюционному учению, представлены основные термины и понятия быстро развивающихся молекулярной биологии, иммунологии, этологии, хронобиологии и некоторых других биологических наук и направлений.

В Словаре соблюдены основные правила, принятые в советских энциклопедических изданиях — алфавитное расположение статей, система отсылок (напечатаны *курсивом*), принципы сокращения и т. п. Если название статьи состоит из двух или более слов, их порядок обычно соответствует тому, который употребляется в биологической литературе (например, **Альтруистическое** по-

ведение, Нервный импульс). Инверсия допускается в тех случаях, когда на первое место целесообразно вынести главное по смыслу слово (например, **Катастроф теория**) или если в название входит имя собственное (например, **Пуркине клетки**). К основным анатомо-морфологическим терминам в скобках даётся латинский эквивалент, например **Глаз** (oculus), **Венчик** (corolla), к терминам, перешедшим в русский язык из других языков, в скобках даётся краткая этимологическая справка (не приводится для названий химических веществ). Синонимы основного термина приводятся вслед за чёрным словом или после латинского названия или этимологической справки (набраны в разрядку).

Существенную часть Словаря занимают статьи о группах организмов различного таксономического ранга — от видов до царств. Включение такого большого (и по числу статей, и по объёму) систематического материала в универсальный биологический справочник представляется оправданным. Во-первых, мир живых существ бесконечно интересен и значителен сам по себе, независимо от узкой специализации биолога. Во-вторых, в статьях о группах организмов раскрываются и наполняются конкретным содержанием многие морфологические, экологические, биогеографические, эволюционные и другие термины и понятия. И, в-третьих, это та часть Словаря, которая будет особенно интересна широкому кругу читателей, всем тем, кто неравнодушен к удивительному разнообразию живых форм на Земле, их современному состоянию и сохранению в будущем (данные Красной книги МСОП и Красной книги СССР приведены с возможной полнотой).

Естественно, что разные крупные группы организмов представлены в Словаре неравномерно — низшие растения гораздо меньшим числом статей, чем высшие, беспозвоночные менее подробно, чем позвоночные, и т. д. При отборе учитывались распространённость и известность таксона, особенности биологии, практическое значение, современное состояние и др. Большее внимание уделено представителям флоры и фауны СССР. В систематических статьях, соответствующих нисходящему ряду: тип (отдел) → классы → отряды (порядки) → → семейства → роды → виды, информация распределена таким образом, чтобы избежать повторений. Так, если в статье об отряде животных (или порядке растений) приводятся какие-либо морфологические, экологические или другие данные, общие для всех представителей этого отряда (порядка), то в статьях о подчинённых таксонах они, как правило, не повторяются (например, в статье «Аистообразные» сказано, что птицы этого отряда моногамы, и эта информация больше не приводится в статьях о семействах, родах и видах, относящихся к этому отряду). Поэтому для получения более полной информации о какой-либо группе организмов следует посмотреть статьи о таксонах, расположенных на систематической лестнице как выше, так и ниже данной группы. Эта задача облегчается тем, что в статьях о таксонах более высокого ранга названы основные входящие в него таксоны более низкого ранга, причём если после русского названия таксона стоит его латинское название, соответствующей статьи в Словаре нет; если же в тексте статьи даётся только русское название таксона, а его латинское название опущено, значит об этом таксоне есть самостоятельная статья.

С другой стороны, любой таксон определяется по отношению к первому вышестоящему таксону, статья о котором есть в Словаре (например, джейран определяется как млекопитающее рода газелей, а грач как птица семейства вороновых). Понятно, что многие цепочки такого рода короткие и обрываются на достаточно высоких таксонах; в других случаях опущены многие промежуточные звенья, но как бы ни были велики эти разрывы, все систематические статьи одного ряда всегда связаны между собой. Если в дефиниции указывается принадлежность данного таксона к таксону более высокого ранга, о котором нет статьи, то при русском названии обычно даётся латинское. Таким образом, в статьях по систематике отсутствие латинского названия при русском названии является своеобразной отсылкой, свидетельством того, что статья о данной группе есть в Словаре. Это правило не распространяется на статьи по морфологии, экологии и др., в которых те или иные таксоны чаще называются только по-русски, независимо от того, есть о них статьи или нет. Латинские названия видов и родов набраны *курсивом*.

Приводимая при статьях литература, как правило, носит конкретный характер, то есть тесно связана с предметом данной статьи. Общие курсы, монографии, имеющие лишь частичное отношение к предмету статьи, обычно не приводятся. Предпочтение отдано последним изданиям на русском языке. В конце Словаря в виде приложения помещён краткий список литературы по основным биологическим наукам, имеющий самостоятельное справочное значение.

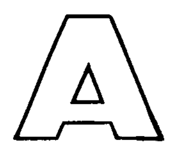
Важная часть Словаря — именной и предметный указатели и указатель латинских названий организмов. В именной указатель включены сведения о годах жизни и национальной или государственной принадлежности учёных. Поэтому эти данные опущены в основном тексте Словаря. В предметный указатель вынесены все термины основного словника (названия статей), синонимы, а также термины, используемые в тексте статей. Таким образом существенно увеличена справочность издания.

* * *

В работе над Словарём участвовало свыше 500 авторов (их список приведён в конце книги) и научных консультантов, главным образом сотрудники различных институтов АН СССР, а также Московского и Ленинградского государственных университетов, Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина и ряда других учреждений. Редакционную коллегию с самого начала работы над изданием возглавлял выдающийся советский биолог академик Меркурий Сергеевич Гиляров (1912—85). М. С. Гиляров принимал активное участие в обсуждении и редактировании важнейших материалов (особенно по общей биологии, эволюционному учению и энтомологии), написал для Словаря ряд статей. На заключительном этапе работы, когда все статьи были перепечатаны в алфавитном порядке, М. С. Гиляров начал с исключительным вниманием читать весь Словарь сплошь. Энциклопедически образованный биолог и тонкий доброжелательный редактор, он стремился сделать текст Словаря точнее, яснее, содержательнее. Он успел прочитать бо́льшую часть Словаря, последние материалы от него редакция получала уже из больницы. Редколлегия и издательство «Советская энциклопедия» с глубокой благодарностью отмечают большой и плодотворный вклад М. С. Гилярова в создание «Биологического энциклопедического словаря».

* * *

Редколлегия и редакция биологии отдают себе отчёт, что первое издание Словаря, посвящённого такой сложной и дифференцированной науке, как биология, не может быть свободным от недостатков и упущений. Все замечания и предложения, как по структуре Словаря в целом, так и по содержанию отдельных статей, а также указания на возможные неточности будут приняты с благодарностью; их следует направлять по адресу: 109817, Москва, Ж-28, Покровский бульвар, 8, издательство «Советская энциклопедия».



АБАКА́, текстильный банан (*Musa textilis*), многолетнее травянистое растение рода банан. Родина — Филиппинские о-ва; культивируют гл. обр. там же для получения из влагалищ листьев прочного волокна, наз. также А., или манильской пенькой.

АББРЕВИА́ЦИЯ (от лат. abbreviatio — сокращение, укорочение), сокращение числа стадий развития органов или их частей у животных организмов. Термин «А.» ввёл Б. С. Матвеев (1930), А. Н. Северцов называл это явление отрицат. *анаболией*. А. происходит в результате выпадения конечных стадий онтогенеза при *неотении* или *фетализации* и приводит к недоразвитию или редукции органов в филогенезе.

АБДОМИНА́ЛЬНЫЙ (от лат. abdomen — живот, брюхо), относящийся к животу, расположенный на брюшной стороне (у членистоногих — на брюшке). Напр., А. поры — отверстия целома, находящиеся на брюшной стороне тела у круглоротых и рыб. Ср. *Вентральный*.

АБИОГЕНЕ́З (от греч. а — отрицат. частица, *био...* и *...генез*), образование органич. соединений, распространённых в живой природе вне организма, без участия ферментов. В широком смысле А.— возникновение живого, т. е. исходная гипотеза совр. теории происхождения жизни. В сер. 20 в. экспериментально осуществлён абиогенный синтез белковоподобных и др. органич. веществ в условиях, воспроизводящих условия первобытной Земли. Ср. *Биогенез*.

АБИОТИ́ЧЕСКАЯ СРЕДА́ (от греч. а — отрицат. частица и biōtikós — жизненный, живой), совокупность неорганич. условий (факторов) обитания организмов. Факторы А. с. можно разделить на химич. (состав атмосферного воздуха, содержание в нём разл. примесей, состав мор. и пресных вод, донных отложений, грунта, почвы) и физич. (темп-ра воздуха, воды, барометрич. давление, господствующие ветры, течения, инсоляция, характер субстрата, радиац. фон и т. д.). Численность и распределение живых форм в пределах их ареала часто зависят от лимитирующих абиотич. факторов, необходимых для существования организмов, но представленных в минимуме, напр. вода в пустыне (см. *Либиха закон*). Организмы в результате историч. развития в конкретных условиях А. с. приспосабливаются к определ. комплексу факторов (к-рые становятся порой непременными условиями их существования) и в процессе жизнедеятельности сами изменяют А. с. (поддержание в атмосфере соотношения CO_2 и O_2, очистка воды животными-фильтраторами от взвесей, изменение гидротермич. режима под пологом леса, образование почв и т. д.).

АБИССА́ЛЬ (от греч. ábyssos — бездонный), зона мор. дна, соответствующая глубинам океанич. ложа (3000—6000 м). Занимает более 75% площади дна океана. Условия жизни в А. устойчивы, характеризуются отсутствием света, постоянными темп-рой (1—2 °С), солёностью (ок. 35‰) и гидростатич. давлением (30—60 МПа, или 300—600 атм), преобладанием илистых грунтов. Животный мир А. (бентос) существует за счёт органич. вещества, поступающего из поверхностных слоёв океана в виде детрита, фекалий и остатков отмирающих животных (т. н. дождь трупов), а вблизи континентального склона также за счёт сноса растит. и животных остатков с богатых жизнью мелководий. Большинство постоянных обитателей А., особенно её ниж. горизонтов, стенобатны, т. к. не могут выдерживать сильных изменений гидростатич. давления и существовать на меньших глубинах. Из-за высокого давления и скудности пищ. ресурсов фауна А. сильно обеднена. Хотя в А. представлено большинство крупных систематич. групп мор. животных, число видов не превышает неск. тысяч (1,5—3% видов мор. фауны). Наиболее характерны для А. голотурии (особенно отряда Elasipoda), мор. звёзды Porcellanasteridae, стебельчатые мор. лилии, нек-рые двустворчатые моллюски, многощетинковые черви, равноногие раки, бокоплавы, стеклянные губки, ряд рыб. У мн. абиссальных видов выработались нек-рые общие особенности, напр. низкая плодовитость, позднее созревание, большая продолжительность жизни и др. Биомасса бентоса в А. эвтрофных р-нов обычно не превышает 1 г/м², в А. олиготрофных падает до 0,01—0,05 г/м² и менее. Фотосинтезирующих растит. организмов в А. нет, микрофлора представлена гетеротрофными и хемосинтезирующими бактериями и низшими грибами. Толщу воды в пределах глубин А., населённую пелагич. животными, наз. абиссопелагиалью. См. схему 1 при ст. *Экологическая зональность водоёмов*.

АБОРА́ЛЬНЫЙ (от лат. ab — от и os, род. п. oris — рот), обращённый в сторону, противоположную ротовому отверстию, находящийся на противоположной рту стороне. Напр., А. орган — орган равновесия гребневиков, находящийся на полюсе, противоположном тому, на к-ром расположен рот. Аборально-оральная ось — задне-передняя ось тела. Ср. *Оральный*.

АБОРИГЕ́НЫ (от лат. ab origine — от начала), коренные обитатели (люди, животные, растения) к.-л. территории, страны. См. *Автохтоны*.

АБРИКО́С (*Armeniaca*), род деревьев и кустарников сем. розовых. Выс. до 15 м. Листья от удлинённо-овальных до сердцевидных, с зубцами на вершине, на длинных черешках, цветки одиночные, белые или розовые, распускаются раньше листьев. Плод — сочная костянка. 10 видов, преим. в горных р-нах умеренного пояса Азии. В СССР — 6 видов, в Ср. Азии, Вост. Сибири, на Д. Востоке. Неск. видов широко культивируют. А. обыкновенный, или культурный (*A. vulgaris*), разводят во мн. странах умеренного пояса, в СССР — в Ср. Азии, на Кавказе, в Крыму и др. р-нах на Ю. Украины, в Молдавии. Растения свето- и теплолюбивые, жаровыносливые, засухоустойчивые. А. сибирский (*A. sibirica*) и А. маньчжурский (*A. mandshurica*) — морозостойки. Плоды употребляются в свежем, сушёном виде и идут на переработку. В Китае, в Ср. Азии в культуре св. 5 тыс. лет, в Юж. Европе — 2 тыс. лет. А. обыкновенный (дикий) и А. маньчжурский — в Красной книге СССР.

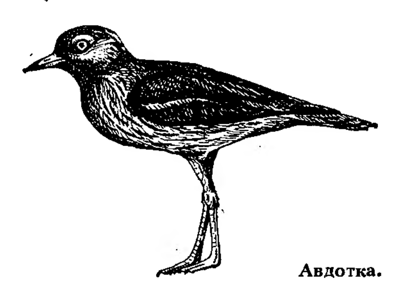
Абрикос сибирский: *а* — часть цветущего побега; *б* — ветвь с плодами; *в* — цветок в разрезе; *г* — плод в разрезе.

АБСЦИ́ЗОВАЯ КИСЛОТА́, гормон растений. По химич. природе — изопреноид. Индуцирует и увеличивает период покоя, ускоряет образование отделительного слоя при опадении листьев, тормозит рост отрезков стеблей и колеоптилей. Накапливается осенью в семенах и почках. Уровень А. к. в тканях зависит от соотношения её синтеза и распада (окисления) или связывания (гликозидирования). Биосинтез А. к. и гормонов роста — *гиббереллинов* происходит из общего метаболич. предшественника — мевалоновой к-ты. Предполагают, что существует система переключения путей превращения мевалоновой к-ты в А. к. или в гиббереллины, регулируемая избытком одного из этих продуктов. Препарат А. к. используется для изучения торможения ростового процесса.

АБУ́ТИЛОН (*Abutilon*), род растений сем. мальвовых. Травы (б. ч. многолетние), кустарники, полукустарники, редко небольшие деревья. Листья обычно цельные. Цветки б. ч. крупные, одиночные или в пазушных соцветиях, у мн. видов опыляются колибри. Плод дробный. Св. 100 видов, в тропич., субтропич. и отчасти умеренных поясах. А. Теофраста, канатник, или китайский джут (*A. theophrasti*),— однолетнее самоопыляющееся растение выс. до 1,5 м (в культуре до 4 м), с крупными сердцевидными листьями и жёлтыми цветками. Растёт от Средиземноморья до вост. побережья Азии, интродуцирован в Сев. Америку и Австралию; в СССР — единств. вид рода, на юге Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии и на юге Д. Востока, засоряет посевы. С древности культивируется в Китае и ряде др. стран для получения волокна. Из семян добывают технич. масло. Нек-рые виды А. разводят как декоративные.

АВДО́ТКОВЫЕ (Burhinidae), семейство журавлеобразных (иногда относят к ржанкообразным). Дл. 40—57 см. Ноги трёхпалые. Оперение защитной «пустынной» окраски. Обитатели степей, пустынь, берегов рек и морей. Активны в сумерки и ночью, хорошо бегают и летают. Моногамы. 3 рода, 9 видов, в осн. в тропиках и субтропиках (кроме Сев. Америки); в СССР 1 вид — авдотка (*Burhinus oedi-*

cnemus), на песчаных пустошах и по берегам рек и озёр от Ю. Белоруссии до оз. Зайсан. Перелётные птицы. В кладке 2 яйца. Питается насекомыми.



Авдотка.

АВИ́ДНОСТЬ антител (от лат. avidus — жадный), мера способности гетерогенной смеси антител связываться с соответствующим макромолекулярным (полидетерминантным) антигеном; осн. характеристика иммунных сывороток, напр. антитоксических. Характеризуется прочностью образующихся комплексов антиген — антитело. А. иммунной сыворотки зависит от *аффинности* содержащихся в ней антител, т. е. является усреднённой аффинностью.

АВОКА́ДО, персея американская (*Persea americana*), растение сем. лавровых. Вечнозелёные деревья выс. 8—10 (до 20—25) м, с крупными (до 600 г) грушевидными плодами, используемыми в пищу. Внутри мякоти находится косточка величиной с крупный грецкий орех. Для плодов и семян характерно высокое содержание жиров (до 30%). Растёт на Ю. Сев. Америки и в Юж. Америке, в лесах по склонам гор. Возделывают в тропиках и субтропиках — в США (Калифорния, Флорида), Бразилии, Аргентине, Австралии, на Кубе, Гавайских о-вах и др.; в СССР — на Черномор. побережье Кавказа.

АВРА́Н (*Gratiola*), род растений сем. норичниковых. Травы с супротивными листьями, одиночными цветками в пазухах листьев. Ок. 20 видов, в умеренных поясах и горах тропиков, в СССР — 2 вида. Евразиатский вид А. лекарственный (*G. officinalis*) встречается на сырых местах; все части растения ядовиты (содержат гликозид грациолин); применяется в медицине.

АВСТРАЛИ́ЙСКИЕ СТРА́ННИКИ (Pedionomidae), семейство журавлеобразных. Близки к трёхперстковым, но в отличие от них имеют задний палец, яйца грушевидной, а не овальной формы. Дл. 15—17 см. Крылья и хвост короткие, летают плохо. Единств. вид — *Pedionomus torquatus*. Населяет сухие степи Ю.-В. Австралии. Образ жизни наземный, скрытный. Часть популяции мигрирует (отсюда назв.). Питаются семенами и насекомыми. В кладке обычно 4 яйца. Насиживает и водит птенцов самец.

АВСТРАЛИ́ЙСКОЕ ФЛОРИСТИ́ЧЕСКОЕ ЦА́РСТВО (Australis), занимает Австралию и прилежащие острова. Флора отличается высоким эндемизмом, включая 12 эндемичных семейств — платизомовые (Platyzomataceae), давидсониевые (Davidsoniaceae), цефалотовые (Cephalotaceae), брунониевые (Brunoniaceae) и др. В состав флоры царства входит ок. 1500 родов, в т. ч. 115 родов папоротников, 4 саговников, 11 голосеменных, 320 однодольных, ок. 1000 двудольных; 30% родов и св. 80% видов — эндемики. Ядро австрал. флоры возникло из элементов древней голантарктич. флоры, но изоляция Австралии с эоцена и ксерофилизация флоры привели к выработке эндемичных видов и групп в сем. питтоспоровых (Pittosporaceae), эпакридовых (Epacridaceae), миопоровых (Myoporaceae) и др. Свидетельством связи с флорой Юж. Америки (через Антарктиду) является существование общих для обоих континентов семейств (араукариевые, подокарповые, винтеровые, протейные) и родов (нотофагус, *Hebe*, *Donatia*). Связи с флорой Юж. Африки, видимо, прервались ещё в меловом периоде и в очень слабой мере могли продолжаться позднее через Мадагаскар и Индию. На С. царства заметно влияние палеотропич. флоры. Во флоре А. ф. ц. доминируют акации и эвкалипты; большую роль играют многочисл. представители сем. миртовых (ок. 1300 видов), бобовых (ок. 1500), осоковых (530), а также орхидных, рутовых, стеркулиевых и др. Нек-рые эндемики, в осн. засухоустойчивые деревья и кустарники (почти весь род эвкалиптов и мн. акации), распространены в культуре по всему миру. А. ф. ц. разделяется на 3 области: Северо-восточноавстралийскую, Юго-западноавстралийскую, Центральноавстралийскую (Эремейскую). См. карту при ст. *Флористическое районирование*.

АВСТРАЛОПИТЕ́КОВЫЕ (Australopithecinae), подсемейство вымерших человекообразных обезьян, обычно включаемое в сем. гоминид. 3 вида — зинджантроп, парантроп, плезиантроп. Геол. возраст находок А. датируется концом плиоцена и началом плейстоцена. Костные остатки обнаружены (начиная с 1924) в Юж. Африке, в Вост. Африке — в ущелье Олдовай (Танзания), в долине р. Омо и в местности Хадар (Эфиопия), в р-не оз. Рудольф (Кения). А. имели небольшое тело (дл. 120—130 см), массу 30—40 кг, объём мозга составлял 500—600 см³; передвигались на двух ногах. Наряду с растительной потребляли мясную пищу. Обитали в открытой местности типа саванн. В качестве орудий защиты, нападения и добывания пищи могли использовать палки, камни. А., вероятно, жили группами, в к-рых существовало распределение обязанностей, напр. самки заботились о детёнышах, самцы охотились, охраняли группу. По мнению мн. антропологов, наиболее прогрессивные А. (презинджантропы) перешли к изготовлению орудий, создав самую раннюю культуру каменного века — олдовайскую, или галечную, и стали, т. о., древнейшими людьми. А. рассматривают и как стадию эволюции человека, непосредственно предшествовавшую возникновению древнейших людей (архантропов); вопрос остаётся дискуссионным.

АВТО..., ауто... (от греч. autós — сам), часть сложных слов, соответствующая по значению основе «само...» или словам «свой», «собственный», «автоматический» (напр., *автогамия*, *автолиз*).

АВТОГА́МИЯ (от *авто*... и ...*гамия*), 1) одна из форм самоопыления и самооплодотворения у высших растений; 2) самооплодотворение у одноклеточных организмов (гл. обр. у простейших), при к-ром сливаются два сестринских гаплоидных ядра в общей цитоплазме.

АВТОГЕНЕ́З (от *авто*... и ...*генез*), идеалистич. концепция в эволюц. учении, рассматривающая эволюцию как процесс развёртывания предсуществующих задатков, носящий целенаправленный характер и происходящий на основе изначальных внутренних потенциальных возможностей. Автогенетич. характер носят учения о градации Ж. Б. Ламарка, *аристогенез* Г. Осборна, *батмогенез* Э. Копа, *ортогенез* Т. Эймера, *номогенез* Л. С. Берга и др. Доказательства автогенетич. тенденций эволюции сторонники А. видят в явлениях эволюц. *параллелизма* и *конвергенции*. А. противопоставляется *эктогенезу*.

● Завадский К. М., Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920-е гг.), Л., 1973; Филипченко Ю. А., Эволюционная идея в биологии, 3 изд., М., 1977.

АВТО́ЛИЗ, аутолиз (от *авто*... и ...*лиз*), самопереваривание тканей, клеток или их частей под действием их собственных ферментов у животных, растений и микроорганизмов. А. происходит в организме при ряде физиол. процессов, напр. при метаморфозе, автотомии, инволюции матки после родов, молочных желёз после окончания секреции молока, при воспалит. и иммунологич. реакциях, в очагах омертвения, в клетках злокачеств. новообразований, при разложении тканей, а также при механич. измельчении тканей. А. микроорганизмов наблюдается при старении микробной культуры, повреждении клеток биол., химич., физич. агентами. При делении клеток А. подвергаются отд. участки цитоплазматич. мембран. А. происходит и при технологич. процессах — ферментации табака, чая, силосовании кормов и др.

АВТОМАТИ́ЗМ (от греч. autómatos — самодействующий, самопроизвольный), способность клеток, органов или целостного организма к ритмич. деятельности при отсутствии внешних побудит. факторов. Примерами А. могут служить движение протоплазмы в растит. клетках, мерцание ресничного аппарата у беспозвоночных, сокращения сердца, извлечённого из организма, в присущем ему ритме. В основе А. лежит цикличность метаболич. процессов в клетках или деятельности систем возбудимых клеток (нервных, мышечных). У высокоразвитых животных А. проявляется также в виде стереотипных действий (напр., движения конечностей, шеи, туловища при ходьбе), последовательность которых определяется работой соотв. отделов ЦНС. А. поведенческих актов животных и человека связан с выработкой в процессе научения динамич. стереотипа условных рефлексов, к-рый лежит в основе приспособления организма к постоянным факторам внеш. среды. См. также *Биологические ритмы*.

АВТОСПО́РЫ (от *авто*... и *споры*), апланоспоры у нек-рых хлорококковых водорослей, формирующиеся бесполым путём внутри материнской клетки и подобные ей по форме.

АВТОТО́МИЯ, аутотомия (от *авто*... и греч. tomé — отсечение), самопроизвольное отбрасывание конечностей, хвоста или др. частей тела, наблюдаемое у мн. животных при резком их раздражении, напр. при схватывании хищником. А. свойственна мн. беспозвоночным: нек-рые гидроидные полипы и актинии могут отбрасывать щупальца, немертины и кольчатые черви — конец тела, морские лилии, морские звёзды и др. иглокожие — лучи, моллюски — сифоны, ракообразные — клешни и целые конечности. Из позвоночных А. наблюдается лишь у нек-рых ящериц, к-рые могут отбрасывать хвост. А.— защитная реакция, в основе к-рой лежит рефлекторный процесс. У ящериц, напр., А. управляется

нервным центром, расположенным в спинном мозге, а отделение хвоста происходит при резком сокращении мышц в том месте позвоночника, где находится поперечная хрящевая пластинка. А. обычно связана со способностью восстанавливать утраченные части тела — регенерацией, к-рая легче всего происходит в месте А.

АВТОТРОПИ́ЗМ (от *авто...* и *тропизм*), самопроизвольное устранение излишнего изгиба осевых органов растений после прекращения действия фактора, вызвавшего его (геотропич. или тигмотропич. индукция). Напр., выпрямление стеблей злаков, полёгших от дождя.

АВТОТРО́ФНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ, автотрофы (от *авто...* и *...троф*), организмы, использующие для построения своего тела CO_2 в качестве единственного или гл. источника углерода и обладающие как системой ферментов для ассимиляции CO_2, так и способностью синтезировать все компоненты клетки. Нек-рые А. о. могут нуждаться в экзогенных (поступающих извне) витаминах или факторах роста. А. о. противопоставляются *гетеротрофным организмам*, использующим экзогенные органич. вещества. К А. о. относятся наземные зелёные растения, водоросли, фототрофные бактерии, способные к фотосинтезу, а также нек-рые бактерии, использующие окисление неорганич. веществ — хемоавтотрофы (см. *Хемосинтез*). Подавляющее большинство А. о. ассимилирует CO_2 через восстановительный *пентозофосфатный путь*. У нек-рых бактерий, напр. метанобразующих, CO_2 ассимилируется иным путём. Обсуждается возможность отнесения к А. о. бактерий, использующих в качестве источника углерода метан. А. о.— первичные продуценты органич. вещества в биосфере, образующие первый трофич. уровень в сообществах. Роль фотосинтезирующих А. о. в природе является определяющей, т. к. они образуют осн. массу органич. вещества в биосфере — ок. $162 \cdot 10^9$ т/год, в т. ч. $^2/_3$ дают наземные растения (см. *Первичная продукция*). Вклад др. групп А. о. количественно невелик. Деятельностью А. о. определяется как существование всех др. организмов, так и ход биогеохимич. циклов в круговороте веществ в природе.

АВТОХО́РИЯ (от *авто...* и *...хория*), распространение диаспор без участия к.-л. агентов. Осуществляется в двух осн. формах: 1) самопроизвольное опадение спелых диаспор (плодов, семян и т. п.) под собственной тяжестью (барохория); 2) активное разбрасывание семян (в радиусе от 1 до 15 м) при внезапном вскрывании плодов вследствие высокого и неравномерного напряжения тканей в околоплоднике (автомеханохория). Эта форма А. присуща и сочным плодам (нек-рые тыквенные, бальзаминовые), но чаще сухим (бобовые, гераниевые, виды фиалки и др.). Ср. *Аллохория*.

АВТОХТО́НЫ (от *авто...* и греч. chthōn — земля), аборигены, организмы, со времени своего становления обитающие в данной местности. Напр., утконос, эвкалипт — А. Австралии, дикий картофель — А. Юж. Америки. А. обычно составляют древнее ядро к.-л. флоры или фауны. Вопрос об А. может рассматриваться на разном систематич. уровне: так, виды-А. могут принадлежать к родам-аллохтонам, напр. для Кавказа ряд видов аллохтонного рода первоцвет являются А. Ср. *Аллохтоны*.

АГА́ВА (*Agave*), род растений сем. агавовых. Стебель укороченный, с розеткой крупных колючих листьев. Цветёт один раз в жизни, на 6—15-м году (редко позже), образуя цветонос дл. до 12 м с многочисл. цветками (до 17 тыс.), после чего отмирает. У нек-рых А. от корневищ отрастают новые растения. Св. 300 видов, в Мексике и прилегающих р-нах. А. американская (*A. americana*) завезена в Европу вскоре после открытия Америки. Культивируется как декор. растение в Средиземноморье, в СССР — на Юж. берегу Крыма и Черномор. побережье Кавказа. Из сладкого сока, собранного перед цветением, готовят пульке — нац. напиток Мексики. Мн. виды, особенно А. сизалевая (*A. sisalana*), используются для получения волокна, изготовления бумаги, а также в медицине.

АГА́ВОВЫЕ (Agavaceae), семейство б. ч. древовидных растений порядка лилейных. Листья обычно сидячие, у основания стебля или близ него, узкие, часто мясистые. Цветки, как правило, обоеполые, крупные, в колосьях, кистях или метёлках. 20 родов, в т. ч. агава, юкка, драцена; ок. 700 видов, в тропич. и субтропич. поясах обоих полушарий, преим. в сухих р-нах Америки. Иногда нек-рые роды А. включают в сем. лилейных, другие — в сем. амариллисовых.

АГА́МОВЫЕ (Agamidae), семейство ящериц. Дл. тела до 45 см. Голова покрыта мелкими роговыми щитками или чешуйками. Хвост обычно длинный, неломкий. 35 родов (круглоголовки, драконы, калоты, молохи, плащеносные ящерицы и др.), св. 300 видов, в Африке (на Мадагаскаре нет), Юго-Вост. Европе, Азии, Австралии и на Нов. Гвинее; в СССР 2 рода — агамы (*Agama*) и круглоголовки, 14 видов, в Ср. Азии. Ведут наземный, скальный или древесный образ жизни. Многие способны изменять окраску тела. Насекомоядные, реже растительноядные. Руинная агама (*A. ruderata*), обитающая на Ю. Азербайджана,— в Красной книге СССР. См. рис. 6—11, 18 в табл. 42.

АГА́Р, агар-агар, полисахаридный препарат, получаемый из нек-рых красных мор. водорослей. Состоит из агарозы, линейные молекулы к-рой построены из чередующихся остатков D- и L-галактозы, и агаропектина, в к-ром остатки галактозы частично этерифицированы серной к-той. Один из лучших природных гелеобразователей. Используется в микробиологии, биохимии, лабораторной технике и пищ. пром-сти.

АГА́РИКОВЫЕ, пластинчатые грибы (Agaricales), порядок гименомицетов. Плодовые тела мясистые, реже упругие, перепончатые или кожистые; состоят из шляпки и ножки (обычно центральной). Гименофор в виде радиально расходящихся пластинок, иногда сливающихся, или в виде трубочек и ячеек. Базидии одноклеточные, 4(2)-споровые. Часто плодовые тела на ранних стадиях развития одеты общим (одевает всё плодовое тело) или частным (соединяет края шляпки с ножкой, прикрывая формирующийся гименофор с гимением) покрывалом. 12 сем., наиболее крупные — агариковые, или шампиньоновые (Agaricaceae), и болетовые (в наст. время выделяют в самостоят. порядок Boletales). Ок. 8000 видов, во всех климатич. поясах обоих полушарий. Развиваются как сапротрофы на почве, отмершей древесине, реже как паразиты на живых деревьях, плодовых телах др. А. Микоризообразователи. Съедобные (белый, подосиновик, подберёзовик, маслята, шампиньоны и др.) и ядовитые виды.

● Вассер С. П., Агариковые грибы СССР, К., 1985.

АГА́ТИС, даммара (*Agathis*), род растений сем. араукариевых. Преим. высокие деревья (до 60 м) с колонновидным стволом (диам. 2—3 м и более) и густой раскидистой кроной. Листья плоские, б. ч. крупные, дл. до 15—18 см, шир. до 6 см, от эллиптических до продолговатых. Микростробилы цилиндрические, дл. до 6 см; шишки б. ч. шаровидные, диам. 6—15 см. Ок. 20 видов, в Нов. Зеландии, на о-вах Меланезии, в Юго-Вост. Азии и Вост. Австралии. Образуют чистые или смешанные леса в горах. Наиболее известен новозеландский вид — А. южный, или каури (*A. australis*),— дерево выс. до 60 м, диам. ствола до 6—10 м. Даёт смолу (как и нек-рые другие виды), т. н. каури-копал, используемую для изготовления лаков. Ценная древесина А. идёт на изготовление мебели, чертёжных досок. А. белый (*A. dammara*, или *A. alba*) и др. виды разводят в оранжереях.

АГГЛЮТИНА́ЦИЯ (от лат. agglutinatio — приклеивание), склеивание и агрегация антигенных частиц (напр., бактерий, эритроцитов, лейкоцитов и др. клеток), а также любых инертных частиц, нагруженных антигенами, под действием специфич. антител — агглютининов. Происходит в организме и может наблюдаться в пробирке. При А. двухвалентные антитела одним активным центром присоединяются к детерминантной группе одной из антигенных частиц, а другим — к другой, образуя решётку антиген—антитело. Помимо специфич. антител, А. эритроцитов и лейкоцитов может быть вызвана нек-рыми вирусами и лектинами. А. используется для выявления антигенов и антител (идентификации возбудителей инфекц. заболеваний, определения групп крови и т. п.).

Схема образования агглютината.

АГЛИКО́Н, неуглеводная часть молекулы *гликозида*.

АГОНИСТИ́ЧЕСКОЕ ПОВЕДЕ́НИЕ у животных (от греч. agōnistikós — способный к борьбе, воинственный), сложный комплекс действий, наблюдаемый во время конфликтов между особями одного вида и включающий взаимные угрозы, нападения на соперника, бегство от него, преследования и демонстрации подчинения. См. также *Агрессивное поведение*.

АГРАНУЛОЦИ́ТЫ (от греч. а — отрицат. частица, лат. granulum — зёрнышко и *...цит*), незернистые лейкоциты, белые кровяные клетки, не содержащие в цитоплазме зёрен (гранул). У большинства беспозвоночных А. одного вида — *амёбоциты*, у позвоночных двух — *лимфоциты* и *моноциты*.

АГРЕССИ́ВНОЕ ПОВЕДЕ́НИЕ у животных (франц. aggressif — нападающий, воинственный, от лат. aggredior — нападаю), действия животного, адресованные др. особи и приводящие к её

запугиванию, подавлению или нанесению ей физич. травм. Обычно А. п. рассматривается как составная часть внутривидового *агонистического поведения*, но иногда говорят и об агрессивности хищника по отношению к жертве и т. п. Так, птенец медоуказчика в первые часы после вылупления из яйца убивает птенцов птицы-хозяина, в гнезде к-рой он вывелся. Внутривидовое А. п. способствует формированию *иерархии* при высокой плотности популяции и территориальности при низкой её плотности. Часто А. п. проявляется уже на ранних стадиях онтогенеза (напр., у личинок паразитич. перепончатокрылых, вступающих в смертоносные драки друг с другом). А. п. птенцов у мн. видов хищных птиц (сов, поморников, цапель и др.) приводит к уничтожению младшего из них (каинизм), а иногда — и к поеданию его собратьями (*каннибализм*). На почве А. п. возможно также детоубийство (инфантицид) у чайковых птиц, хищных млекопитающих (львы), грызунов (суслики) и т. д. При защите групповой территории наблюдается коллективное А. п. хозяев по отношению к чужакам. Во мн. случаях А. п. стимулируется половыми гормонами.

АГРЕ́ССИ́НЫ, вещества, выделяющиеся в результате жизнедеятельности или при распаде патогенных бактерий и способствующие их размножению в тканях хозяина. По химич. природе — белки, полисахариды. Подавляют механизмы противоинфекц. иммунитета: нарушают функцию клеток иммунной системы, неспецифически связывают антитела, не проявляя при этом прямого токсич. действия.

АГРОБИОЦЕНО́З, агроценоз (от греч. agrós — поле и *биоценоз*), совокупность организмов, обитающих на землях с.-х. пользования, занятых посевами или посадками культурных растений. В А., как и в любом биоценозе, комплексы организмов, входящие в его состав, характеризуются разл. взаимоотношениями, в т. ч. трофич. (пищевыми) связями, образующими *трофические цепи*. В естеств. биоценозах сложный растит. покров, включающий множество видов растений, слагается исторически, а в А. (на полях, плантациях, в садах) растит. покров создаётся человеком и представлен обычно одним видом или даже сортом культивируемого растения и сопутствующими сорными видами. Комплексы организмов, кроме культивируемого растения, в А. формируются, как и в естеств. биоценозах, в результате естеств. отбора. Человек, создавая возделываемому виду благоприятные условия произрастания, подавляет др. виды (в А. регулирующая деятельность человека становится дополнительным жёстким фактором отбора). Виды растительноядных животных, не способные питаться возделываемым растением и переносить условия его культуры, подавляются, а способные — находят благоприятные условия, размножаются и могут повреждать культивируемые растения. Смена растит. покрова (а при защите урожая — и комплекса консументов) в А. происходит по воле человека.

Степень устойчивости отд. типов А. зависит от частоты и радикальности изменений, к-рым подвергается режим земель с. х. пользования. Комплексы организмов —обитателей земель под разл. с.-х. культурами, особенно в полевых севооборотах,— аналоги этапов *сукцессии* биоценозов. Наиболее устойчивы в А. обитатели почвы.

Интенсивная хоз. деятельность человека ведёт к замене естеств. биоценозов агробиоценозами, становящимися всё более важными регуляторами газового режима атмосферы. Поэтому для охраны окружающей среды важна правильная организация с.-х. ландшафта, обеспечивающая макс. усвоение растениями CO_2, ведущая к повышению первичной продуктивности А., т. е. росту урожайности с.-х. культур. Изучение структуры, устойчивости и продуктивности А. выделилось в самостоят. раздел биогеоценологии — агробиоценологию.

АГРОФИТОЦЕНО́З (от греч. agrós — поле и *фитоценоз*), растит. сообщество, создаваемое человеком путём посева или посадки возделываемых растений. В состав А. входят культурные и сорные растения. А. обладают осн. признаками фитоценозов — взаимодействием между растениями и между ними и средой и являются частью более сложных систем — агробиогеоценозов.

АГУ́ТИЕВЫЕ (Dasyproctidae), семейство грызунов. Дл. тела 32—80 см, хвоста 1—7 см; масса 1—10 кг. Имеют защёчные мешки. Конечности относительно длинные, особенно задние. Околоанальные железы выделяют резко пахнущий секрет. 4 рода: паки, агути и др., 16 видов, преим. в тропич. лесах Сев. и Юж. Америки, М. Антильских о-вов. Образ жизни одиночный, активны как днём, так и ночью. Быстро бегают. Роют норы, обитают около водоёмов, хорошо плавают. Растительноядны. Два раза в год рождают по 1—6 детёнышей. Объект охоты (ради мяса). У агути (*Dasyprocta*) дл. тела 41—62 см, хвоста 1—3,5 см; масса 1,3—4 кг; задние конечности трёхпалые, с копытовидными когтями. 12 видов, во влажных лесах и сухих саваннах Юж. Америки. Активны днём. Иногда запасают корма. Два раза в год рождают по 2—4 детёныша. Нек-рые зоологи разделяют А. на два семейства.

АДАМАНТОБЛА́СТЫ (от греч. adámas, род. п. adámantos — сталь и *...бласт*), амелобласты, ганобласты, специальные клетки зубной пластинки, вырабатывающие эмаль в коронке зуба.

АДАПТАЦИО́ННЫЙ СИНДРО́М, общий адаптационный синдром, совокупность изменений, возникающих в организме при состоянии стресса. У человека и высших животных выделяют три фазы А. с.: тревоги, сопротивления и истощения. Для фазы тревоги — первичного ответа организма на действие стрессоров — характерны увеличение и повыш. деятельность коры надпочечников, усиленная секреция адреналина, повышение концентрации сахара в крови (гипергликемия), а также сморщивание тимуса. В желудочно-кишечном тракте появляются кровоточащие язвочки. Активация системы гипоталамус — гипофиз — кора надпочечников вызывает гормональные сдвиги и обеспечивает мобилизацию защитных сил организма в ответ на действие стрессоров. Происходящие на этой фазе изменения функционально неоднозначны и не всегда полезны для организма (напр., повышение артериального давления — необходимый компонент физиол. мобилизации — при нек-рых сердечно-сосудистых заболеваниях может привести к инсульту или инфаркту). В фазе сопротивления усиливается секреция кортикостероидов, изъязвления исчезают; организм обнаруживает повыш. устойчивость (адаптируется) к действию стрессора. При длительном и интенсивном действии стрессора фаза сопротивления сменяется фазой истощения, к-рая сопровождается резким снижением сопротивляемости организма, ухудшением его физиол. характеристик, возникновением разл. заболеваний; вновь появляются язвы в желудочно-кишечном тракте. При продолжающемся воздействии стрессоров может наступить гибель. Механизмы, переводящие организм из фазы сопротивления в фазу истощения, до сих пор не установлены. Принадлежность фазы истощения к А. с. иногда считают спорной. См. также *Стресс*.

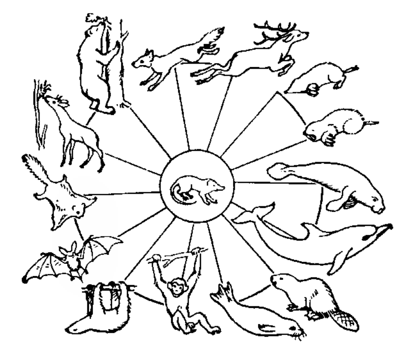
● Селье Г., Очерки об адаптационном синдроме, пер. с англ., М., 1960; Панин Л. Е., Биохимические механизмы стресса, Новосиб., 1983; Selye H., Hormones and resistance, B.— N. Y., 1971.

АДАПТА́ЦИЯ (позднелат. adaptatio — приспособление, прилаживание, от лат. adapto — прилаживаю), совокупность морфофизиол., поведенческих, популяционных и др. особенностей данного биол. вида, обеспечивающая возможность специфич. образа жизни в определ. условиях внеш. среды. А. формируются на протяжении всех стадий жизненного цикла особей вида (А. к условиям зародышевого и личиночного развития наз. эмбриоадаптациями). Различают общие А. (приспособления к жизни в обширной зоне среды, напр. конечности наземных позвоночных) и частные А. (специализации к определ. образу жизни, напр. специализир. формы конечностей копытных). Совокупность А. придаёт строению и жизнедеятельности организмов черты целесообразности. Механизм эволюц. развития А.— одна из центральных проблем биологии. Материалистич. решение проблемы развития А. впервые предложил Ч. Дарвин, показав, что А. возникают в результате действия естеств. отбора. Совершенство любой конкретной А. относительно, т. к. всегда возможны и более совершенные А. к данной среде обитания. Классич. теория естеств. отбора встретила затруднения при объяснении формирования сложных А., к-рые могут функционировать лишь при достаточной степени своего развития, напр. крылья птиц или насекомых и т. п. Решение проблемы А. в современной эволюц. теории дано материалистич. трактовкой концепций *преадаптации* и мультифункциональности органов. А. наз. также сам процесс выработки приспособлений организмов к условиям их существования.

АДАПТИ́ВНАЯ ЗО́НА, 1) определённый тип местообитаний с характерной совокупностью специфич. экологич. условий (море, пресные водоёмы, суша, почва и т. п.), представляющий среду обитания для разл. групп организмов, вырабатывающих соответствующие адаптации. 2) Совокупность адаптивных возможностей, характеризующая группу организмов (определ. типы адаптаций, осн. способы использования ресурсов внеш. среды, общие черты образа жизни, характерные для таксона в целом). В этом смысле говорят, напр., об А. з. класса птиц, отряда змей, семейства кошачьих и т. п. Сменой А. з. объясняют макроэволюц. преобразования (см. *Макроэволюция*).

АДАПТИ́ВНАЯ РАДИА́ЦИЯ, разветвление предкового ствола группы организмов в ходе приспособит. эволюции на обособленные ветви (филетич. линии), связанное с развитием адаптаций к разным условиям внеш. среды и способам использования её ресурсов (освоение

разл. местообитаний, убежищ, кормов, способов добывания пищи и т. п.). А. р. проявляется в разнообразии подчинённых таксономич. групп в пределах любого крупного таксона, напр. разл. виды кошачьих, разл. семейства хищных млекопитающих и т. п. А. р. начинается в пределах биол. вида в форме различий между популяциями, с обособлением подвидов, в результате действия



Адаптивная радиация плацентарных млекопитающих, имеющих общего предка (в центре).

дизруптивного отбора и происходит в эволюции любой длительно существующей группы организмов, поэтому её рассматривают как одну из закономерностей филогенеза. Концепция А. р., сформулированная В. О. Ковалевским (1875) и Г. Осборном (1915) независимо друг от друга, расширяет представления о *дивергенции*.

АДВЕНТИ́ЦИЯ (новолат. adventitia, от лат. adventicius — внешний), внешняя оболочка стенки кровеносных сосудов, образованная в основном соединительной тканью. В А. артерий и вен проходят кровеносные сосуды, питающие стенку — «сосуды сосудов» (vasa vasorum). А. вен и артериол относительно толще, чем А. артерий. Нек-рые авторы наз. А. соединительнотканные клетки, окружающие капилляры. А. наз. также наружный слой надкостницы.

АДГЕ́ЗИЯ клеток (от лат. adhaesio— прилипание), способность их слипаться друг с другом и с разл. субстратами. А. обусловливается, по-видимому, *гликокаликсом* и липопротеидами плазматич. мембраны. Для большинства клеток характерна избират. А.: после искусств. диссоциации клеток из разных организмов или тканей из суспензии собираются (агрегируют) в обособленные скопления преим. однотипные клетки. А. нарушается при удалении из среды ионов Ca^{2+}, обработке клеток специфич. ферментами (напр., трипсином) и быстро восстанавливается после удаления диссоциирующего агента. С нарушением избират. А. связана способность опухолевых клеток к метастазированию.

А́ДДАКС, антилопа-мендес (*Addax nasomaculatus*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела 150—170 см, выс. в холке 95—115 см. Рога у самцов и самок винтообразно закрученные (дл. 60—109 см). Средние копыта низкие, уплощённые, боковые — большие (приспособление к передвижению в песках). В Сев. Африке, в пустынях и полупустынях. Детёныш чаще один. В Красной книге МСОП.

АДЕНИЛАТЦИКЛА́ЗА, фермент класса лиаз. Локализован в цитоплазматич. мембранах живых клеток; катализирует образование циклич. 3′,5′-аденозинмонофосфата (цАМФ) из АТФ. Активность А. регулируется гормонально: адреналин, глюкагон и ряд гормонов гипофиза активируют А., а инсулин и простагландины ингибируют. Благодаря этому цАМФ опосредует действие гормонов и, действуя на активность цАМФ-зависимых протеинкиназ, осуществляет регуляцию важнейших биохимич. процессов: обмена гликогена, синтеза белка, катаболизма липидов, образования стероидов, влияет на проницаемость мембран и т. д. См. также *Циклические нуклеотиды*.

АДЕНИ́Н, 6-аминопурин, пуриновое основание. Наряду с гуанином и пиримидиновыми основаниями содержится во всех живых клетках в составе нуклеиновых к-т (ДНК и РНК). Структурный компонент аденозинфосфорных к-т, играющих первостепенную роль в биоэнергетике клетки, циклического 3′,5′-аденозинмонофосфата (цАМФ) — важного звена гормональной регуляции, коферментов (НАД, НАДФ, ФАД) и др. Под действием фермента аденозиндезаминазы удаляется 6-аминогруппа А. и образуется гипоксантин. Формулу см. при ст. *Нуклеотиды*.

АДЕНОВИ́РУСЫ (Adenoviridae), семейство ДНК-содержащих сферич. вирусов, лишённых внешней липопротеидной оболочки. Диам. вирусных частиц 70—90 нм, капсид икосаэдрический. Содержат единичную линейную двухцепочечную молекулу ДНК (мол. м. 20—29 млн.). Размножаются в клеточных ядрах позвоночных. В заражённых клетках подавляют синтезы ДНК, РНК и белков. Распространяются без переносчиков. Поражают разл. органы (большинство А. связано с респираторными инфекциями) млекопитающих (в т. ч. человека), птиц, могут вызывать образование опухолей.

АДЕНОЗИ́Н, нуклеозид, состоящий из пуринового основания аденина и углевода рибозы. Обнаружен во всех живых клетках в составе РНК и нек-рых коферментов (НАД, НАДФ, КоА, ФАД). Фосфорные эфиры А.— аденозинфосфорные к-ты — играют первостепенную роль в обмене веществ и энергии живого организма. Свободный А. образуется при распаде РНК и адениновых нуклеотидов. Ферментативное дезаминирование А. приводит к образованию инозина.

АДЕНОЗИНДИФОСФА́Т, АДФ, нуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и двух остатков фосфорной к-ты. В живых клетках находится преим. в комплексе с ионами Mg^{2+}. Образуется при фосфорилировании аденозинмонофосфата (АМФ) или при дефосфорилировании аденозинтрифосфата (АТФ). Являясь акцептором фосфорильной группы в процессах окислит. и фотосинтетич. фосфорилирования, а также фосфорилирования на уровне субстрата и биохимич. предшественником АТФ — универсального аккумулятора энергии, А. играет важную роль в энергетике живой клетки. Производное А.— АДФ-глюкоза — участвует в синтезе крахмала. См. также *Аденозинфосфорные кислоты*.

АДЕНОЗИНМОНОФОСФА́Т, АМФ, адениловая кислота, нуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и одного остатка фосфорной к-ты. В организме А. содержится в составе РНК, коферментов и в свободном виде. Концевой остаток А., всегда присутствующий в транспортных РНК, является существенным для связывания аминокислот, участвующих в синтезе белка. В клетках обнаружены полинуклеотиды, содержащие длинные последовательности остатков А. или целиком состоящие из остатков А. Синтез А. осуществляется из инозиновой к-ты за счёт энергии ГТФ при участии аспарагиновой к-ты. А. образуется также при дефосфорилировании АДФ или в реакциях, сопровождающихся отщеплением пирофосфата от АТФ. Фосфорилирование А., последовательно приводящее к АДФ (в аденилаткиназной реакции), а затем к АТФ, сопровождается аккумуляцией энергии. Наряду с 5′-АМФ («мышечной» адениловой к-той) обнаружена 3′-АМФ («дрожжевая» адениловая к-та), а также 2′-АМФ. О циклич. АМФ см. в ст. *Циклические нуклеотиды*. См. также *Аденозинфосфорные кислоты*.

АДЕНОЗИНТРИФОСФА́Т, АТФ, аденилпирофосфорная кислота, нуклеотид, содержащий аденин, рибозу и три остатка фосфорной к-ты; универсальный переносчик и осн. аккумулятор химич. энергии в живых клетках, выделяющейся при переносе электронов в дыхат. цепи после окислит. расщепления органич. веществ. В мышцах и др. тканях на долю А. приходится ок. 75% кол-ва всех адениловых нуклеотидов, при этом бо́льшая часть свободного А. находится в комплексе с ионами Mg^{2+}. Энергия А. заключена в 2 пирофосфатных связях (т. н. высокоэнергетич., или макроэргических) — между α- и β-, а также между β- и γ-фосфатными остатками. При гидролизе концевой пирофосфатной связи А. (pH = 7,0, $t°$ = 37 °С, избыток Mg^{2+}, концентрация 1 М) освобождается 8,4 ккал/моль. В реальных условиях живой клетки эта величина колеблется. Эта энергия может быть передана молекуле-акцептору фосфорильной группы и использована для биосинтеза разл. веществ, активного транспорта ионов, движения (включая мышечное сокращение), хемолюминесценции, производства электрич. энергии (напр., у рыб) и др. процессов жизнедеятельности. Расщепление АТФ может сопровождаться не только переносом на молекулу-акцептор фосфатной группы (в реакциях, катализируемых киназами), но и переносом пирофосфатной группы (напр., в синтезе пуринов), остатка адениловой к-ты (при активации аминокислот в синтезе белка) или аденозина (образование S-аденозилметионина). А. синтезируется из АДФ и неорганич. фосфата. Ресинтез АТФ из АДФ и неорганич. фосфата, сопровождающийся накоплением энергии, сопряжён с окислит. и фотосинтетич. фосфорилированием или фосфорилированием на уровне субстрата. Источниками АТФ являются также богатые энергией фосфаты (напр., креатинфосфат) и реакция, катализируемая аденилаткиназой. Все процессы в организме, происходящие с запасанием энергии, в конечном счёте ведут к образованию АТФ. Т. о., А.— основное связующее звено между процессами, протекающими с потреблением энергии, и процессами, сопровождающимися выделением и накоплением энергии. А.— субстрат для синтеза РНК. См. также *Аденозинфосфорные кислоты*, *Окислительное фосфорилирование*.

АДЕНОЗИНТРИФОСФАТА́ЗЫ, АТФазы, ферменты класса гидролаз; катализируют отщепление остатка фосфорной к-ты от молекулы АТФ. Широко распространены в живых клетках (особенно в их мембранах). Расщепляя богатые энергией (макроэргические) связи

АТФ, А. обеспечивают использование этой энергии для разл. процессов жизнедеятельности: движения, биосинтеза разл. соединений, транспорта веществ через мембраны и т. д. Активный перенос ионов, аминокислот, нуклеотидов, сахаров и др. через мембраны, создание и поддержание ионных градиентов осуществляют транспортные А. (наиболее распространена Na^+/K^+-АТФаза). Типичный представитель Ca^{2+} — активируемой АТФазы — мышечный белок миозин (всего в мышцах содержится ок. 10 АТФ-гидролизующих ферментов). У растений присутствует фермент АТФ-дифосфогидролаза, отщепляющий от молекулы АТФ два остатка ортофосфата; найдены также ферменты, катализирующие гидролиз АТФ на АМФ и пирофосфат (АТФ-пирофосфатазы).

АДЕНОЗИНФО́СФОРНЫЕ КИСЛО́ТЫ, аденозинфосфаты, нуклеотиды, 5'-фосфорные эфиры аденозина. Содержат аденин, рибозу и один (аденозинмонофосфат, АМФ), два (аденозиндифосфат, АДФ) или три (аденозинтрифосфат, АТФ) остатка фосфорной к-ты. Присутствуют во всех живых клетках (суммарная концентрация 2—15 мМ, ок. 87% общего фонда свободных нуклеотидов), образуют адениловую систему, играющую важную роль в обмене веществ и энергии. Содержатся не только в растворимой фракции цитоплазмы, но и в нек-рых органоидах (митохондриях, ядрах). Пара АДФ/АТФ служит осн. системой переноса энергии в клетке. Перенос фосфорильных групп на АМФ и АДФ сопровождается аккумуляцией энергии, а их отщепление от АТФ и АДФ — выделением энергии, используемой для разл. процессов жизнедеятельности. Концентрации А. к. в клетке в норме поддерживаются на постоянном уровне; соотношение А. к., характеризующее энергетич. заряд и отражающее физиол. состояние клетки, является фактором, обеспечивающим регуляцию метаболизма и связь между АТФ-производящими и АТФ-использующими процессами. Существ. роль в поддержании равновесия между А. к. играет обратимая реакция, катализируемая ферментом аденилаткиназой: АТФ + АМФ $\rightleftarrows$ 2 АДФ. Кроме АТФ, АДФ и АМФ, в живых организмах содержится циклич. АМФ (см. *Циклические нуклеотиды*).

АДЕНОМЕ́Р (от греч. adēn — железа и méros — часть, доля), концевой отдел многоклеточных желёз у животных, где образуется секрет. А. может быть трубковидным (трубчатые железы) и шаровидным, или ацинусом (альвеолярные железы).

АДЕНОФОРЕ́И, афазмидиевые (Adenophorea, Aphasmidia), подкласс нематод. Органы осязания (щетинки, реже папиллы) — по всему телу. Обонят. амфиды крупные, по бокам головы (у паразитов животных могут быть редуцированы). У нек-рых видов имеются глазки. Фазмиды отсутствуют (отсюда второе назв.). Выделит. шейная железа массивная, с коротким каналом. Вдоль тела — боковые гиподермальные железы. Есть хвостовые железы; ректальных желёз нет. 10 (по др. данным, 5) отрядов, ок. 8000 видов. Преим. свободноживущие формы, в морях, реже в пресных водах и почве. Нек-рые виды А.— паразиты (см. *Мононхи, Свайники, Власоглавы, Трихинеллы*).

АДИА́НТУМ (*Adiantum*), род папоротников сем. адиантовых (Adiantaceae). Наземные или наскальные растения с длинноползучими или восходящими корневищами. Листья одно- или пятикратноперистые, с тёмными блестящими черешками, водоотталкивающие. Сорусы — вдоль жилок, на внутр. стороне отогнутых сегментов, служащих одновременно и в качестве индузиев. Ок. 200 видов, в тенистых влажных лесах тропич. (гл. обр. в Америке) и субтропич., реже умеренных поясов; в СССР — 2 вида: А. стоповидный (*A. pedatum*), растущий на Д. Востоке, и *венерин волос*. А.— наиболее изящные и декоративные из папоротников, издавна выращивают в оранжереях.

АДМИРА́Л (*Vanessa atalanta*), бабочка сем. нимфалид. Крылья в размахе до 6 см, передние — сверху чёрные, с белыми пятнами и красной косой перевязью, задние — чёрные, с красной краевой полосой. Распространён почти повсюду в Европе и умеренных широтах Азии. Гусеницы живут на крапиве в закрытых «пакетах» из листьев, окукливание нередко также в свёрнутом листе. Может давать 2 поколения (на Ю.); лёт весной (после зимовки) и в июле — сентябре. Совершает дальние миграции. См. рис. 11, 11а в табл. 26.

АДО́КСА (*Adoxa*), единственный род растений сем. адоксовых порядка ворсянковых. Неск. видов (ранее род считался монотипным). А. мускусная, или мускусница (*A. moschatellina*),— небольшое (выс. 5—15 см) многолетнее травянистое растение; листья со слабым мускусным запахом. Опыляется насекомыми, мелкими улитками, возможно самоопыление. Произрастает в умеренном и холодном поясах Сев. полушария, в горах — до альп. пояса; в СССР — в Европ. части, Сибири, Ср. Азии, на Д. Востоке и редко на Кавказе.

АДОЛЕСКА́РИЯ (новолат. adolescaria, от лат. adolesco — подрастаю, увеличиваюсь), последняя личиночная стадия нек-рых трематод, напр. печёночной двуустки. Развивается из *церкарии*, вышедшей из промежуточного хозяина (моллюска) в воду, отбросившей хвост и инцистировавшейся на водорослях, прибрежной траве или др. субстрате. Процесс превращения свободной церкарии в А. наз. цистогонией. Попадая с водой или пищей в организм окончат. хозяина (копытные, иногда человек), А. развивается в половозрелого червя.

АДО́НИС (*Adonis*), род растений сем. лютиковых. Многолетние или однолетние травы с рассечёнными на узкие сегменты листьями. Цветки одиночные, крупные, правильные, жёлтые или красные. Плод — многоорешек. Св. 20 видов, в умеренном поясе Евразии и в Сев. Африке, растут по сухим открытым местам; в СССР — 17 видов, преим. в юж. р-нах. В степных и лесостепных р-нах Европ. части, в Сибири, на Кавказе встречается А. весенний, или горицвет весенний (*A. vernalis*); цветёт весной, опыляется пчёлами и шмелями, возможно самоопыление; плоды разносят муравьи. Лекарственное (трава содержит сердечные гликозиды) и декор. растение. В связи с неправильным сбором сырья запасы этого и ряда др. видов истощаются. А. золотистый (*A. chrysocyatha*) — в Красной книге СССР. См. рис. 7 в табл. 22.

АДРЕНАЛИ́Н, эпинефрин, гормон, медиатор нервной системы из группы катехоламинов. В качестве гормона А. синтезируется у позвоночных в *хромаффинных клетках*, содержащих ферменты для синтеза биохимич. предшественников А.— дофамина и норадреналина, а также фермент, катализирующий образование А. из норадреналина. Осн. источник гормонального А. у млекопитающих — мозговое вещество надпочечников. В 1-й пол. 20 в. А. приписывали большое значение как гормону мозгового вещества надпочечников и медиатору постганглионарных симпатич. нейронов, совместное действие к-рых, как считали, обеспечивает адаптивную перестройку физиол. функций организма позвоночных в критич. ситуациях (отсюда понятия: симпато-адреналовая система, адренорецепторы, адренергич. иннервация и т. п.).

$$(HO)_2C_6H_3-CH(OH)-CH_2-NH-CH_3$$

В дальнейшем выяснилось, что А. вырабатывается лишь частью хромаффинных клеток (др. часть этих клеток, в т. ч. в надпочечниках, вырабатывает норадреналин). Секреция А. надпочечниками в кровь усиливается в ситуациях, требующих адаптивных перестроек метаболизма — при стрессе, гипогликемии и т. п. В связи с этим А. оказывает гл. обр. метаболич. эффекты (повышает потребление кислорода, концентрацию глюкозы в крови, кровоток в печени и т. д.). В др. критич. ситуациях надпочечники секретируют норадреналин. Оказалось, что медиатором, опосредующим эффекты симпатич. нервных окончаний у позвоночных (кроме бесхвостых земноводных), является норадреналин, а не А. В головном мозге млекопитающих имеется небольшое число нейронов, к-рые синтезируют А. и, по-видимому, используют его как медиатор.

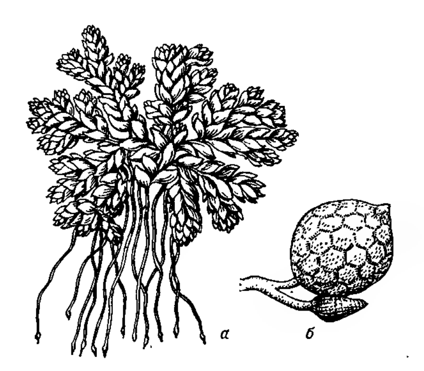
АЗАЛЕ́Я, азалия, виды рода *рододендрон*; назв. обычно употребляется в цветоводстве.

АЗИА́ТСКИЕ ОЛЕНЬКИ́, канчили (*Tragulus*), род оленьковых. Окраска светло- или тёмно-бурая. Безрогие. Одни из самых мелких копытных. Дл. тела малого оленька (*T. javanicus*) ок. 40 см, выс. в плечах ок. 20 см, масса 2—2,5 кг. 3 вида, в Юж. и Юго-Вост. Азии. Наиболее известен большой оленёк (*T. napu*). Активны ночью. Живут скрыто в лесах. Детёнышей обычно 2.

АЗИГО́ТА (от греч. a — отрицат. частица и *зигота*), партеноспора, спора нек-рых грибов и водорослей, образующаяся из гаметы и внешне напоминающая зиготу; развивается в новую особь без слияния с др. гаметой.

АЗИМИ́НА, асимина (*Asimina*), единственный внетропич. род растений сем. анноновых. Вечнозелёные или листопадные кустарники и невысокие деревья. 8 видов, в Сев. Америке. Крупные сочные плоды невысокого листопадного дерева — А. трёхлопастной (*A. triloba*) съедобны. В СССР этот вид изредка культивируют как декоративный на Кавказе и в Крыму.

АЗО́ЛЛА (*Azolla*), род папоротников сем. азолловых (Azollaceae). Мелкие плавающие растения с ветвящимися корневищами (до 25 см), сверху черепитчато покрытыми двухлопастными листьями дл. 0,5—1 мм, а снизу — пуч-



Азолла мелколистная (*A. microphylla*) (сильно увеличено): *а* — общий вид; *б* — сорусы (сверху микросорус, снизу мегасорус).

ками придаточных корней. 6 видов, в тропических, субтропических, реже умеренных поясах, 2— натурализовались в Зап. и Центр. Европе. Быстро разрастаясь, А. иногда плотной массой закрывают поверхность водоёмов. Для А. характерен симбиоз с синезелёной азотфиксирующей водорослью анабеной (*Anabaena azollae*). На этом основано использование А. в Японии и Индокитае в качестве зелёного удобрения для рисовых полей (на 1 га развивается до 10 т А., дающие до 25 кг азота). Нек-рые виды А. разводят в аквариумах.

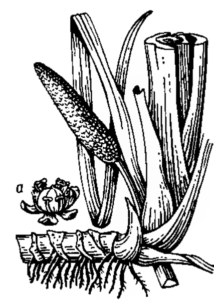
АЗОНА́ЛЬНАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ, естественная растительность, встречающаяся во всех зонах на неплакорных местообитаниях. Термин «А. р.», введённый Ю. Пачоским (1915), ныне используется редко. См. *Интразональная растительность*.

АЗОРЕ́ЛЛА (*Azorella*), род растений сем. зонтичных. Многолетние травы или полукустарники с кожистыми листьями, образующие плотные, часто твёрдые подушки (иногда диам. до 1 м и массой до 150 кг). Ок. 100 видов, в Юж. Америке (особенно в высокогорьях Анд), на Фолклендских о-вах, о. Кергелен и в Нов. Зеландии. Нередко А.— важнейшие эдификаторы растит. покрова.

АЗОТОБА́КТЕР (*Azotobacter*), род свободноживущих аэробных азотфиксирующих бактерий. Форма овальная или кокковидная (размеры 2 × 5 мкм), подвижные или неподвижные, грамотрицательные, неспорообразующие. При росте связывают до 20 мг мол. азота на 1 г использованного углевода. 4 вида, в почве, воде. Наиболее часто встречается на хорошо окультуренных почвах *A. chroococcum*. А.— продуцент ряда витаминов, ростовых веществ типа ауксинов, нек-рых антибиотиков, чем в значит. степени объясняется его положит. действие на с.-х. культуры.

АЗОТФИКСА́ЦИЯ биологическая, усвоение мол. азота воздуха азотфиксирующими бактериями с образованием соединений азота, доступных для использования др. организмами. Один из важнейших процессов в круговороте азота в природе; показатель плодородия почвы. А. осуществляется как свободноживущими азотфиксирующими бактериями — азотобактером, цианобактериями, азоспириллами и др. (несимбиотич. А.), так и симбиотич. азотфиксаторами, живущими в симбиозе с высшими растениями (напр., клубеньковые бактерии). Происходит с участием фермента нитрогеназы, к-рая катализирует восстановление N_2 до NH_3 в присутствии АТФ (источника энергии) и восстановителя, напр. ферредоксина. В атмосфере содержится над 1 га почвы более 70 тыс. т свободного азота, и только в результате А. часть этого азота становится доступной для питания высших растений (содержание доступного растениям азота в почве обычно невелико). При связывании N_2 клубеньковыми бактериями в симбиозе с растениями сем. бобовых 1 га почвы ежегодно может обогащаться на 200—300 кг азота, а свободноживущими бактериями — на 15—30 кг азота (в умеренных широтах). Выяснение мол. механизмов и условий А.— одна из важнейших проблем совр. биологии, связанная с повышением плодородия почв. Ведутся работы по перенесению генов (методом генетич. инженерии), от к-рых зависит синтез нитрогеназы, из азотфиксирующих бактерий в другие почвенные микроорганизмы.

АИ́Р (*Acorus*), род многолетних трав сем. аронниковых. Листья (дл. до 1 м) мечевидные, корневище толстое, ползучее. Цветки собраны в початок. Цветёт с начала лета до осени. Размножается вегетативно, корневищами. 2 вида, широко распространённых во внетропич. обла-



Аир обыкновенный: корневище с основанием стебля и соцветием (*а* — цветок).

стях Сев. полушария. А. обыкновенный, или ирный корень (*A. calamus*), из Вост. Азии (родина А.) в 16 в. был завезён в Зап. Европу, откуда распространился по всему Сев. полушарию. Растёт по берегам и на мелководьях стоячих и проточных водоёмов, в болотах, иногда образует сплошные заросли. Лекарств., ароматич. (пряное), дубильное растение, используемое с древности. Из корневищ добывают эфирное масло, употребляемое в пром-сти (парфюмерной, кондитерской и др.).

А́ИСТНИК, журавельник (*Erodium*), род растений сем. гераниевых. Однолетние или многолетние травы. Листья супротивные, перистые или лопастные. Более 80 видов, гл. обр. в умеренном поясе Евразии и в Средиземноморье. В СССР — 20 видов. Однолетний сорняк А. пикутовый, или грабельки (*E. cicutarium*), растёт на сухих лугах, в степях, как сорное на полях и огородах; цветёт с конца весны до осени. Доли зрелого коробочковидного плода снабжены длинной остью, в ниж. части спирально закрученной. Плоды распространяются ветром; при поглощении влаги ости раскручиваются и доли плода зарываются в землю. Одно растение даёт 200—600 семян. Эндемики Кавказа А. Бекетова (*E. beketowii*) и А. Стевена (*E. stevenii*) — в Красной книге СССР.

А́ИСТОВЫЕ (Ciconiidae), семейство аистообразных. Дл. 76—152 см. Клюв длинный, прямой или слегка загнут кверху или книзу. Крылья длинные и широкие, нек-рые А. могут подолгу парить. Большинство видов лишены голоса (нет голосовых мускулов ниж. гортани) и издают звуки, щёлкая клювом (резонатором служит горловой мешок). 11 родов, 17 видов, преим. в тропиках, немногие виды заходят в умеренные пояса. В СССР, как и во всей Палеарктике, только 1 род — аист (*Ciconia*) — с 3 видами: белый аист, чёрный аист (*C. nigra*), спорадично в лесной зоне от Эстонии и Белоруссии до Юж. Приморья, и дальневосточный, или черноклювый, аист (*C. boyciana*), в лесах Приамурья. Гнёзда на деревьях, скалах, строениях. После гнездования часто собираются в стаи. Кормятся на сырых лугах, болотах. Нек-рые А. (марабу) питаются отбросами. Чёрный аист — в Красной книге СССР, дальневосточный аист — в Красных книгах МСОП и СССР.

АИСТООБРА́ЗНЫЕ, голенастые (Ciconiiformes), отряд птиц. Филогенетически близки к пеликанообразным, предковые формы известны с олигоцена. Средних и крупных размеров. Шея и ноги длинные; задний палец поставлен низко и служит опорой при ходьбе и для обхватывания ветвей и стеблей болотных растений. Хорошо развита пневматичность скелета. Есть копчиковая железа. 7 семейств, в т. ч. 6 современных: цаплевые, челноклювовые, китоглавовые, молотоглавовые, аистовые и ибисовые; 118 видов (иногда относят к А. и фламинго). Распространены широко (кроме Арктики и Антарктики), наиболее разнообразны в тропиках и субтропиках. В СССР — 17 гнездящихся видов и 7 залётных. Моногамы. Колониальные, реже гнездятся одиночно. Насиживают самка и самец. Птенцовые. Животноядные. 12 видов и 3 подвида в Красных книгах МСОП и СССР.

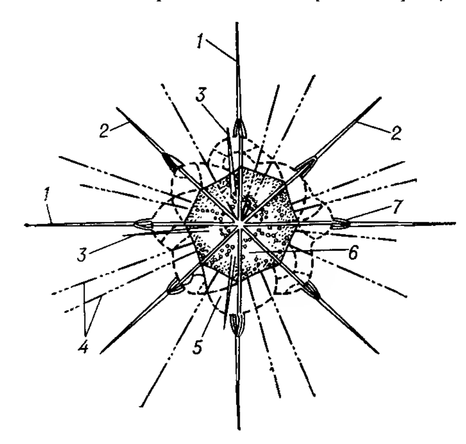
АЙВА́ (*Cydonia*), род растений сем. розовых. Единственный вид — А. обыкновенная, или продолговатая (*C. oblonga*), дерево или кустарник выс. 1,5—7 м с густой кроной. Цветки крупные, одиночные. Растёт на востоке М. Азии, в Иране, в СССР — на Кавказе и в Ср. Азии, по опушкам и в лесах, в зарослях кустарников, иногда образует подлесок вместе с гранатом, мушмулой и др. Живёт 50—60 лет. Размножается семенами и корневыми отпрысками. В Передней Азии в культуре св. 4 тыс. лет, в Грецию попала в 1 в. до н. э. Культивируется в Средиземноморье, Сев. Америке, Японии и др.; в СССР — в Ср. Азии, Закавказье, Молдавии, на Украине. Используется как плодовая культура, а также как карликовый подвой для груши и в декор. целях. Японской А. наз. кустарники, деревья рода хеномелес (*Chaenomeles*) того же семейства.

АЙЛА́НТ (*Ailanthus*), род высоких (до 20—30 м) листопадных деревьев сем. симарубовых порядка рутовых. Листья сложные, непарноперистые. Цветки мелкие, в метельчатом соцветии. Ок. 10 видов, в Юж. и Вост. Азии и на С. Австралии; в СССР — 3 вида, в культуре. А. высочайший, или китайский ясень (*A. altissima*), быстрорастущее декор. дерево, разводимое на Ю. Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии. В Китае его листья служат кормом для айлантового шелкопряда. Лекарств. растения. Древесина А. используется в строительстве, для поделок, изготовления бумаги.

АЙЛА́НТОВЫЙ ШЕЛКОПРЯ́Д (*Philosamia cynthia*), бабочка сем. павлиноглазок. Крылья в размахе 110—130 мм. Распространён в Юго-Вост. Азии, завезён в Юж. Европу. Гусеница питается листьями айланта, сирени, клещевины и др. Зимует куколка. Кокон даёт ок. 60 м шёлковой нити. А. ш. разводят в Китае, Японии, Индии, хотя широкого пром. значения он не имеет. Выкармливается легко, поэтому используется как лабораторное животное.

АЙОВА́Н, а ж г о н (*Trachyspermum*), род однолетних трав сем. зонтичных. Листья дважды- или триждыперистые. Плоды мелкие, густо покрытые беловатыми сосочками. Ок. 20 видов, в Африке и Азии; в СССР один культивируемый вид — А. душистый, или индийский тмин (*T. ammi*), разводится гл. обр. в Ср. Азии. Родина его — Индия, где он издавна возделывается (как и в ряде др. тропич. стран). Применяется как пряность и для получения (гл. обр. из плодов) эфирного масла, содержащего тимол, к-рый используется как антисептик.

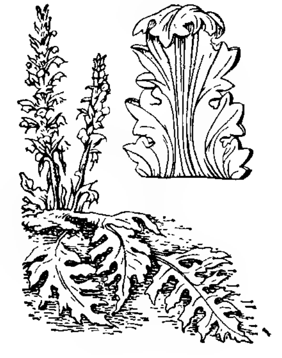
АКАНТА́РИИ (Acantharea), класс простейших подтипа саркодовых (по др. системе — отряд подкласса радиолярий).



Acanthometra elastica: *1*, *2*, *3* — расположенные в разных плоскостях венчики игл; *4* — псевдоподии; *5* — внекапсулярная цитоплазма; *6* — внутрикапсулярная цитоплазма с многочисленными ядрами; *7* — мускульные волоконца.

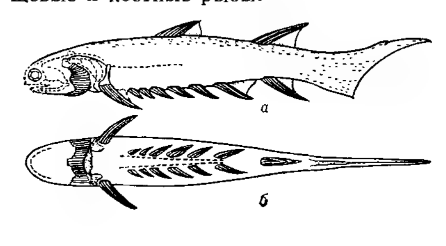
Размеры обычно 0,1—0,3 мм. Имеют минеральный скелет и длинные тонкие псевдоподии (аксоподии), способные удлиняться и укорачиваться в состоянии паре́ния. Основу скелета А. составляют 10 диаметральных или 20 радиальных игл. У молодых особей ядро одно, у нек-рых видов оно многократно делится и взрослые особи многоядерны. При дальнейшем делении ядра образуются ядра двужгутиковых зооспор. Перед спорогенезом обычно образуются цисты. Зооспоры могут сливаться и давать зиготу. Жизненный цикл А., так же как радиолярий, изучен не полностью. 17 сем., 49 родов, св. 140 видов. А.— исключительно морские планктонные формы (гл. обр. океанические), после гибели организма скелет А., состоящий из $SrSO_4$, растворяется в мор. воде, поэтому в ископаемом состоянии А. неизвестны. Могут аккумулировать ^{90}Sr.

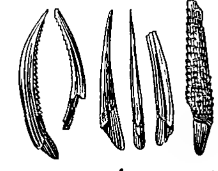
АКА́НТОВЫЕ (Acanthaceae), семейство двудольных растений порядка норичниковых. Преим. травы, полукустарники и кустарники, иногда деревья; есть среди А. лианы, ксерофиты и водно-болотные растения. У многих имеется спец. механизм для выбрасывания семян из плодов — отвердевающие упругие крючковидные выросты семяножки. Ок. 250 родов, ок. 2600 видов, распространены широко, в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Многие — декоративные (во внетропич. областях — гл. обр. в оранжереях). Форма листьев аканта (*Acanthus*) легла в основу орнамента коринфских и композитных капителей, а также др. архитектурных украшений.



Акант: слева — растение; справа — архитектурный орнамент.

АКАНТО́ДЫ, к о л ю ч к о з у б ы е (Acanthodei), класс вымерших рыб. Известны из позднего силура — ранней перми Евразии, Сев. Америки, Австралии, Антарктиды, в СССР — Прибалтики, Тувы и Минусинской котловины. Дл. до 0,5 м. Одна из древнейших групп челюстноротых, сочетающая черты строения неск. классов рыб: плакодерм, хрящевых и костных. Веретеновидное или удлинённое (у более поздних) тело покрыто чешуёй ганоидного типа (голова — костными пластинками), перед всеми плавниками, кроме хвостового, находились костные шипы — ихтиодорулиты. У нек-рых древних родов А. между грудными и брюшными плавниками имелись промежуточные плавники с ихтиодорулитами, что подтверждает теорию происхождения парных плавников из боковых складок. Обитали преим. в реках с быстрым течением, реже в лагунах и морях. В осн. планктофаги. 4 отряда. Возможно, от примитивных А. обособились хрящевые и костные рыбы.





Акантод *Euthacanthus macnicolli*: *а* — сбоку; *б* — снизу; *в* — ихтиодорулиты.

АКАНТОЛИ́МОН (*Acantholimon*), род растений сем. плюмбаговых. Б. ч. колючие, часто подушковидные кустарнички или полукустарнички. Цветки пурпуровые, красные или розовые, в одно- или многоцветковых колосках, собранных в колосовидное или щитковидное соцветие. Св. 250 (по др. данным, ок. 150) видов, от Ю. Балканского п-ова до Центр. Азии; в СССР — ок. 90 видов, в Ср. Азии и на Кавказе, б. ч. по сухим каменистым склонам. См. рис. 1 при ст. *Плюмбаговые*.

АКАРОЛО́ГИЯ (от греч. ákari — клещ и ...*логия*), раздел зоологии, изучающий клещей.

АКА́ЦИЯ (*Acacia*), род растений сем. бобовых. Преим. вечнозелёные деревья, кустарники, редко травы. Листья дважды перистые, с многочисл. мелкими листочками. У одних видов (австралийских) развивается только черешок листа (филлодий), у других — только прилистники, видоизменённые в колючки. У ряда амер. видов колючки очень крупные и заселяются муравьями. Цветки б. ч. обоеполые, преим. жёлтые или белые, мелкие, в головчатых или колосовидных соцветиях, собранных в общую метёлку; в основании лепестков — нектароносные железки. 750—800 видов, в тропиках и субтропиках обоих полушарий, более половины — в Австралии, где они (как и в Африке) — существенный элемент саванн; в СССР — 8 видов, в культуре. А. опыляются насекомыми, иногда птицами. Размножаются семенами и корневыми отпрысками; распространяются водой и животными. Ветки А. серебристой (*A. dealbata*) — т. н. мимозу — привозят в январе — марте в города ср. полосы с Черномор. побережья Кавказа. Белой А. часто наз. растения из рода робиния, жёлтой — из рода карагана, а шёлковой — из рода альбиция (*Albizia*). Ряд видов А. дают дубильные вещества и гуммиарабик. Мн. А. разводят как декоративные. См. рис. 2 в табл. 20.

АКВА́РИУМНЫЕ РЫ́БЫ, преимущественно мелкие формы, часто ярко окрашенные, с разнообразной формой тела, способные жить и размножаться в аквариумах. В естеств. условиях большинство А. р. обитает в тропич. и субтропич. пресных водоёмах. К ним относится неск. сотен видов, гл. обр. из карповых (барбусы, данио, кардинал и др.), харациновых (неоны, тетры и др.), карпозубообразных (гамбузия, гуппи, платипецилии, афиосемионы и др.), окунеобразных (гурами, нитеносцы, петушки, скалярии; центрарховые, цихлидовые и др.), сомообразных (каллихтовые). Крупных А. р., переносящих значит. понижения темп-ры, в тёплое время года содержат в прудах и открытых бассейнах. В совр. пресноводных и мор. аквариумах с науч. целями разводят разл. рыб, в т. ч. крупных (акул и др.), для наблюдения за их образом жизни и поведением, выведения новых форм. А. р. служат объектами биол. экспериментов.

● П о л к а н о в Ф., Подводный мир в комнате, М., 1966; И л ь и н М. Н., Аквариумное рыбоводство, [2 изд.], М., 1968; F r e y H., Das Große Lexicon der Aquaristik, Lpz.— [u. a.], [1976].

АКИНЕ́ТА (от греч. akínētos — неподвижный, малоподвижный), клетка нитчатых зелёных водорослей с утолщённой оболочкой, большим кол-вом запасных питат. веществ и пигментов; образуются из вегетативных клеток и служат для переживания неблагоприятных условий и размножения.

АККЛИМАТИЗА́ЦИЯ (от лат. ad — к, для и греч. klíma — климат), приспособление организмов к новым или изменившимся условиям существования, в к-рых они проходят все стадии развития и дают жизнестойкое потомство. А. происходит при переселении организмов как в совершенно новые для них места, так и в об-

ласти, где они ранее жили, но по разным причинам исчезали (реакклиматизация). При А. растений большое значение имеют климатич. факторы (темп-ра и влажность воздуха, кол-во и распределение осадков, световой режим и пр.), тип почв, состав населяющей её микрофлоры и др. При А. животных, кроме климатических, важны такие факторы, как наличие врагов, конкурентов по кормам, сезонным убежищам и др. Акклиматизироваться могут как дикие виды при случайном переселении в новые местообитания, напр. при миграции животных, переносе семян водными течениями (естеств. А.), так и домашние животные или культурные растения (искусств. А.). А. можно считать завершённой, когда популяция обретает способность поддерживать свою численность в новых условиях среды и восстанавливать её после периодов депрессии. Примером удачной А. является распространение каштана и белой акации в Европе, амер. норки, нутрии в СССР. Благодаря А. происходит восстановление исходного ареала животных, напр. в СССР бобра и соболя.

Вселение нового вида обычно нарушает экологич. равновесие, изменяет сложившиеся цепи питания, ведёт к вытеснению местных видов. Не исключено образование новых видов и поглощение местных форм в результате гибридизации. Поэтому вселение видов в новые для них местообитания с целью А. требует чрезвычайной осторожности, учёта возможных последствий не только для акклиматизируемых видов, но и для новой для них природной среды.

АККЛИМА́ЦИЯ, экспериментальная адаптация, приспособление организма к искусственно созданным условиям. Иногда термин «А.» употребляется как синоним *акклиматизации*.

АККОМОДА́ЦИЯ (от лат. accomodatio — приспособление), термин, традиционно применяемый по отношению к разл. органам и тканям. А. глаза — приспособление его к ясному ви́дению предметов, находящихся на разных расстояниях, посредством фокусировки изображения на сетчатке. У головоногих моллюсков глаз в покое установлен на близкое ви́дение и А. достигается перемещением шарообразного хрусталика назад; у земноводных и пресмыкающихся глаз установлен на далёкое ви́дение и А. достигается выдвижением хрусталика вперёд; у птиц и млекопитающих — изменением кривизны хрусталика. А. физиологическая — приспособление возбудимых тканей (мышечной, нервной) к действию медленно нарастающего по силе раздражителя. Напр., изолированное нервное волокно можно возбудить быстрым охлаждением или ударом, а медленное охлаждение или постепенное надавливание возбуждения не вызывают. А. гистологическая — изменение формы и соотношения тканевых элементов, в частности клеток, в процессе приспособления к изменившимся условиям. Напр., превращение кубич. эпителия капсулы клубочков почки в высокие цилиндрич. клетки при уменьшении объёма клубочка. Гистологич. А. часто трудно отделить от др. процессов (метаплазии, атрофии).

АКОНИ́Т, борец (*Aconitum*), род растений сем. лютиковых. Многолетние травы с клубневидными корнями и пальчатораздельными или рассечёнными листьями. Цветки в кистях, неправильные, б. ч. синие, фиолетовые или жёлтые, протандричные; опыляются шмелями. Плод — многолистовка. Ок. 300 видов, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — св. 90 видов. Наиболее распространён А. высокий (*A. excelsum*), растущий по лесам, лугам, берегам рек. Все А. ядовиты, т. к. содержат (гл. обр. в клубнях) алкалоиды, используемые в медицине. Мн. виды разводят как декоративные. Неск. узкоэндемичных видов А. нуждаются в охране. См. рис. 2 в табл. 22.

АКРИТА́РХИ (от греч. ákritos — сомнительный, неясный и archḗ — происхождение), одноклеточные или кажущиеся одноклеточными микроскопич. ископаемые остатки организмов неопределённого систематич. положения (гл. обр. водоросли), имеющие органич. оболочку и центр. полость. Известны с протерозоя; как составная часть входят в палиноморфы.

АКРОПЕТА́ЛЬНЫЙ (от греч. ákron — вершина, конец и лат. peto — устремляюсь, стараюсь достать), направленный от основания к вершине, напр. последоват. заложение листьев и пазушных почек на конусе нарастания или порядок распускания цветков у ряда ботрич. соцветий (кисть, колос, щиток). Ср. *Базипетальный*.

АКРОСО́МА (от греч. ákron — вершина, конец и *сома*), перфораторий, органоид сперматозоида, расположенный на вершине его головки. Обычно имеет копьевидную или чашевидную форму. Образуется в процессе спермиогенеза из элементов комплекса Гольджи. При оплодотворении в момент соприкосновения сперматозоида с яйцом содержащиеся в А. ферменты высвобождаются и растворяют яйцевые оболочки, обеспечивая проникновение сперматозоида в яйцо; мембрана А. образует трубчатые выпячивания, к-рые проникают через растворённый участок оболочек в кортикальный слой ооплазмы, осуществляя *активацию яйца*. У нек-рых кишечнополостных, плоских червей, нек-рых насекомых, костистых рыб А. отсутствует. См. рис. при ст. *Сперматозоид*.

АКРОТОРАЦИ́КОВЫЕ (Acrothoracica), отряд ракообразных подкласса усоногих. Известковый домик редуцирован до хитиновой пластинки (на передней части головы), используемой наряду с веществом, растворяющим соли кальция, для сверления раковин брюхоногих и панцирных моллюсков, стволов кораллов. 4 пары грудных ног. Кишечник без заднего отдела и ануса, с ветвящимися отростками, заходящими в голову, в грудные ноги и др. части тела. Св. 10 видов, распространены широко (вслед за своими хозяевами). Большинство А. раздельнополы; самцы карликовые (дл. 0,4—2 мм).

А́КСИС (*Cervus axis*), млекопитающее рода оленей. У самцов рога с тремя отростками. Окраска у детёнышей и у взрослых красноватая с белыми пятнами. Дл. тела до 150 см, масса 75—100 кг. Распространён в Индии, на о. Шри-Ланка и в Юго-Вост. Азии, в тропич. и субтропич. лесах, обычно вблизи водоёмов; акклиматизирован в Нов. Зеландии, Австралии, на Гавайских о-вах и в Юж. Америке (Бразилия, Аргентина). Содержат в охотничьих парках Зап. Европы и Сев. Америки. Иногда А. выделяют в род *Axis*. Два подвида в Красной книге МСОП.

АКСОЛО́ТЛЬ (ацтекск., букв.— водяная игрушка), личинка тигровой амбистомы; способна к размножению (см. *Неотения*). А.— один из классич. объектов эксперим. биологии. Превращение А. во взрослую форму можно вызвать гормоном щитовидной железы (добавление в пищу, инъекция). См. рис. 41 при ст. *Личинка*.

А́КСОН (от греч. áxōn — ось), нейрит, осевой цилиндр, одиночный, редко ветвящийся, удлинённый (до 1 м) цитоплазматич. отросток нейрона, проводящий нервные импульсы от тела клетки и дендритов к др. нейронам или эффекторным органам. Цитоплазма (аксоплазма) А. ограничена мембраной (аксолеммой) и содержит микротрубочки, нейрофиламенты, митохондрии, эндоплазматич. сеть, синаптич. пузырьки и плотные тельца. Перемещение аксоплазмы в нейронах (1—5 мм в сут) способствует непрерывному обновлению структурных белков (напр., при регенерации А.). Диаметр А. относительно постоянен по всей длине, прямо пропорционален размеру тела нейрона и зависит от его функций. Начальный сегмент А.— аксонный холмик — наиболее возбудим и является местом генерации нервных импульсов. Концевые разветвления А. (терминали) образуют синаптич. контакты с др. нейронами, мышечными или железистыми клетками (см. *Синапсы*). Пучки А. образуют *нервные волокна*. См. рис. при ст. *Нейрон*.

АКТИВА́ЦИЯ ЯЙЦА́ (от лат. activus — действенный, деятельный), переход зрелого яйца из состояния покоя к развитию; происходит при оплодотворении и партеногенезе. При оплодотворении А. я. вызывается контактом головки сперматозоида (обычно её *акросомы*) с плазматич. мембраной яйца и включает комплекс явлений: распространение импульса активации, к-рое у мн. животных сопровождается выделением содержимого кортикальных телец (см. *Кортикальная реакция*); вовлечение сперматозоида в цитоплазму; стимуляцию ядра яйца, заторможённого на определённой, различной для разных видов животных, стадии мейоза; ооплазматич. сегрегацию; специфич. биохимич. изменения. При искусств. партеногенезе А. я. вызывают разл. химич. и физич. воздействиями, что говорит о наличии пускового (триггерного) механизма А. я., к-рый может быть приведён в действие неспецифич. агентами.

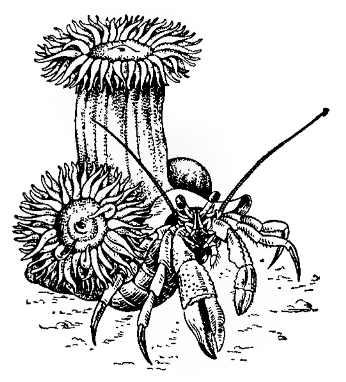
АКТИ́ВНЫЙ ЦЕНТР в энзимологии, часть молекулы фермента, ответственная за присоединение и превращение субстрата. Образуется функциональными группами аминокислотных остатков, расположенными строго определённым образом в пространстве за счёт сближения отд. участков полипептидной цепи. Структура А. ц. соответствует (комплементарна) химич. строению субстрата, благодаря чему достигается специфичность действия ферментов. Часто в построении А. ц. участвуют коферменты или атомы металлов. В одной молекуле фермента может быть неск. А. ц. В иммунологии А. ц.— участки молекул антитела, связывающиеся с бактериями, вирусами или др. антигенами.

АКТИ́Н, белок мышечных волокон. Мол. м. 42 000. Две формы: глобулярная (Г-А.) и фибриллярная (Ф-А.), к-рая образуется при полимеризации Г-А. в присутствии АТФ и ионов Mg^{++}. На каждой молекуле А. имеются участки, комплементарные определённым участкам на головках молекул миозина и способные взаимодействовать с ними с образованием актомиозина — осн. сократит. белка мышц. В 1 $см^3$ мышцы содержится ок.

0,04 г А. Система актин-миозин является общей для сократит. структур как позвоночных, так и беспозвоночных животных. См. *Микрофиламенты*, *Мышечное сокращение*.

АКТИНИДИЯ (*Actinidia*), род растений сем. актинидиевых порядка вересковых. Вьющиеся или лазящие кустовидные лианы, цветки двудомные или полигамные (редко однодомные). Ок. 40 видов, в Гималаях, Юго-Вост. и Вост. Азии; в СССР 4—5 видов, в лесах Д. Востока. Возделываются 4 вида, в т. ч. как ягодные растения (витамина С в 5 раз больше, чем в чёрной смородине). Наиболее распространена А. коломикта, или амурский крыжовник (*A. kolomikta*). Виды А. нуждаются в охране. Мн. виды декоративны. Пергоносы.

АКТИНИИ, морские анемоны (Actiniaria), отряд шестилучевых кораллов. Одиночные (редко колониальные) бесскелетные полипы. Тело от неск. мм до 1,5 м в поперечнике, с венчиком щупалец, обычно ярко окрашено. Ок. 1500



Актиния *Calliactis* на раковине, занятой раком-отшельником.

видов, во всех морях, от литорали до глубин 8000 м; в морях СССР — ок. 50 видов (нет в Аральском и Каспийском морях). Прикреплённые, есть медленно передвигающиеся по субстрату, закапывающиеся в грунт, редко плавающие виды. Питаются беспозвоночными и даже мелкими рыбами, есть планктоноядные. Размножение половое и бесполое, путём продольного и поперечного деления. Для мн. А. характерен симбиоз с раками-отшельниками и др. беспозвоночными. Прикосновение щупалец А. может вызвать у человека болезненный ожог.

АКТИНОМИКСИДИИ (Actinomyxidia), класс миксоспоридий; ранее рассматривались как отряд простейших класса книдоспоридий. 4 сем., 9 родов, более 20 видов. Паразиты кольчатых червей и сипункулид. Вегетативные паразитич. стадии (трофонты) развиты слабо (состоят из 2—6 соматических и 2 пропагативных клеток). Из пропагативных клеток образуются споры с 3 створками, 3 полярными капсулами со стрекат. нитями, 1—3 клетками внутр. оболочки и с разл. числом (1—128) амёбоидных зародышей, дающих начало новому поколению трофонтов. Животные хозяева заражаются зрелыми спорами А.

АКТИНОМИЦЕТЫ (Actinomycetales), порядок бактерий, образующих клетки или гифы с истинным ветвлением. Диам. клеток 0,5—2,0 мкм. 8 семейств: микобактерии, нокардии, стрептомицеты, Actinomycetaceae, Frankiaceae, Actinoplanaceae, Dermatophilaceae, Micromonosporaceae; 49 родов, ок. 670 видов. У мн. А. ветвление слабо выражено, гифы образуются только на определ. стадии развития и быстро распадаются на палочки и кокки. У ряда А., напр. стрептомицетов, развивается обильный субстратный и (или) воздушный мицелий. Размножаются делением клеток или гиф множественными поперечными перегородками с последующим их распадом на фрагменты разл. величины и формы (фрагментация) и (или) путём образования спор. Споры — одиночные, парные, в цепочках или спорангиях — образуются на мицелии. Вегетативные клетки и споры отд. А. подвижны. Грамположительны. Аэробы, но ряд видов — анаэробы или факультативные анаэробы. Большинство А.— мезофилы (оптим. темп-ры роста 25—35 °С). А. широко распространены в природных субстратах; преим. сапрофиты, участвующие в разложении веществ растит. и животного происхождения. Имеются А.— симбионты растений и виды, патогенные для человека, животных, растений. Споры А. могут вызывать аллергич. заболевания. Мн. А. вырабатывают физиологически активные соединения, в т. ч. антибиотики (напр., стрептомицин, тетрациклин).

● Калакуцкий Л. В., Агре Н. С., Развитие актиномицетов, М., 1977; Определитель актиномицетов, М., 1983.

АКТИНОМОРФНЫЙ ЦВЕТОК (от греч. aktís — луч и morphḗ — форма), правильный цветок, имеет более двух плоскостей симметрии (симметрия определяется по околоцветнику, чаще всего — по венчику). Характерен для мн. семейств двудольных и однодольных. А. ц. могут быть раздельнолепестными (у гвоздичных, розовых, зонтичных) или спайнолепестными (у бурачниковых, паслёновых, колокольчиковых). Часто опыляются насекомыми, поэтому иногда у А. ц., как и у зигоморфных цветков, вырабатываются разл. приспособления для опыления специализир. опылителями (чешуйки в зеве у разл. бурачниковых, очень длинная трубка венчика у табака, дурмана и др.).

АКТИНОСТЕЛА (от греч. aktís — луч и *стела*), один из типов центр. цилиндра (стелы) стебля и корня высших растений; состоит из ксилемы, имеющей на поперечном разрезе вид звезды (протоксилема закладывается экзархно — от конца луча к центру), и флоэмы, расположенной между лучами ксилемы. Характерна для плауновидных, вымерших хвощевидных. См. рис. при ст. *Стелярная теория*.

АКТИНОТРОХА (от греч. aktís — луч и trochós — колесо, круг, кольцо), свободноплавающая личинка форонид. Предротовая лопасть с теменной пластинкой и, нередко, глазными пятнами; по её краю проходит предротовое ресничное кольцо — гомолог прототроха *трохофоры*. За ртом на брюшном валике — от 12 до 50 длинных щупалец. При метаморфозе посторальная область превращается в щупальценосец (лофофор), личиночные щупальца замещаются дефинитивными. Впервые А. описана И. Мюллером (1846) как взрослое животное, А. О. Ковалевским (1867) признана личинкой. С тех пор описано неск. десятков разл. А.— значительно больше, чем известно взрослых форонид. См. рис. 36 при ст. *Личинка*.

АКТИНОФАГИ (от *актиномицеты* и ...*фаг*), вирусы актиномицетов. Наносят значит. ущерб при пром. получении антибиотиков.

АКТИНУЛА (от греч. aktís — луч), полипообразная плавающая личинка нек-рых книдарий (сем. Tubulariidae из отр. лептолид, а также отр. трахилид). Имеет рот, окружённый щупальцами, покрыта ресничками. А. тубуляриид формируется в гонофоре колонии, где проходит стадию планулы, освободившись, ведёт плавающий образ жизни, затем прикрепляется аборальным полюсом к субстрату и развивается в полип. А. трахилид развивается из планулы и превращается в медузу; у паразитич. трахимедуз А. способна размножаться путём почкования. См. рис. 1 при ст. *Личинка*.

АКТОМИОЗИН, комплексный белок мышечных волокон; состоит из актина и миозина; осн. структурный компонент мышц и др. сократит. структур, определяющий их способность к сокращению. См. *Мышечное сокращение*.

АКТУАЛИЗМ, актуалистический метод (от позднелат. actualis— современный, фактически существующий), сравнительно-историч. метод исследования в естествознании, исходящий из того, что факторы, к-рые действуют и ныне, определяли развитие природы в прошлом. Как науч. принцип А. развит в 1-й пол. 19 в. Ч. Лайелем в геологии. В экологии и палеонтологии метод А. применяют при реконструкции процессов захоронения организмов.

АКУЛЫ (Selachomorpha, Selachioidei), надотряд пластиножаберных рыб. Известны со ср. девона, мн. совр. группы возникли в верх. юре — верх. мелу. Тело удлинённое, веретеновидное, от 20—30 см (нек-рые куньи и катрановые А.) до 20 м, наиб. измеренная масса — до 14 т (гигантская и китовая А.). Чешуя плакоидная. Жаберных щелей обычно 5 (редко 6—7), расположены по бокам головы. Есть анальный плавник (нет у катрановых А.). Хвостовой плавник мощный, гетероцеркальный. Зубы сплошные (остеодентиновые) или имеющие полости и лакуны (ортодентиновые). 8 отр., 21 сем. (молотоголовые, пилоносовые, сельдевые, катрановые и др.), ок. 85 родов, ок. 250 видов. Преим. мор. рыбы, живут в толще воды или у дна (до глуб. 3000 м), нек-рые глубоководные А. имеют органы свечения — фотофоры. Немногие живут в пресных водах (рр. Ганг, Амазонка, оз. Никарагуа). Большинство А.—хищники, гигантская и китовая А.—планктофаги. Живородящие, яйцеживородящие или яйцеродящие. Плодовитость от 2 до 100 эмбрионов. Обитают во всех океанах, особенно разнообразны в тропиках. В СССР — ок. 10 видов: колючая А., или катран (*Squalus acanthias*),— в Чёрном, Баренцевом и дальневост. морях; полярная А. (*Somniosus microcephalus*) — в басс. Сев. Ледовитого ок.; сельдевые А. (*Lamna nasus* и *L. ditropis*) — в Баренцевом м. и в водах Д. Востока. В зал. Петра Великого отмечены заходы тепловодных серых (из рода *Carcharhinus*), куньих (из рода *Mustelus*) и молотоголовых (сем. *Sphyrnidae*) А. Мн. А.— объект промысла. Нек-рые виды нападают на человека. См. табл. 38 А.

АКЦЕЛЕРАЦИЯ, акселерация (от лат. acceleratio — ускорение) в антропологии, ускорение соматич. развития и физиол. созревания детей и подростков за последние 100—150 лет. Наиболее полно изучено увеличение размеров тела. В экономически развитых странах масса тела новорождённых возросла на 100—300 г, годовалых детей— на 2 кг; дл. тела годовалых детей увеличилась на 5 см, школьников — на 10—15 см. Раньше происходит прорезывание

молочных и постоянных зубов, половое созревание, ускорилось развитие психомоторных функций, сократился период роста. Ср. возраст начала менструирования у женщин Европы изменился с 16,5 лет в нач. 19 в. до 12,5—13 лет (в крупных городах). У взрослых за последние 100—150 лет увеличились размеры тела (но меньше, чем у детей и подростков), у женщин позже наступает менопауза. Комплекс этих изменений в соматич. и физиол. развитии взрослых часто обозначают термином «с е к у л я р н ы й т р е н д» (вековая тенденция), к-рый включает в себя и А. развития подрастающего поколения. Причины А. связывают как с факторами внеш. среды, действующими в течение индивидуальной жизни человека, так и с эндогенными, обусловленными изменением наследственности. Общепринятой теории, объясняющей причины А., нет; на человека действует сложный комплекс различных биол. и социальных факторов, многие из к-рых обусловлены изменением образа жизни человека (урбанизация, развитие техники, изменение питания и др.).

Иногда термин «А.» употребляется и в др. разделах биологии, в частности в биологии развития А. — ускорение формирования отд. частей зародыша на определ. стадии развития. А. Н. Северцов обозначил этим термином более раннюю закладку того или иного органа в онтогенезе и более быстрое его развитие по сравнению с другими, напр. раннее развитие ротового аппарата у рыб и бесхвостых земноводных, развитие молочных зубов у млекопитающих.

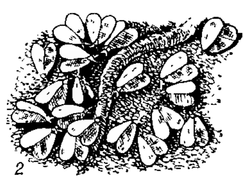
● К а р с а е в с к а я Т. В., Социальная и биологическая обусловленность изменений в физическом развитии человека, Л., 1970; В л а с т о в с к и й В. Г., Акцелерация роста и развития детей, эпохальная и внутригрупповая, М., 1976.

АЛАКУ́РТ (*Vermipsylla alacurt*), насекомое отряда блох. Дл. самки ок. 6 мм, самца — меньше. Распространён в Ср. и Центр. Азии. Яйца откладывает зимой на поверхность почвы, развитие — в течение лета. Осенью А. присасывается к покровам животных (дикие и домашние копытные, особенно овцы и козы) и зимует на них. Вызывает вермипсиллёз (поражение кожного и волосяного покровов, истощение молодняка).

АЛАНИ́Н, аминопропионовая к-та. В природе широко распространены два изомера. L-α А.— заменимая аминокислота. Входит в состав разл. белков (в фиброине шёлка до 40%), содержится в свободном состоянии в плазме крови. В составе муреина бактериальных клеточных стенок присутствуют L- и D-формы А. Биосинтез А. из пирувата путём переаминирования тесно связан с обменом др. аминокислот в организме. А.— один из источников глюкозы в организме (путём *глюконеогенеза*). β-А. в белках не встречается; входит в состав дипептидов ансерина и карнозина, пантотеновой к-ты и ацетилкофермента А. Образуется при распаде урацила и декарбоксилировании аспарагиновой к-ты. См. формулу в ст. *Аминокислоты*.

АЛА́РИЯ (*Alaria*), род ламинариевых водорослей. Слоевище дл. 1—4 (до 40) м, имеет ствол с ризоидами при основании и большую пластину с продольным ребром. По бокам ствола расположены спорофиллы — небольшие пластинки с зооспорангиями. Ок. 10 видов, в холодных морях Сев. полушария; в СССР — 5 видов. В Атлантич. ок. широко распространена А. съедобная (*A. esculenta*), в Тихом — А. окаймлённая (*A. marginata*). Наиболее крупное слоевище у А. полой (*A. fistulosa*), образующей заросли у Курильских, Командорских, Алеутских о-вов, вдоль Тихоокеанского побережья Аляски. Нек-рые виды употребляют в пищу. См. рис. 3 в табл. 9.

АЛЕЙРОДИ́ДОВЫЕ, б е л о к р ы л к о в ы е (Aleyrodinea), подотряд равнокрылых насекомых. Дл. 1—2 мм. Тело желтоватое, с мучнистым налётом (отсюда



Белокрылка рода *Aleyrodes*: *1* — самка, откладывающая яйца; *2* — колония белокрылок на листе.

назв. А., от греч. aleuron — мука). Ноги длинные, 2 пары белых крыльев (отсюда 2-е назв.) одинаковой длины, с редуцированным жилкованием, иногда с тёмными пятнами. Св. 200 видов, большинство в тропиках (мировая фауна А. изучена недостаточно); в СССР — ок. 25 видов. Родом из Центр. Америки. С-растениями распространились по всему миру. Присасываются к ниж. стороне листьев, соком к-рых питаются, там же откладывают яйца. Дают неск. поколений в год. Зимуют в стадии ложного кокона (п у п а р и я). Иногда вредят цитрусовым, плодоягодным, пропашным культурам; нек-рые — переносчики возбудителей вирусных заболеваний растений.

АЛЕЙРО́НОВЫЕ ЗЁРНА (от греч. áleuron — мука), зёрна запасного белка в клетках запасающих тканей семян бобовых, гречишных, злаков и др. растений. Встречаются в виде аморфных или кристаллич. отложений (от 0,2 до 20 мкм) разнообразной формы и строения. Образуются при созревании семян из высыхающих вакуолей и окружены элементарной мембраной-тонопластом. Крупные сложные А. з. состоят из белкового кристаллоида и небелковой части (фитина), нек-рые из них содержат кристаллы оксалата кальция. При прорастании семян А. з. набухают и подвергаются ферментативному расщеплению, продукты к-рого используются растущими частями зародыша.

АЛЕКТО́РИЯ (*Alectoria*), род лишайников семейства уснеевых (Usneaceae). Таллом кустистый, прямостоячий или повисающий в виде буро-чёрных, серовато или желтовато окрашенных «бород», с тонкими угловатыми веточками, покрыт хорошо развитым коровым слоем; сердцевина однородная, с рыхло расположенными гифами; плодовые тела — апотеции. Ок. 100 видов, в Сев. и Юж. полушариях; в СССР — ок. 20 видов; растут на стволах и ветвях деревьев, на скалах, камнях и почве. В тундре широко распространена А. жёлто-белая (*A. ochroleuca*) — корм северных оленей. Содержит до 8% усниновой к-ты, используется для получения антибиотиков. См. рис. 12 в табл. 10.

АЛЕЦИТА́ЛЬНЫЕ Я́ЙЦА (от греч. а — отрицат. частица и lékithos — желток), не содержат обособленных желточных включений или имеют незначит. кол-во желтка. По типу *дробления* (полное) относятся к голобластическим. Встречаются редко, напр. у нек-рых паразитич. перепончатокрылых (яйцеедов).

АЛКАЛО́ИДЫ, азотсодержащие органич. основания природного (преим. растительного) происхождения. Выделено неск. тысяч А. (у животных обнаружено лишь ок. 50); особенно богаты ими растения сем. бобовых, маковых, паслёновых, лютиковых, маревых, сложноцветных. В ходе эволюции высшие растения выработали т. н. метаболич. экскрецию, делающую возможным накопление вторичных соединений в продуцирующем их организме, но вне метаболически активных центров — обычно в вакуолях и клеточной стенке. А., обнаруживаемые у животных, не всегда синтезируются самим организмом; иногда их происхождение связано с характером пищи. Так, бобры накапливают А. касторамин, к-рый очень близок к А. дезоксинуфаридину, содержащемуся в корневищах кубышки жёлтой, используемой ими в пищу.

Как правило, в растениях содержится смесь неск. А., иногда до 15—20, часто близких по своему строению (в маке снотворном, коре хинного дерева), однако у нек-рых растений находят всего один А. (напр., рицинин в клещевине). Мн. А., особенно сложного строения (напр., морфин, хинин), специфичны для определ. родов и даже семейств, что широко используется в систематике (хемотаксономия). В большинстве случаев А. находятся в растении в виде солей органич. и неорганич. к-т. Локализуются преим. в определ. частях (органах) растений, напр. у хинного дерева — гл. обр. в коре, у аконита — в клубнях, у кокаинового куста — в листьях. Содержание А. в тканях обычно составляет десятые — сотые доли процента и редко доходит до 10—15% (кора хинного дерева).

Долгое время биол. функции А. в растительном организме были неясны. Чаще их считали конечными продуктами обмена веществ, или иными экскретами. Однако было показано, что А. активно вовлекаются в обменные процессы. Возможно, А. также защищают растения от поедания животными, т. е. являются антифидантами. А. обычно присваивают название по продуцирующим их растениям. Наиболее распространённая классификация основана на строении углерод-азотного скелета молекулы (напр., пуриновые А. и т. д.). Классифицируют А. также по происхождению, объединяя в одну группу все соединения, выделенные из растений одного рода (напр., А. ипекакуаны и т. д.). Мн. А.— сильные яды, в лечебных дозах обладают специфическим, зачастую уникальным физиол. действием и используются в медицине.

● Л у к н е р М., Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных, пер. с англ., М., 1979.

АЛЛАНТО́ИН, продукт аэробного распада пуриновых оснований. Обнаружен у животных и человека (в жидкости аллантоиса, амниотич. жидкости, моче

$$H_2N-\underset{\|}{\overset{}{C}}(=O)-\underset{H}{N}-CH \quad \text{(цикл: } CH-C(=O)-NH-C(=O)-NH-CH\text{)}$$

и т. д.), а также в растениях. Образуется при окислении мочевой к-ты ферментом уриказой и является конечным продуктом обмена *пуриновых оснований* у большинства млекопитающих (кроме человека и др. приматов), а также у нек-рых растений. Для ряда бактерий А.— источ-

ник углерода и азота. У земноводных и большинства рыб А. превращается в аллантоиновую к-ту, а затем в мочевину и глиоксалат.

АЛЛАНТО́ИС (новолат. allantois, от греч. allantoeidēs — колбасовидный), одна из зародышевых оболочек у высших позвоночных животных — пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Подробнее см. *Зародышевые оболочки*.

АЛЛЕЛОПА́ТИЯ (от греч. allēlōn — взаимно и páthos — страдание, испытываемое воздействие), взаимодействие растений посредством выделения биологически активных веществ (фитонцидов, колинов, антибиотиков и др.) во внеш. среду. Иногда А. определяют только как вредное влияние одних растений на другие, но в более широком понимании А.— как отрицательное, так и положительное взаимодействие растений друг с другом путём выделения хим. веществ. А., как и др. взаимоотношения растений, лежит в основе возникновения, развития и смены растит..группировок, играет важную роль в почвообразоват. процессе. Растения с высокой аллелопатич. активностью (напр., пырей, ясень, лох) легко внедряются в сообщества, подавляя др. виды, но вызывают при этом почвоутомление и не могут быть доминантами. Большинство культивируемых растений относятся к аллелопатически слабоактивным. Роль А. необходимо учитывать при создании смешанных посевов и посадок при обосновании севооборотов (чтобы избежать почвоутомления).

● Иванов В. П., Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов, М., 1973; Райс Э., Аллелопатия, пер. с англ., М., 1978.

АЛЛЕ́ЛЬ (от греч. allēlōn — друг друга, взаимно), аллеломорфа, одно из возможных структурных состояний гена. Любое изменение структуры гена в результате мутаций или за счёт внутригенных рекомбинаций у гетерозигот по двум мутантным А. приводит к появлению новых А. этого гена (число А. каждого гена практически неисчислимо). Термин «А.» предложен В. Иогансеном (1909). Распространённые в природных популяциях А., обусловливающие развитие признаков, характерных для вида, называют А. «дикого типа», а происходящие от них А.— мутантными. Разл. А. одного гена могут приводить к одинаковым или разным фенотипич. эффектам, что послужило основанием для представления о множественном аллелизме. Поскольку одинаковый фенотипич. эффект могут вызывать мутантные А. как одного, так и разных генов, для определения аллельности рецессивных мутаций используют функциональный тест на аллелизм (см. *Цис-транс-тест*), к-рый неприменим для доминантных мутаций. Наличие неск. А. каждого гена в популяциях обеспечивает определ. уровень генетич. полиморфизма (напр., три А. обусловливают существование четырёх групп крови у человека) и комбинативной изменчивости (закон независимого наследования признаков, см. *Менделя законы*), к-рые служат исходным материалом для эволюц. преобразований. Множественный аллелизм для генов,контролирующих системы несовместимости (напр., резус фактор у человека), выступает как фактор отбора, препятствующий образованию зигот и организмов определ. генотипов. А. одного гена могут обусловливать существование отличающихся друг от друга форм одного и того же заболевания, напр. разл. А. гена, контролирующего синтез β-цепи гемоглобина, вызывают разл. формы анемий.

А́ЛЛЕНА ПРА́ВИЛО, отражает закономерность изменения размеров поверхности тела гомойотермных (теплокровных) животных с изменением климатич. условий. Согласно А. п., у животных, населяющих более холодные участки ареала, выступающие части тела (конечности, хвост, ушные раковины и т. д.) меньше, чем у представителей того же вида (или близких видов) из более тёплых местностей. Установлено Дж. Алленом (1877). А. п., как и *Бергмана правило*, вытекает из принципа уменьшения теплоотдачи при сокращении отношения поверхности тела к объёму. Исключения из А. п. довольно часты (напр., длина клюва у птиц обычно связана с характером питания).

АЛЛЕРГИ́Я (от греч. állos — иной, другой и érgon — действие), форма иммунологич. ответа, проявляющаяся в повыш. чувствительности организма к разнообразным антигенам (т. н. аллергенам — пыльце растений, домашней пыли, определ. видам пищи, перхоти животных, лекарств. препаратам и т. д.). Широко распространена у человека, известна у птиц и млекопитающих. Развивается не у всех индивидуумов данной популяции и, как правило, при повторном, а не при первичном контакте с аллергеном. При А. организм отвечает на специфич. аллерген чрезмерной реакцией, повреждающей его собств. клетки и ткани в результате отёка и воспаления, спазма и расслабления гладкой мускулатуры, нарушений микроциркуляции и гемодинамики. Биол. значение А. не известно. Её рассматривают как патологич. нарушение иммунитета.

● Воспаление, иммунитет и гиперчувствительность, пер. с англ., М., 1975; Механизмы иммунопатологии, пер. с англ., М., 1983.

АЛЛИГА́ТОРЫ, аллигаторовые (Alligatoridae), семейство крокодилов. Дл. от 1,5 до 6,3 м, масса до 85 кг. 4 рода: собственно А. (*Alligator*), а также *Caiman*, *Melanosuchus* и *Paleosuchus*, объединяемые под общим назв. кайманы; 7 видов. Обитают в пресных водах юж. части Сев. Америки и в Юж. Америке. Китайский А. (*A. sinensis*) живёт в низовьях р. Янцзы; длина его до 2,5 м. Редок. Миссисипский А. (*A. mississippiensis*) отличается от др. А. перепонкой между пальцами передних ног. Самка откладывает от 20 до 60 яиц в построенное гнездо, а после вылупления молодых А. заботится о потомстве. Продолжительность жизни до 85 лет. Взрослые А. питаются рыбами, лягушками и др. позвоночными, молодь — водными насекомыми, моллюсками и др. беспозвоночными. Самцам А. свойственно территориальное поведение. Интенсивная охота на А. (ради кожи) снизила их численность. Все виды в Красной книге МСОП. В США и на Кубе миссисипского А. разводят на фермах. См. рис. 2, 3, 4 в табл. 45.

АЛЛО... (от греч. állos — другой, иной), часть сложных слов, соответствующая словам «иной», «инородный» (напр., *аллогенез*, *аллохтоны*).

АЛЛОГА́МИЯ (от *алло...* и *...гамия*) у растений — то же, что *перекрёстное опыление*. У одноклеточных организмов (гл. обр. у простейших) — популяция гамет разного происхождения (т. е. от разных особей).

АЛЛОГЕНЕ́З (от *алло...* и *...генез*), направление эволюции группы организмов, при к-рой у близких видов происходит смена одних частных приспособлений другими, а общий уровень организации остаётся прежним. А. выражается в адаптивных преобразованиях (при смене сред обитания, напр. наземной на водную) — алломорфозах, или *идиоадаптациях*. При А. одни органы прогрессивно развиваются и дифференцируются, другие — теряют функциональное значение и редуцируются; при этом происходит гармоничное преобразование всех стадий онтогенеза. Ср. *Ароморфоз*. См. также *Адаптивная радиация*, *Кладогенез*.

АЛЛОМЕТРИ́Я (от *алло...* и греч. métron — мера), гетерогония, неравномерный рост частей тела в процессе развития организма. А. бывает отрицательной, напр. замедленный рост головы по отношению ко всему телу у ребёнка, и положительной, напр. ускоренный рост рогов у жвачных. А. выражается в изменении пропорций тела и темпов развития органов.

АЛЛОМО́НЫ (от *алло...* и греч. hormáō — привожу в движение, возбуждаю), вырабатываемые организмом вещества, к-рые оказывают направленное действие на представителей др. видов, вызывая у них поведенч. или физиологич. реакции, адаптивно выгодные для выделяющего А. организма. К А. относят вещества, регулирующие взаимодействие организмов при симбиозе, цветочные запахи и нектар, привлекающие насекомых и др. опылителей, защитные выделения (репелленты) растений и животных, антибиотики микроорганизмов, ядовитые вещества, используемые для обездвиживания или умерщвления добычи и др. Роль А. могут играть также гормоны и *феромоны*. Так, у нек-рых тараканов и термитов гормон линьки является одновременно А., регулирующим размножение обитающих в кишечнике одноклеточных симбионтов. См. также *Аллелопатия*.

АЛЛОПАТРИ́Я (от *алло...* и греч. patrís — родина), обитание разных групп организмов (в т. ч. популяций одного вида) в различных географич. р-нах. Действием естеств. отбора каждая популяция данного вида приспосабливается к специфич. условиям её местообитания. Генетически это выражается в присущей каждой популяции характерной частоте встречаемости разных аллелей, а фенотипически — в имеющих приспособит. значение особенностях строения, физиологии, экологии, поведения входящих в её состав особей. А. лежит в основе аллопатрич. *видообразования*. Ср. *Симпатрия*.

АЛЛОПРИ́НИНГ (от *алло...* и англ. preen — чистить оперение) у птиц, комфортное поведение, связанное с уходом за оперением и адресованное другой особи. Внутривидовой А. наиболее характерен для видов, живущих мелкими сообществами (напр., австралийские славки, Malurinae), но нередко наблюдается между половыми партнёрами у моногамно-территориальных птиц (стервятники, клушицы, мн. попугаи). А. часто рассматривают как форму «умиротворяющего» поведения. Особая поза приглашения к А., демонстрируемая воловьей птицей особям видов-хозяев, может служить стимулом, снижающим их агрессивность по отношению к паразиту. У млекопитающих аналогичное поведение наз. *грумингом*.

АЛЛОСТЕРИ́ЧЕСКАЯ РЕГУЛЯ́ЦИЯ (от *алло* .... и греч. stereós — пространственный), контроль за скоростью протекания отдельных метаболич. процессов в организме за счёт изменения активности регуляторных (аллостерических) ферментов. Направлена на наиболее экономичное использование материальных и энергетич. ресурсов клетки. Аллостерич. фер-

менты обладают четвертичной структурой (состоят из неск. полипептидных цепей) и помимо активного центра имеют обособленные «аллостерические» центры (один или неск.) на поверхности своих молекул. К этим центрам присоединяются специфич. регуляторы, т. н. эффекторы, изменяющие активность фермента, а следовательно, и всего метаболич. процесса в целом. В качестве эффекторов часто выступают нуклеотиды (напр., адениловая к-та, АТФ и т. п.), аминокислоты (в реакциях биосинтеза др. аминокислот) и др. А. р. анаболич. (биосинтетических) путей осуществляется в осн. по принципу обратной связи, когда конечный продукт биосинтетич. цепи подавляет действие фермента, катализирующего начальную стадию всего процесса (т. н. ретроингибирование). В катаболич. путях, обеспечивающих клетку энергией, активность первого фермента контролируется соединениями, к-рые показывают уровень энергетич. состояния клетки в каждый данный момент, напр. фосфатами и адениловыми нуклеотидами. Для нек-рых метаболич. путей известна ситуация, когда первый метаболит в цепи последоват. реакций активирует фермент, катализирующий последнюю стадию, обеспечивая т. н. активацию предшественником. См. также *Ферментативный катализ*.

● Курганов Б. И., Аллостерические ферменты, М., 1978.

АЛЛОХО́РИЯ (от *алло...* и *...хория*), распространение диаспор внеш. агентами: ветром (*анемохория*), животными (*зоохория*), водой (*гидрохория*) и др. Ср. *Автохория*.

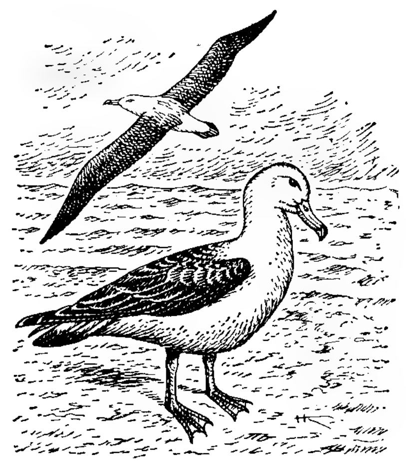
АЛЛОХТО́НЫ (от *алло...* и греч. chthṓn — земля), организмы, появившиеся в данной флоре или фауне в результате расселения. Напр., опоссум — А. Сев. Америки, проникший сюда из Юж. Америки. Выделение А. важно при анализе к.-л. флоры или фауны. Ср. *Автохтоны*.

АЛО́ЗЫ (*Alosa*), род рыб семейства сельдёвых. Тело сжатое с боков, дл. от 18—20 до 75—80, редко до 100 см. Вдоль ср. линии брюха зубчатый киль, у основания хвостового плавника пара удлинённых чешуй — «крылышек», за верх. углом жаберной крышки одно или неск. тёмных пятен. 14 видов (много подвидов и рас), в умеренно тёплых и субтропич. водах Сев. полушария; в СССР — 6 видов с 11 подвидами, в Чёрном, Азовском, Каспийском и Балтийском морях. Проходные, полупроходные, солоноватоводные и пресноводные озёрные. Живут 6—11 лет, созревают на 2—5-м году. Плодовитость 70—700 тыс. икринок. Нерест порционный, икринки всплывающие на течении или донные, слабоклейкие. Объект промысла (в т. ч. шэд, пузанки и др.) и разведения. Численность проходных форм сократилась из-за нарушения условий размножения. См. рис. 8, 9 при ст. *Сельдеобразные*.

АЛО́Э (*Aloe*), род растений сем. асфоделовых (*Asphodelaceae*) порядка лилейных (часто относят к сем. лилейных). Древовидные, кустарниковые или травянистые суккулентные ксерофиты, иногда лианы. Листья мясистые, у мн. видов с восковым налётом и шипами по краям, обычно в густых прикорневых или верхушечных розетках. Цветки б. ч. трубчатые или узкоколокольчатые, обычно красные, оранжевые или жёлтые, в кистевидном или метельчатом соцветии, богаты нектаром. Большинство А. опыляется птицами нектарницами. Размножаются в осн. семенами, а также вегетативно. Св. 350 видов, в засушливых областях Южной и тропич. Африки, на Маскаренских о-вах, Мадагаскаре и прилежащих о-вах, на Ю. Аравийского п-ова. А. древовидное (*A. arborescens*) — сильно ветвящееся деревце выс. до 5 м или кустарник, декор. растение. В оранжерейной и комнатной культуре (т. н. столетник) цветёт крайне редко, на родине (в Юж. и тропич. Африке) — ежегодно. Листья содержат гликозиды, смолистые вещества и эфирные масла. В СССР выращивают как лекарственное на Черномор. побережье Кавказа.

АЛЫЧА́ (*Prunus divaricata*, или *P. cerasifera*), дерево или кустарник сем. розовых. Неск. подвидов, в т. ч. ткемали. Выс. 4—10 м, крона от узкопирамидальной до широкояйцевидной. Одна из исходных форм сливы домашней. В Европе, Ср. и Передней Азии; в СССР — преим. на Кавказе, в горных р-нах Ср. Азии на выс. до 2 тыс. м, в подлеске дубовых, грабовых, ольховых и иногда пихтовых лесов, среди зарослей кустарников и на опушках. Используется как плодовая культура и как подвой для сливы, абрикоса, персика и др. Декоративна. А. наз. и др. виды рода слива.

АЛЬБАТРО́СОВЫЕ (Diomedeidae), семейство буревестникообразных. Дл. 85—140 см. Крылья узкие, в размахе до 3,6 м (у нек-рых — до 4,25 м). Поднимаются в воздух только с гребня волны или берегового обрыва. Исключительно развита способность к планирующему полёту. 2 рода, 13 видов, на морях Юж. полушария, немногие виды на С. Тихого ок.; в СССР — на Д. Востоке 3 залётных вида. Часто держатся стаями. Гнездятся колониями на океанич. о-вах. Питаются рыбой, головоногими моллюсками, часто кормятся в море по ночам. Мн. виды следуют за кораблями, питаясь отбросами. Размножаться начинают сравнительно поздно — в возрасте 5—10 лет. В кладке 1 яйцо. Белоспинный А. (*Diomedea albatrus*) — в Красных книгах МСОП и СССР.



Темноспинный альбатрос (*Diomedea immutabilis*).

АЛЬБИНИ́ЗМ (от лат. albus — белый), врождённое отсутствие пигментации покровов, радужной оболочки глаз у животных и человека; у высших растений — зелёной окраски всего растения или его отд. частей. Особь, лишённую окраски, наз. альбиносом. А. — наследственный признак, зависящий от наличия рецессивного гена, блокирующего в гомозиготном состоянии синтез пигментов (меланина, хлорофилла). Иногда А. возникает как проявление гена пятнистости (*S*) — вся поверхность тела оказывается как бы белым пятном (в этом случае у альбиносов сохраняется окраска радужки). У растений А. может быть обусловлен также наследств. изменением хлоропластов (см. *Наследование цитоплазматическое*), кроме того, проращивание побегов в темноте ведёт к функциональному А. (этиолированные побеги), исчезающему на свету. У человека частота появления альбиносов — 1:20000—1:40000. Чистые линии альбиносов лабораторных животных — кроликов, крыс, мышей и др. — разводят для исследовательских целей.

АЛЬБУМИ́НЫ, простые глобулярные белки, хорошо растворимые в воде, солевых растворах, разбавленных к-тах и щелочах; выпадают в осадок при насыщении раствора сульфатом аммония выше 50%. Содержатся в молоке (лактальбумин), яичном белке (овальбумин), сыворотке крови (сывороточный альбумин), семенах растений и т. д. Осн. резервные белки организма. Способность к комплексообразованию помогает А. осуществлять трансп. функцию — связывание и перенос кровью витаминов, гормонов (напр., с А. связано 75—82% кортикостероидов, 98—99% эстрогенов, определяемых в крови), микроэлементов.

АЛЬВЕО́ЛА (от лат. alveolus — ячейка, лунка, пузырёк), 1) пузыревидные выпячивания в лёгких млекопитающих на концах тончайших разветвлений бронхов, выстланные респираторным эпителием. К А. прилегают кровеносные капилляры, что обеспечивает газообмен между альвеолярным воздухом и кровью. 2) Углубления в челюстях, в к-рых помещаются корни зубов у млекопитающих. 3) То же, что шаровидный *аденомер*, или ацинус.

АЛЬГИ́НОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, структурные полисахариды, содержащиеся в бурых водорослях и нек-рых бактериях. Линейные молекулы А. к. построены из остатков β-D-маннуроновой и α-L-гулуроновой к-т, связанных 1 → 4 гликозидными связями, и включают блоки, состоящие из одной уроновой к-ты, а также участки с б. или м. регулярным чередованием остатков обеих к-т. Применяют как гелеобразователи в пищ. пром-сти и для отделки и крашения тканей. Соли А. к. — альгинаты — используют для изготовления искусств. шёлка.

АЛЬГОЛО́ГИЯ (от лат. alga — водоросль и *...логия*), ф и к о л о г и я, раздел ботаники, изучающий водоросли.

АЛЬДО́ЗЫ, моносахариды, содержащие в своей молекуле альдегидную группу $\left(-C\begin{array}{l}\nearrow O\\ \searrow H\end{array}\right)$; глюкоза, галактоза, рибоза и др.

АЛЬДОЛА́ЗЫ, ферменты класса лиаз. Широко распространены у животных, растений и микроорганизмов. Участвуют в процессах анаэробного расщепления углеводов, напр. гликолизе (наиболее активна А. мышц, где она составляет 10% всех растворимых белков), в темновых реакциях фотосинтеза у растений.

АЛЬДОСТЕРО́Н, стероидный гормон, вырабатываемый корой надпочечников позвоночных (в осн. наземных). Регулирует минеральный обмен (наиболее активный минералокортикоид) в организме: стимулирует задержку ионов Na^+ в крови и выведение ионов K^+ и H^+. Биологически активен только свободный А. (ок. 50—70% А. крови связано с белками). Влияние на ионный баланс А. реализует через почки, кишечник, потовые и слюнные железы, жабры и др. Цитоплазматич. ме

мбраны железистых клеток этих органов содержат фермент Na^+/K^+-АТФазу. наз. натриевым насосом, к-рый, по совр. представлениям, и осуществляет транспорт ионов (см. *Ионные насосы*). Секреция А. регулируется ренин-ангиотензинной системой, концентрацией ионов Na^+ и K^+, а также кортикотропином, серотонином.

АЛЬДРОВА́НДА (*Aldrovanda*), род насекомоядных водных растений семейства росянковых. Единственный вид — А. пузырчатая (*A. vesiculosa*), растение с плавающими нитевидными стеблями без корней. Листья по 7—9 в мутовках, с длинными шиловидными щетинками на верхушке широкого черешка. Листовая пластинка со множеством волосков и желёзок, состоит из двух полукруглых складывающихся половинок, образующих ловушку для рачков и др. мелких обитателей водоёмов. Цветки белые, мелкие, одиночные, опыляются насекомыми. Размножается А. гл. обр. с помощью зимующих почек, распространяемых водоплавающими птицами. Растёт в пресных водоёмах Евразии, Австралии, Африки; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, Д. Востоке, в Ср. Азии в озерках стариц. См. рис. 8 в табл. 15.

АЛЬПАКА́, млекопитающее рода лам. Вероятно, произошла в результате скрещивания домашней ламы с викуньей.

АЛЬПИ́ЙСКАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ, тип высокогорной растительности, представленный гл. обр. низкотравными лугами. Развивается в условиях глубокого снежного покрова, быстрой суточной смены темп-ры и влажности, короткого вегетац. периода. Распространена гл. обр. в горах умеренных широт (Альпы, Карпаты, Кавказ, Алтай, Тянь Шань), в Гималаях и нек рых др. высокогорьях субтропиков и тропиков. Альп. растения (злаки, горечавки, примулы, камнеломки и др.) в осн. низкорослые (10—15 см), дерновинные или подушковидные, с небольшими, часто прижатыми к стеблю листьями. Яркая окраска цветков — приспособление к опылению насекомыми; общий тон окраски растений голубовато-зелёный (Альпы, Гималаи) или желтовато-зелёный (Памир). Альп. луга, богатые кормовыми травами, издавна используются как летние пастбища.

АЛЬТРУИСТИ́ЧЕСКОЕ ПОВЕДЕ́НИЕ, альтруизм (франц. altruisme, от лат. alter — другой), действие (совокупность действий) индивида (группы особей), приводящее к увеличению приспособленности др. индивида (группы) за счёт снижения собств. приспособленности. Впервые представление об А. п. введено Дж. Б. Холдейном и затем наиб. последовательно развивалось Р. Триверсом. Всякое поведение особи, снижающее её репродуктивный потенциал и повышающее репродуктивный потенциал др. членов популяции, может рассматриваться как проявление альтруизма. К А. п., напр., можно отнести реакцию «окрикивания хищника» — поведение, при к-ром стайные особи сигнализируют о приближении врага, тем самым предупреждая стаю и подвергая себя опасности.

Согласно имеющимся в *социобиологии* представлениям, А. п. может существовать в форме родственного — А. п. по отношению к родственникам (механизм повышения совокупной приспособленности), а также в форме реципрокного (взаимного) альтруизма — А. п. по отношению к неродственным особям своего вида или особям иного вида. При этом предполагается, что в дальнейшем аналогичное поведение будет продемонстрировано этими особями по отношению к альтруисту или его родственникам. А. п. может быть неосознанным (преобладает у животных) или носить осознанный (формирующийся в человеческом обществе) характер, когда альтруист ожидает ответных благ для себя или родственников. А. п. может играть важную роль в эволюции, если ему следует значит. часть популяции; в этом случае польза от А. п. превосходит причиняемый альтруисту вред.

Концепция А. п. в социобиологии не является общепринятой, а сам термин в сов. биологии рассматривается как метафорический.

АЛЬФАВИ́РУСЫ (*Alphaviruses*), род РНК-содержащих вирусов сем. тогавирусов. Диам. вирусных частиц 50—70 нм. Размножаются в цитоплазме клеток членистоногих, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих. Передаются комарами. Вызывают обычно бессимптомные инфекции. А. наз. также арбовирусы группы А.

АМАЗО́НСКИЕ ПОПУГА́И, амазоны (*Amazona*), род попугаеобразных. Дл. ок. 30 см. Хвост довольно короткий. 26 видов, в лесах Антильских о-вов, Центр. и Юж. Америки. А. п. ценятся как хорошие имитаторы речи человека и часто содержатся в неволе (размножаются редко). 7 видов и 2 подвида — в Красной книге МСОП. См. рис. 19 в табл. 47.

АМАКРИ́НОВЫЕ КЛЕ́ТКИ, амакриновые нейроны (от греч. а — отрицат. частица, makrós — длинный и ís, род. падеж inós — волокно), интернейроны сетчатки глаза позвоночных. Тела А. к. располагаются во внутреннем зернистом слое, а отросток, не покидая пределов сетчатки, ветвится в области синаптич. контактов биполярных ганглиозных нейронов. А. к. изменяют характер распространения возбуждения по нервным клеткам ганглиозного слоя. Число А. к. особенно велико у животных с высокой остротой зрения, напр. у птиц.

АМАРА́НТ, щирица (*Amaranthus*), род преим. однолетних трав сем. амарантовых. Листья очередные. Цветки б. ч. однополые, ветроопыляемые. Ок. 60 видов, в тропиках, субтропиках и отчасти умеренных поясах; в СССР — 15 видов, гл. обр. заносных. А. запрокинутый (*A. retroflexus*), А. белый (*A. albus*) и А. жминдовидный (*A. blitoides*) растут как сорные на полях, ж.-д. насыпях, занесены из Сев. Америки. Как декоративные разводят А. багряный (*A. cruentus*) с красными соцветиями и А. хвостатый, или лисий хвост (*A. caudatus*), с длинными (иногда св. 1 м) свисающими тёмно-красными или зелёными соцветиями. А. багряный и А. хвостатый с древности культивировали как зерновые растения в Центр. и Юж. Америке (были гл. продуктом питания ацтеков и играли важную роль в религиозных обрядах, пока в нач. 16 в. исп. колонизаторы не запретили выращивание А.), а также в нек-рых р-нах Азии. Благодаря высокой питательности, засухоустойчивости, простоте выращивания широко вводится в культуру во мн. странах (особенно тропических).

АМАРА́НТОВЫЕ, щирицевые (Amaranthaceae), семейство двудольных растений порядка гвоздичных. Травы, реже полукустарники, иногда лианы и небольшие деревья. Листья очередные или супротивные, цельные. Цветки мелкие, б. ч. обоеполые, безлепестные, насекомо- или ветроопыляемые, б. ч. в клубочках, образующих колосовидные, метельчатые и др. соцветия. Плод б. ч. ореховидный. 65 родов, ок. 850—900 видов, в субтропиках и тропиках (преим. в Америке и Африке), реже в теплоумеренных и как заносные в умеренных поясах. В СССР ок. 20 видов из 4—5 родов, в т. ч. амарант, целозия (к-рые во мн. странах используют как пищ. растения), а также сорные, рудеральные и декор. растения.

АМАРИ́ЛЛИСОВЫЕ (Amaryllidaceae), семейство однодольных растений порядка лилейных. Многолетние травы с луковицами, реже с корневищами или клубнелуковицами. Листья б. ч. линейные. Крупные цветки обычно собраны в зонтик, завязь нижняя (осн. отличие А. от близкого сем. лилейных). Плод — коробочка, реже — ягода. Ок. 85 родов, ок. 1100 видов, преим. в тропич., субтропич. и отчасти умеренных областях, но гл. обр. в Юж. Африке и Юж. Америке, в засушливых р-нах тропиков и субтропиков; в СССР — 7 родов, ок. 35 видов. Мн. А.— декоративные (подснежник, нарцисс, амариллис, белоцветник, кринум, гиппеаструм, кливия и др.) и лекарств. растения. В роде амариллис (*Amaryllis*) 1 вид — А. белладонна (*A. belladonna*), в Юж. Африке. Цветки колокольчатые, с сильным ароматом, белые, красные или иной окраски. В тёплых странах выращивают как декоративные, много садовых и гибридных форм; в СССР — только оранжерейная и комнатная культура. Амариллисом часто наз. гиппеаструм, широко разводимый в комнатах. 11 видов почти из всех дикорастущих в СССР родов — в Красной книге СССР.

● Артюшенко З. Т., Амариллисовые СССР, Л., 1970.

АМБА́РНЫЕ КЛЕ́ЩИ, мучные, или хлебные (Acaridae), семейство клещей отр. акариформных (в литературе часто упоминаются как акароидные или тироглифоидные клещи). Дл. 0,2—0,5 мм, тело полупрозрачное, беловатое, покровы мягкие, кожистые; хелицеры грызущие. В СССР — 56 видов, в т. ч. из родов *Tyroglyphus*, *Calloglyphus* и др. Обитатели почвы и гниющих растит. остатков. Важная биол. особенность — наличие в цикле развития гипопуса — непитающейся нимфальной стадии, к-рая служит для пассивного расселения или переживания неблагоприятных условий. При достаточной влажности, темп-ре и наличии пищи А. к. способны к быстрому массовому размножению. Могут вызвать порчу с.-х. продуктов, особенно зерна, муки, круп. См. рис. 1 в табл. 30 А.

● Захваткин А. А., Тироглифоидные клещи (Tyroglyphoidea), М.— Л., 1941 (Фауна СССР, т. 6, в. 1).

АМБИСТО́МОВЫЕ (Ambystomatidae) (ранее неправильно — амблистомовые), семейство хвостатых земноводных. Дл. от 8 до 30 см. Похожи на саламандр. 4 рода, 35 видов, в Сев. Америке. Взрослые обитают по берегам водоёмов, во влажных местах прибрежных лесов, нек-рые лазают по деревьям или роются в почве. Питаются беспозвоночными. Осеменение внутреннее. Самка откладывает 50—500 яиц, чаще в воду. Личинки с ветвистыми наруж. жабрами, развиваются в воде; половой зрелости достигают на суше. Широ-

ко распространена тигровая А. (*Ambystoma tigrinum*), дл. до 28 см, личинка к-рой (аксолотль) способна к размножению. Неотения характерна и для др. А. 5 видов и подвидов в Красной книге МСОП.

АМБРА, воскоподобное вещество, образующееся в пищеварит. тракте кашалота; иногда А. находят в воде или на берегу. Специфич. запах обусловлен продуктами окисления тритерпенового спирта амбреина. Используют в парфюмерии как закрепитель духов.

АМБРО́ЗИЕВЫЕ ЛИСТОЕ́ДЫ (*Zygogramma*), род жуков сем. листоедов. Ок. 40 видов, распространены в Сев. Америке, особенно в Мексике. Мн. виды питаются исключительно амброзией, в связи с чем их используют для биол. защиты посевов с.-х. культур от засорения амброзией. Наиболее обычен полосатый А. л. (*Z. suturalis*), дл. ок. 5 мм, бронзово-бурый, с жёлтыми надкрыльями, имеющими 3 тёмные продольные полоски. Встречается на С. Мексики, в США и на Ю. Канады. Полосатый А. л. успешно акклиматизирован в Ставропольском, Краснодарском краях и Абх. АССР для борьбы с широко распространёнными там нек-рыми видами амброзии.

АМБРО́ЗИЯ, 1) род (*Ambrosia*) преим. травянистых растений сем. сложноцветных. Корзинки мелкие, однополые: несущие тычиночные цветки в колосовидных или кистевидных общих соцветиях, у их основания среди прицветных листьев находятся одиночные или клубочками по 2—5 пестичные цветки, иногда они расположены в пазухах верх. листьев. Семянки без хохолка, заключены внутри обёртки, впоследствии твердеющей. 35—40 видов, гл. обр. в Америке, заносные во мн. странах; в СССР 4—5 видов, на Ю. Европ. части СССР, в Прибалтике, Приморском крае. Карантинные сорняки, для борьбы с к-рыми могут быть использованы нек-рые амброзиевые листоеды. Пыльца А. (в массе) — сильный аллерген. 2) Белые или розоватые налёты мицелия нек-рых сумчатых грибов (напр., *Macrophoma*), выстилающие в древесине ходы, в которых живут личинки жуков короедов, питающиеся этим мицелием.

АМБУЛАКРА́ЛЬНАЯ СИСТЕ́МА (от лат. ambulacrum — место для хождения, хождение), система заполненных жидкостью сосудов (каналов) у иглокожих, служащая для движения, а также для дыхания, выделения и осязания. Развивается из зачатков целома. Состоит из околоротового кольца и радиальных каналов, боковые ветви к-рых входят в амбулакральные ножки — цилиндрич. трубочки с ампулой у основания и с присоской или подошвой на наруж. конце (у морских звёзд, морских ежей и др.), либо остроконечные (у морских лилий, офиур и др.). При наполнении жидкостью ножки вытягиваются по направлению движения и присасываются к разл. подводным предметам; при сокращении ножек тело животного несколько перемещается. С внеш. средой А. с. сообщается пористой (мадрепоровой) пластинкой каменистого канала.

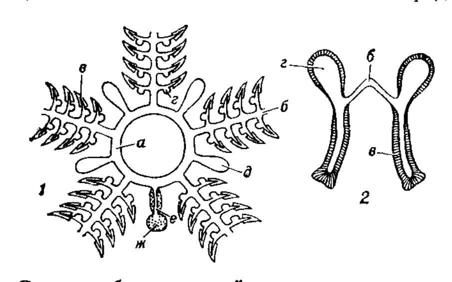
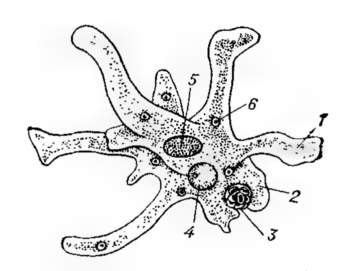


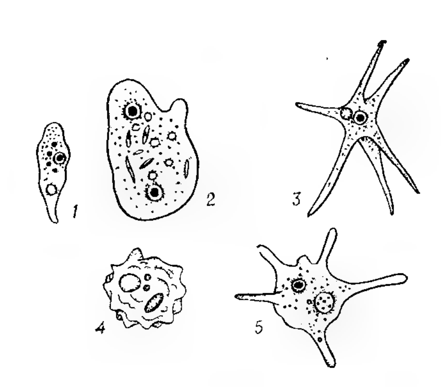
Схема амбулакральной системы иглокожих (*1*) и разрез амбулакральных ножек, радиального канала и ампул (*2*): *а* — околоротовое кольцо; *б* — радиальный канал; *в* — цилиндрическая трубочка; *г* — ампула; *д* — полиевый пузырь; *е* — каменистый канал; *ж* — мадрепоровая пластинка.

АМЁБОЦИ́ТЫ (от *амёбы* и ... *цит*), бесцветные подвижные клетки внутр. среды беспозвоночных. Соответствуют лейкоцитам позвоночных. Для А. характерны пиноцитозные пузырьки и лизосомы. Защищают организм от разл. инородных частиц, захватывая и переваривая их (фагоцитоз), участвуют в переваривании пищи, экскреции. Способны к агглютинации.

АМЁБЫ (Lobosea), класс наиболее просто организованных простейших надкласса корненожек. Лишены внутр. скелета и наруж. раковины. Форма тела непостоянна, размеры обычно от 20 до 700 мкм, реже несколько более. Форма и размеры псевдоподий характерны для определ. видов А. Передвигаются А., «перетекая» с одного места на другое (т. н. амёбоидное движение). Ядро обычно одно. Неск. сем., включающих большое число видов, широко распространены в пресных, солоноватых, иногда морских водах, часто в прибрежном песке, есть виды, живущие в почве. Питаются бактериями, одноклеточными водорослями, мелкими простейшими. Размножение бесполое (делением надвое). При неблагоприятных условиях образуют цисты. Сем. Endamoebidae включает исключительно паразитич. виды, среди представителей сем. Paramoebidae паразиты — лишь нек-рые. А. этих семейств паразитируют у членистоногих, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих. Нек-рые мелкие свободноживущие А. также могут переходить к факультативному паразитизму и вызывать заболевания человека и животных. Наиболее типичные представители: свободноживущая А. протей (*Amoeba proteus*) и паразитич. дизентерийная А.



Амёба протей: *1* — эктоплазма; *2* — эндоплазма; *3* — непереваренные частицы пищи, выбрасываемые наружу; *4* — сократительная вакуоль; *5* — ядро; *6* — пищеварительная вакуоль.



Различные виды амёб: *1* — *Amoeba limax*; *2* — *Pelomyxa binucleata*; *3* — *A. radiosa*; *4* — *A. verrucosa*; *5* — *A. polypodia*.

АМЕРИКА́НСКИЕ ГРИ́ФЫ (Cathartae), подотряд соколообразных. Наиболее примитивные хищные птицы, сохраняющие нек-рые особенности строения, свойственные аистообразным и пеликанообразным. Внешне сходны с грифами Ст. Света; имеют широкие крылья (в размахе до 3 м) и могут часами парить, высматривая добычу; голова и часть шеи голые, что предохраняет от загрязнения при поедании внутренностей трупов. Задний палец маленький, прикреплён выше других, благодаря чему все А. г. хорошо ходят и бегают, но не могут схватить добычу лапой. Когти тупые, слабоизогнутые.

Калифорнийский гриф.

Мускулатура ниж. гортани (сиринкса) недоразвита, поэтому А. г. лишены голоса. 3 семейства, в т. ч. современное Cathartidae с 5 родами, 7 видами; наиб. известен кондор. Распространены от юж. части Канады до Огненной Земли. Питаются рыбой и падалью. Птенцы вылупляются зрячими, но развиваются медленно. Калифорнийский гриф (*Gymnogyps californianus*) на грани исчезновения (в 1983 насчитывалось 26 птиц), в Красной книге МСОП.

АМЕРИКА́НСКИЕ ДИКОБРА́ЗЫ, древесные дикобразы (Erethizontidae), семейство грызунов. Дл. тела 64—103 см, хвоста 14—30 см; масса до 18 кг. Верх. часть тела покрыта короткими острыми иглами с зазубренным концом, брюшная — щетиной или грубым волосом. Конечности, а у нек-рых видов и хвост, хватательные. 3 рода (или 5), 11—12 видов, в лесах умеренного, субтропич. и тропич. поясов Сев. и Юж. Америки. Образ жизни древесно-наземный. Живут обычно поодиночке; убежища в дуплах, пещерах, расселинах скал; в горах до выс. 2000 м. Активны ночью и в сумерки, зимой активность пониженная. Растительноядны. Раз в год рождают 1—4 детёнышей. Могут повреждать лесные посадки. 1 вид — в Красной книге МСОП. См. рис. 29 при ст. *Грызуны*.

АМЕРИКА́НСКИЕ ЛИСТОНО́СЫ (Phyllostomatidae), семейство летучих мышей. На конце морды вертикальный, заострённый к вершине кожный придаток («листок»). Разнообразное по характеру адаптаций и богатое видами семейство. 48 родов, в т. ч. ложные вампиры, 135 видов. Эндемики тропич. и субтропич. поясов Америки. Нек-рые питаются насекомыми, мелкими позвоночными, многие частично или полностью — мякотью

плодов, нектаром и пыльцой цветков, экологически замещая отсутствующих в Зап. полушарии крыланов. В помёте обычно один детёныш.

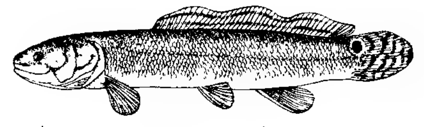
АМЕРИКА́НСКИЕ ОЛЕ́НИ (*Odocoileus*), род оленевых. Дл. тела 110—200 см; масса 22—205 кг. Окраска от серо-жёлтой до тёмно-рыжей. 6 видов, в Америке (от 62° с. ш. до 48° ю. ш.). Обитают гл. обр. в лесах, на равнинах и в горах. Рождают 1—4 детёнышей. 3 подвида — в Красной книге МСОП.

АМЕРИКА́НСКИЕ СЛА́ВКОВЫЕ, лесные певуны (Parulidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 10—18 см. Клюв тонкий, острый, реже уплощённый, со щетинками у основания. Оперение оливковое или серое в сочетании с жёлтым, красным, чёрным или серо голубым. 27 родов, 124 вида, в Америке от Аляски и Лабрадора до Сев. Аргентины. В СССР 2 вида залетали на Чукотский п-ов. Преим. древесные птицы. Питаются насекомыми. В кладке 2—5 яиц. У нек-рых красивая песня. 3 вида и 2 подвида — в Красной книге МСОП.

АМЕРИКА́НСКИЕ ЦВЕТО́ЧНИЦЫ (Coerebidae), семейство певчих воробьиных, в к-рое ранее выделяли птиц со сходными приспособлениями к питанию нектаром; считается искусственным, поэтому часть видов А. ц. отнесли к сем. танагровых, а часть — к сем. американских славковых.

АМИДА́ЗЫ, ферменты класса гидролаз; катализируют расщепление связи между углеродом и азотом в веществах типа кислотных амидов с образованием молекулы аммиака. А. регулируют азотистый обмен в живых организмах и широко распространены в природе. Осн. представители — уреаза, глутаминаза и аспарагиназа. Препараты последней используют в медицине.

АМИЕОБРА́ЗНЫЕ (Amiiformes), отряд ганоидных рыб. Известны с верх. перми, были многочисленны в середине мезозоя. Близки к панцирникообразным. Единств. совр. вид — ильная рыба (*Amia calva*). Дл. до 75 см. Тело вальковатое, рыло короткое. Осевой скелет окостеневший, на голове кожные кости — признак примитивных рыб. Чешуя циклоидная; спинной плавник длинный, хвостовой — симметричный, округлый. Брызгальца нет. Рот конечный, челюсти с зубами. Обитает в Сев. Америке в Великих озёрах и в неглубоких, заросших или заболоченных водоёмах к Ю. от них. Способна дышать атм. воздухом (плават. пузырь функционирует как лёгкое), остаётся живой вне воды в течение суток. Хищник, питается беспозвоночными и мелкой рыбой. Плодовитость до 70 тыс. икринок. Нерест весной; самец строит гнездо, охраняет икру и молодь. Промыслового значения не имеет, интересна как «живое ископаемое».



Ильная рыба.

АМИЛА́ЗЫ, ферменты класса гидролаз; катализируют гидролиз резервных полисахаридов (крахмала, гликогена). А. обнаружены у животных (слюна, поджелудочная железа), у высших растений (проросшие зёрна) и в микроорганизмах. В зависимости от характера действия на субстрат различают α-А. (расщепляют внутр. α-1,4-связи в молекуле полисахарида), β-А. (последовательно отщепляют остатки мальтозы от нередуцирующих концов цепей полимера) и глюко-А. (расщепляют полисахарид с образованием свободной глюкозы). А. применяют для осахаривания крахмалистого сырья в пивоваренной, спиртовой, хлебопекарной пром-сти, при произ-ве глюкозы и др.

АМИЛО́ЗА, полисахарид, линейные молекулы к-рого построены из остатков α — D-глюкозы; компонент крахмала. Мол. м. до 200 000.

АМИЛОПЕКТИ́Н, полисахарид, многократно разветвлённые молекулы к-рого построены из остатков α — D-глюкозы; компонент крахмала. Мол. м. до неск. миллионов.

АМИЛОПЛА́СТЫ (от греч. ámylon — крахмал и plastós — вылепленный), пластиды (из группы лейкопластов) растит. клетки, синтезирующие и накапливающие крахмал.

АМИНОКИСЛО́ТЫ, органические (карбоновые) кислоты, содержащие, как правило, одну или две аминогруппы (— NH_2). В зависимости от положения аминогруппы в углеродной цепи по отношению к карбоксилу различают α-, β-, γ- и т. д. А. В природе широко распространены α-А., имеющие (кроме глицина) один или два асимметрических атома углерода и, в основном, L-конфигурацию. В построении молекул белка участвуют обычно ок. 20 L = α — А. (пролин — α-иминокислота). Специфич. последовательность чередования А. в пептидных цепях, определяемая генетическим кодом, обусловливает первичную структуру белка. Высшие растения и хемосинтезирующие организмы все необходимые им А. синтезируют из аммонийных солей и нитратов (в растит. клетке они восстанавливаются до NH_3) и кето- или оксикислот — продуктов дыхания и фотосинтеза. Человек и животные синтезируют большинство г. н. заменимых А. из обычных безазотистых продуктов обмена и аммонийного азота; *незаменимые аминокислоты* должны поступать с пищей. Занимают центр. место в обмене азотистых веществ (входят в состав белков, пептидов, участвуют в биосинтезе пуринов, пиримидинов, витаминов, медиаторов, алкалоидов и др. соединений). В организме окислит. распад А. путём дезаминирования (особенно интенсивно идёт в почках и печени) гл. обр. глутаминовой к-ты, образовавшейся путём переаминирования, приводит к образованию кето- и оксикислот — промежуточных продуктов цикла трикарбоновых к-т. Далее они превращаются в углеводы, новые А. и т. п. или окисляются до CO_2 и H_2O с выделением энергии. При этом азот в виде аммонийных солей, мочевины и мочевой к-ты выводится из организма. У растений связанный азот используется более полно и азотистые отходы практически отсутствуют. В тканях живых организмов встречаются А. (св. 100), не входящие в состав белков. Среди них важные промежуточные продукты обмена веществ (орнитин, цистатионин и др.), а также редкие А., биол. функции к-рых неясны. В микробиол. пром-сти используют способность мутантных штаммов нек-рых микроорганизмов продуцировать отд. А. (глутаминовую к-ту, лизин и др.). А., а также их смеси, применяют в медицине, животноводстве (для обогащения кормов), как исходные продукты для пром. синтеза полиамидов, красителей. Мн. А. получены абиогенным путём в условиях, моделирующих атмосферу первобытной Земли.

$$H_2N-\overset{\alpha}{C}H(R)-COOH$$

Общая формула α — аминокислот.

АМИНОПЕПТИДА́ЗЫ, протеолитич. ферменты, отщепляющие N-концевые остатки аминокислот от пептидов и белков. Обнаружены в тканях животных, высших растений, а также у микроорганизмов. Наиболее изучена лейцинаминопептидаза, выделенная в чистом виде из почек и хрусталика глаза и отщепляющая преим. остатки аминокислот гидрофобного характера; используют при исследовании первичной структуры белков.

АМИНОТРАНСФЕРА́ЗЫ, трансаминазы, ферменты класса трансфераз, катализирующие обратимые реакции трансаминирования, т. е. перенос аминогруппы (— NH_2) и водорода от одной молекулы субстрата к другой без промежуточного образования аммиака. Коферменты А.— пиридоксальфосфат и пиридоксаминофосфат. А. участвуют в азотистом обмене, особенно в обмене аминокислот. Определение активности аланиновой и аспарагиновой А. в сыворотке крови человека используют в диагностике заболеваний печени и сердца.

АМИТО́З (от греч. а — отрицат. частица и *митоз*), прямое деление интерфазного ядра путём перетяжки без образования хромосом, вне митотич. цикла. А. может сопровождаться делением клетки, а также ограничиваться делением ядра без разделения цитоплазмы, что ведёт к образованию дву- и многоядерных клеток. А. встречается в различных тканях в специализированных обречённых на гибель клетках, особенно в клетках зародышевых оболочек млекопитающих. Клетка, претерпевающая А., в дальнейшем не способна вступить в нормальный митотич. цикл. Прежний взгляд на А. как примитивную форму деления ядра, на основе к-рой развился митоз, не подтвердился. Прямое деление вегетатив. ядра (макронуклеуса) инфузорий, внешне напоминающее А., представляет собой качественно своеобразную форму деления ядра, возникшую на основе преобразования митоза.

АММИ (*Ammi*), род двулетних трав сем. зонтичных. Листья дважды- или трижды-перистые. Зонтики с сильно рассечённой обёрткой. 10 видов, на Азорских о-вах, о. Мадейра, в Средиземноморье и Зап. Азии. В СССР 1 вид — А. зубная (*A. visnaga*), растёт на Кавказе в солонцеватых степях и на сухих склонах. Культивируется как лекарственное в Молдавии, на Украине и Сев. Кавказе; размножается семенами. В Краснодарском крае выращивают А. большую (A. majus), дико произрастающую в Сев. Африке и Зап. Азии.

АММИА́К, NH_3, простейшее химич. соединение азота с водородом. Конечный продукт распада и исходное соединение при биосинтезе азотсодержащих веществ в живых клетках. Концентрация свободного А. в живых тканях в виде иона аммония (NH_4^+) невелика. А. токсичен для организма и обезвреживается в процессе биохимич. реакций. У животных А. образуется при распаде белков и нуклеиновых к-т и обезвреживается путём синтеза мочевой к-ты (у т. н. урикотелических животных — наземных насекомых, птиц, мн. пресмыкающихся) или мочевины (у уреотелических животных — взрослых земновод-

ВАЖНЕЙШИЕ АМИНОКИСЛОТЫ, ВХОДЯЩИЕ В СОСТАВ БЕЛКА

Одноосновные моноаминокислоты

Аланин (Ала, Ala)
$$CH_3CH(NH_2)COOH$$

Валин (Вал, Val)
$$CH_3CH(CH_3)CH(NH_2)COOH$$

Глицин (Гли, Gly)
$$CH_2(NH_2)COOH$$

Изолейцин (Иле, Ile)
$$CH_3CH_2CH(CH_3)CH(NH_2)COOH$$

Лейцин (Лей, Leu)
$$CH_3CH(CH_3)CH_2CH(NH_2)COOH$$

Метионин (Мет, Met)
$$CH_3{-}S{-}CH_2CH_2CH(NH_2)COOH$$

Серин (Сер, Ser)
$$HOCH_2CH(NH_2)COOH$$

Тирозин (Тир, Tyr)
$$HO{-}C_6H_4{-}CH_2CH(NH_2)COOH$$

Треонин (Тре, Thr)
$$CH_3CH(OH)CH(NH_2)COOH$$

Фенилаланин (Фен, Phe)
$$C_6H_5{-}CH_2CH(NH_2)COOH$$

Цистеин (Цис, Cys)
$$CH_2(SH)CH(NH_2)COOH$$

Двухосновные моноаминокислоты

Аспарагиновая кислота (Асп, Asp)
$$HOOCCH_2CH(NH_2)COOH$$

Глутаминовая кислота (Глу, Glu)
$$HOOCCH_2CH_2CH(NH_2)COOH$$

Одноосновные диаминокислоты

Аргинин (Арг, Arg)
$$H_2NC(=NH)NHCH_2CH_2CH_2CH(NH_2)COOH$$

Лизин (Лиз, Lys)
$$H_2NCH_2CH_2CH_2CH_2CH(NH_2)COOH$$

Аминокислоты, содержащие амидную группу

Аспарагин (Асн, Asn)
$$H_2NC(=O)CH_2CH(NH_2)COOH$$

Глутамин (Глн, Gln)
$$H_2NC(=O)CH_2CH_2CH(NH_2)COOH$$

Аминокислоты, содержащие гетероциклические кольца

Гистидин (Гис, His)
$$HC{=}CCH_2CH(NH_2)COOH \text{ (имидазольное кольцо: N, NH, CH)}$$

Пролин (Про, Pro)
$$H_2C{-}CH_2,\ H_2C{-}N(H){-}CH{-}COOH \text{ (пирролидиновое кольцо)}$$

Триптофан (Трп, Trp)
$$C_6H_4{-}C(CH_2CH(NH_2)COOH){=}CH{-}NH \text{ (индольное кольцо)}$$

ных, мн. млекопитающих), к-рые затем выводятся из организма; мн. водные животные (напр., костистые рыбы) выделяют NH_4^+ непосредственно (аммониотелические организмы). У растений А. обезвреживается в процессе синтеза амидов (аспарагина, глутамина, мочевины) — соединений, запасающих и транспортирующих азот в организме. При связывании азота воздуха клубеньковыми и свободноживущими азотфиксирующими бактериями первичным продуктом является А. Выделяемый животными или образовавшийся в результате аммонификации и азотфиксации А. частично окисляется нитрифицирующими бактериями до нитратов и нитритов и используется растениями для биосинтеза азотсодержащих соединений. Т. о., А. играет важную роль в круговороте азота в природе.

АММОНИФИКА́ЦИЯ, разложение микроорганизмами азотсодержащих органич. соединений (белков, мочевины, нуклеиновых к-т и др.) с образованием свободного аммиака; один из важнейших этапов круговорота азота в природе, приводящий к обогащению почвы усвояемыми формами азота. В результате жизнедеятельности и гибели организмов в почву и водоёмы попадает много азотсодержащих органич. веществ, к-рые благодаря А. минерализуются и могут быть вновь использованы растениями и разл. микроорганизмами. При А. соединения вначале гидролизуются при участии соответствующих ферментов до более простых соединений, используемых клеткой в процессах метаболизма. Микроорганизмы, участвующие в А. белков, наз. гнилостными (см. *Гниение*), мочевины — уробактериями. Не к-рые бактерии в процессе нитратного дыхания восстанавливают до аммиака нитраты.

АММОНОИДЕ́И, аммониты (Ammonoidea), подкласс (или надотряд) вымерших головоногих моллюсков. Известны с девона до конца мела по всему земному шару. Наруж. раковина от неск. см до 2 м в диам., у многих спиральнозавитая в одной плоскости (похожа на раковину наутилуса), разделена поперечными перегородками на ряд камер, в последней (жилой) помещалось тело моллюска, а предыдущие («воздушные») играли роль гидростатич. аппарата. От жилой через все остальные камеры проходил сифон, обеспечивающий регуляцию плавучести. Отличия сложнорассечённых краёв перегородок в месте прикрепления их к стенке раковины (т. н. лопастная линия) — систематич. признак. Отряды Goniatitida и Adoniatitida характерны для палеозоя, Ceratitida — для пермитриаса Lytoceratida, Phylloceratida, Ammonitida — для юры — мела. Ок. 1500 видов. Хищники. Обитали в морях. У форм со спиральнозавитой раковиной легко проследить индивидуальное развитие, внутр. обороты раковины дают представление о филогенетич. ряде данной формы. А.— классич. руководящие ископаемые. См. рис. 37 в табл. 32 и рис. 5 при ст. *Моллюски*.

АММОФИ́ЛЫ, песчаные осы (*Ammophila*), род насекомых сем. роющих ос. Брюшко длинное, красное, с тонким стебельком. Гнездо с единств. ячейкой в земле, закрывает пробочкой из камешков. Одна оса может иметь одновременно неск. гнёзд. Яйца откладывает на запасённую парализованную ею крупную гусеницу, к-рой питается личинка. 250 видов, распространены широко; в СССР — св. 30 видов, в т. ч. повсеместно встречается А. песчаная (*A. sabulosa*), дл. 15—28 мм.

АМНИО́Н (греч. amnion), одна из зародышевых оболочек у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. По наличию или отсутствию А. позвоночных делят на две группы: *амниоты*, или высшие, и *анамнии*, или низшие. А. имеется у ряда групп беспозвоночных (насекомые, скорпионы, немертины). Подробнее см. *Зародышевые оболочки*.

АМНИО́ТЫ (Amniota), высшие позвоночные, для к-рых характерно образование зародышевых оболочек вокруг эмбрионов, в т. ч. амниона (отсюда назв.). К А. относятся пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. В отличие от *анамний* (круглоротые, рыбы, земноводные), эмбриональное развитие А. протекает в яйцах, откладываемых на суше, или развивающихся в организме матери.

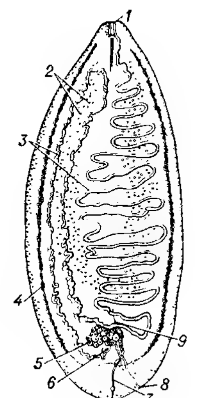
АМУ́РЫ, общее назв. 2 видов рыб: *белого амура* и *чёрного амура*.

АМФИ... (от греч. amphí — вокруг, около, с обеих сторон), часть сложных слов, соответствующая словам «с обеих сторон», «вокруг», «двоякий» (напр., *амфибластула*).

АМФИБЛА́СТУЛА (от *амфи...* и *бластула*), бластулообразная личинка нек-рых известковых губок с резкими различиями анимальных и вегетатив. клеток. Развивается из *стомобластулы* в паренхиме материнской губки, из тела к рой наружу выходит через водоносные каналы. А. прикрепляется к субстрату и образует молодую губку — олинтус. См. также *Целобластула*. См. рис. 2 при ст. *Личинка*.

АМФИДИПЛО́ИД (от *амфи...*, греч. diplóos — двойной и éidos — вид), аллотетраплоид, организм, возникший на основе межвидовой гибридизации и имеющий два диплоидных набора хромосом (по одному диплоидному набору от каждого вида). Впервые межродовой плодовитый аллотетраплоид — рафанобрассика — получен в нач. 20-х гг. Г. Д. Карпеченко от скрещивания редьки и капусты. Затем были выведены А. между рожью и пшеницей — тритикале, пшеницей и пыреем — пшенично-пырейные гибриды и др., к-рые сочетают морфологич. признаки исходных видов. Б. Л. Астаурову удалось получить А. у животных скрещиванием гибридов двух видов шелкопрядов (*Bombyx mori* и *B. mandarina*). А. плодовиты, поскольку у них каждая хромосома имеет гомологичную себе; мейоз у А. протекает, как правило, нормально. В селекции А. используют для преодоления стерильности межвидовых гибридов. А. имеют важное значение в видообразовании, используются в ресинтезе (воссоздании) старых видов. Напр., экспериментально в результате скрещивания тёрна (*Prunus spinosa*) с алычой (*P. divaricata*) получена культурная слива (*P. doméstica*), что служит доказательством её исходного происхождения путём межвидовой гибридизации.

АМФИЛИНИ́ДЫ (Amphilinida), класс плоских червей. Небольшая архаичная группа полостных паразитов рыб и черепах. Рассматривались ранее как неотенич. личинки (плероцеркоиды) ленточных червей. Тело листовидное или ремневидное, нерасчленённое дл. 2—38 см. Органов прикрепления и кишечника нет. 1 семейство, 6 родов, 8 видов. Гермафродиты с одним половым комплексом. Цикл развития со сменой хозяев. Яйцеживородящи. Ресничная плавающая личинка (ликофора), с 5 парами крючьев на заднем конце тела, проникает в промежуточных хозяев — рачков-бокоплавов или десятиногих ракообразных. В полости их тела ликофора претерпевает метаморфоз и развивается в личинку, морфологически близкую к половозрелой особи. Попадая в желудок окончат. хозяина, личинка мигрирует в полость тела, где растёт и достигает половой зрелости. В СССР наиболее обычна *Amphilina foliacea* — паразит осетровых.



Амфилина из полости тела стерляди: *1* — отверстие матки; *2* — семенники; *3* — матка; *4* — желточники; *5* — яичник; *6* — оотип; *7* — влагалище; *8* — половое отверстие; *9* — семяпроводы.

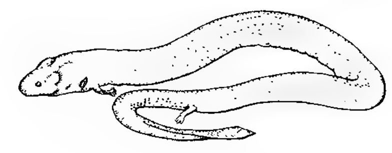
● Дубинина М. Н., Паразитические черви класса Amphilinida (Plathelminthes), Л., 1982.

АМФИМИ́КСИС (от *амфи...* и греч. míxis — смешение), способ полового размножения растений и животных, при к ром новый организм образуется в результате слияния отцовской и материнской гамет. Формы полового процесса при А., напр. у низших растений, чрезвычайно разнообразны: изо-, гетеро-, оогамия и др. У цветковых растений А. происходит в форме *двойного оплодотворения*. В широком смысле А. противопоставляют *апомиксису*. См. также *Оплодотворение*.

АМФИСБЕ́НЫ (Amphisbaenia), подотряд чешуйчатых. Близки к ящерицам. Дл. до 70 см, тело цилиндрическое, червеобразное, с коротким хвостом. Покрыто цельной роговой плёнкой с узкими поперечными кольцами и продольными бороздками. Конечности у большинства отсутствуют. Неск. семейств, 23 рода, 140 (по др. данным, 120) видов. Обитают гл. обр. в Юж. и Центр. Америке, Зап. Азии, один вид в Юж. Европе, один — на Ю.-В. Сев. Америки. Самое обширное семейство — двуходки (Amphisbaenidae) — включает св. 100 видов. А. ведут роющий образ жизни. Питаются гл. обр. муравьями, термитами и их личинками (часто поселяются в муравейниках и термитниках). Могут передвигаться в земляных норах хвостом вперёд.

АМФИСТИЛИ́Я (от *амфи...* и *...стилия*), двойное малоподвижное соединение нёбноквадратного хряща (первичной верх. челюсти) с мозговым черепом у древнейших акул, костных ганоидов, многопёров и кистепёрых рыб. Осуществляется посредством специального одного или двух отростков этого хряща и гиомандибулярного элемента подъязычной дуги, выполняющего функцию подвеска. А. возникла из *протостилии* в связи с необходимостью укрепления челюстного сустава. Ср. *Аутостилия*, *Гиостилия*.

АМФИУ́МОВЫЕ (Amphiumidae), семейство хвостатых земноводных. Дл. 80—100 см. Тело угревидное, с 2 парами рудиментарных конечностей с 2—3 недоразвитыми пальцами. Глаза скрыты под кожей. Личинки дышат наруж. жабрами, взрослые — лёгкими. 1 род, 3 вида, на Ю.-В. Сев. Америки, в заболоченных водоёмах, в озёрах, на рисовых полях. Взрослые могут долго находиться вне воды. Питаются водными беспозвоночными, реже — мелкими рыбами и земноводными. Самка откладывает на суше во влажных местах ок. 50 яиц, обвивая их своим телом. Эмбриональное развитие длится ок. 150 сут, а личиночное — 80—100 сут. У взрослых А. сохраняются нек-рые личиночные признаки (частичная неотения).


Амфиума *Amphiuma means*.

АНАБАЗИ́Н, алкалоид, содержащийся в ежовнике безлистном (*Anabasis aphylla*), а также во мн. растениях рода табак. По химич. строению и физиол. действию близок никотину.

АНАБА́СЫ, рыбы-ползуны (*Anabas*), род рыб сем. лабиринтовых. Дл. 10—25 см. Ок. 10 видов, в пресных водах Юж., Юго-Вост. Азии и Филиппин. Наиболее обычна рыба-ползун (*A. testudineus*). Окраска спины и боков буровато-зелёная, брюхо желтоватое. Может до 8 ч оставаться вне воды. Переселяется из водоёма в водоём в сезон дождей, пользуясь для передвижения плавниками. В сухой сезон впадает в спячку, зарываясь в ил. Во время нереста А. гнёзд не строят, икру и личинок не охраняют. Хищники. Объекты местного промысла и разведения.

АНАБЕ́НА (*Anabaena*), род гормогониевых водорослей. Одиночные или в виде плёнчатых дерновинок. Размножение обрывками нитей и акинетами. Ок. 100 видов, в пресных и солёных континентальных водоёмах, опреснённых участках морей, горячих источниках, на почве. Способна фиксировать мол. азот. Вызывает «цветение» воды.

АНАБИО́З (от греч. anabíosis — оживление, возвращение к жизни), состояние организма, при к-ром жизненные процессы (обмен веществ и др.) настолько замедлены, что отсутствуют все видимые проявления жизни. А. наблюдается при резком ухудшении условий существования (низкая темп-ра, отсутствие влаги и др.); при наступлении благоприятных условий происходит восстановление нормального уровня жизненных процессов. Т. о., А. — приспособление организма к неблагоприятным внеш. условиям, выработанное в процессе эволюции. Наиболее стойки к высушиванию, охлаждению, нагреванию спорообразующие бактерии, микроскопич. грибы и простейшие (образующие цисты). У мн. организ-

мов угнетение жизнедеятельности и её почти полная остановка вошли в нормальный цикл развития (семена, споры, цисты). Типичным примером А. при высушивании (ангидробиозе) служит т. н. скрытая жизнь семян мн. растений, к-рые могут в сухом состоянии длительно сохранять всхожесть. А. у животных открыл А. Левенгук (1701). Беспозвоночные - гидры, черви, усоногие раки, водные и наземные моллюски, нек-рые насекомые, впадая в А., могут терять $^1/_2$ и даже $^3/_4$ заключённой в их тканях воды. А. лежит в основе диапаузы. А. при темп-ре ниже 0° наблюдается в ряде случаев при зимней спячке млекопитающих. Однако А. (по сравнению с *оцепенением* и *спячкой*) сопровождается более глубоким подавлением жизнедеятельности.

Явлением А. при высушивании и охлаждении пользуются для изготовления сухих живых вакцин, длительного сохранения клеточных культур, консервирования тканей и органов. См. также *Покой* у растений.

● Майстрах Е. В., Гипотермия и анабиоз, М.—Л., 1964 (лит.); Голдовский А. М., Анабиоз, Л., 1981 (лит.).

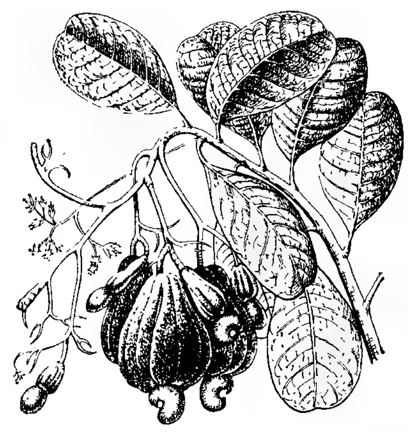
АНАБОЛИ́ЗМ (от греч. anabolē — подъём), ассимиляция, совокупность химич. процессов в живом организме, направленных на образование и обновление структурных частей клеток и тканей. Противоположен *катаболизму* (диссимиляции), заключается в синтезе сложных молекул из более простых с накоплением энергии. Необходимая для биосинтеза энергия (гл. обр. в форме АТФ) поставляется катаболитич. реакциями биологического окисления (см. *Окисление биологическое*). Очень интенсивно А. происходит в периоды роста: у животных — в молодом возрасте, у растений — в течение вегетац. периода. Наиболее важный процесс А., имеющий планетарное значение,— фотосинтез.

АНАБОЛИ́Я, надставка, добавление новой стадии в конце морфогенеза к.-л. органа с соответствующим удлинением его онтогенетич. развития; одна из форм (модусов) *филэмбриогенезов*. Термин «А.» предложен А. Н. Северцовым (1912). При эволюции по пути А. более ранние стадии морфогенеза не изменяются, а стадия, непосредственно предшествующая новой, рекапитулирует позднюю стадию эмбрионального развития предковой формы, т. е. близка к состоянию органа у взрослого предка. Т. о., в результате А. проявляется *биогенетический закон*, особенно чётко это происходит при длительной эволюции данного органа по пути А. Посредством А. происходили, напр., эволюц. преобразования конечностей лошадей: в их филогенетич. ряду осуществлялось усиленное развитие среднего пальца при постепенной редукции боковых. Эти изменения рекапитулируют в онтогенезе совр. форм. Выпадение конечных стадий онтогенеза — отрицательная А., или *аббревиация*. Ср. *Архаллаксис, Девиация*.

АНАГЕНЕ́З (от греч. ana- — вновь и ...*генез*), направление в адаптивных преобразованиях организмов, ведущее к общему усовершенствованию их строения и функционирования и открывающее путь к дальнейшей прогрессивной эволюции всей филогенетич. ветви. Термин «А.» предложил А. Хайатт (1866) для обозначения начальной стадии развития крупных систематич. групп органич. мира. В 1947 Б. Ренш термином «А.» обозначил появление новых органов и совершенствование структурных типов в ходе эволюции крупных групп организмов. В отечеств. литературе в таком понимании используют термины *ароморфоз* и *арогенез*, являющиеся по существу синонимами термина «морфофизиологический прогресс». Ср. *Кладогенез*.

АНАКА́РДИЕВЫЕ, сумаховые, фисташковые (Anacardiaceae), семейство двудольных растений порядка рутовых. Деревья, кустарники, иногда лианы, редко полукустарники. Листья обычно перистые или пальчатые. Цветки мелкие, б. ч. однополые (иногда полигамные), обычно в метельчатых соцветиях. Плод б. ч. костянковидный. Ок. 600 видов (до 60 родов), гл. обр. в тропиках и субтропиках, но проникают на Ю. Европы и в умеренный пояс Азии, Юж. и Сев. Америки; в СССР 3 рода: сумах, фисташка, скумпия. У мн. А. съедобные плоды или семена (манго, фисташка, анакардиум и др.), нек-рые дают ценную древесину, дубильные вещества (сумах, квебрахо — виды рода *Schinopsis*), лаки (сумах), смолы, камеди, растит. воск и технич. масло; нек-рые виды — лекарственные и декоративные.

АНАКА́РДИУМ (*Anacardium*), род древесных растений (выс. 10—15 м) сем. анакардиевых. Листья простые. Цветки полигамные. Плод с твёрдой оболочкой,



Анакардиум западный: плод с разросшейся грушевидной плодоножкой.

содержащей едкий бальзам; плодоножка разрастается в сочное грушевидное образование («яблоко»). Ок. 15 видов, в тропиках Америки. А. западный (*A. occidentale*), произрастающий в Бразилии и Вест-Индии, культивируют в тропиках обоих полушарий ради семян, известных под назв. орех кешью, или акажу, и разросшихся плодоножек («яблоки» акажу, или кешью), из к-рых приготовляют маринады, джемы, напитки. Стебель даёт камедь, подобную гуммиарабику. Лекарств. растения.

АНАКО́НДЫ (*Eunectes*), род удавов. Крупнейшие из совр. змей — дл. обычно до 10 м (зарегистрирована длина 11,43 м). Окраска сверху оливково-серая, вдоль спины — два ряда больших округлых бурых пятен, по бокам ряд мелких светлых пятен, окружённых чёрной полосой. 3 вида, по всей тропич. зоне Юж. Америки. Наиболее известна обыкновенная А. (*E. murinus*). Обитают А. по берегам рек, озёр, у болот; ноздри с клапанами, хорошо плавают и ныряют, подолгу оставаясь под водой. Питаются разл. позвоночными (грызуны, мелкие копытные, черепахи, водоплавающие птицы, рыбы). Иногда жертвами А. становятся домашние животные. На человека нападают редко. В засуху могут впадать в оцепенение, зарываясь в ил. Яйцеживородящие (от 28 до 42 детёнышей), но могут откладывать и яйца. В неволе живут 5—6 лет (максимально — до 28 лет). Объект промысла (используются кожа, мясо, жир). См. рис. 10 в табл. 43.

АНАЛГИ́Я (от греч. an — отрицат. частица и álgos — боль), отсутствие болевой чувствительности при нанесении организму человека повреждающего (ноцицептивного) раздражения. Возможно, что А. существует и у животных. См. также *Боль, Ноцицептивная чувствительность*.

АНАЛИЗА́ТОРЫ, системы чувствительных нервных образований, воспринимающие и анализирующие разл. внешние и внутренние раздражения. А. обеспечивают приспособит. реакции организма к изменениям во внешней и внутренней среде. Термин введён в физиологию И. П. Павловым (1909). В совр. физиологии вместо него чаще употребляют понятие *сенсорные системы*.

АНАЛИЗИ́РУЮЩЕЕ СКРЕ́ЩИВАНИЕ, скрещивание гибридной особи с особью, гомозиготной по рецессивным аллелям, т. е. «анализатором». Смысл А. с. заключается в том, что потомки от А. с. обязательно несут один рецессивный аллель от «анализатора», на фоне к-рого должны проявиться аллели, полученные от анализируемого организма. Для А. с. (исключая случаи взаимодействия генов) характерно совпадение расщепления по фенотипу с расщеплением по генотипу среди потомков. Т. о., А. с. позволяет определить генотип и соотношение гамет разного типа, образуемых анализируемой особью.

АНАЛО́ГИЯ (греч. analogía — соответствие, сходство, подобие), вторичное (не унаследованное от общих предков) морфологич. сходство органов у организмов разных систематич. групп, обусловленное сходством выполняемых этими органами функций. Термин «А.», введённый Аристотелем, в указанном значении впервые был использован Р. Оуэном (1843). А. развивается в результате *конвергенции*. Обычно аналогичное сходство не бывает глубоким и его вторичный характер легко распознать (напр., А. крыльев птиц и насекомых), но иногда аналогичные органы могут приобрести поразительно сходное строение (напр., глаза

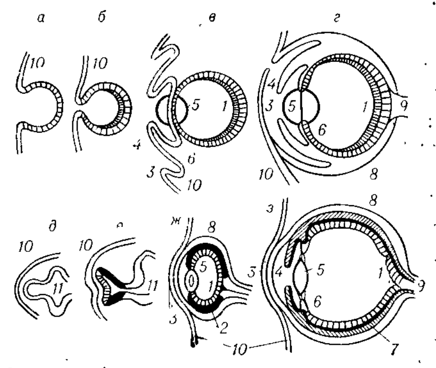


Схема эмбрионального развития и строения глаза головоногих моллюсков (*а — г*) и позвоночных (*д — з*): *1* — сетчатка; *2* — пигментная оболочка; *3* — роговица; *4* — радужка; *5* — хрусталик; *6* — ресничное тело; *7* — сосудистая оболочка; *8* — склера; *9* — зрительный нерв; *10* — покровная эктодерма; *11* — головной мозг.

позвоночных и головоногих моллюсков очень сходны как по общему плану строения, так и по многим структурным элементам, хотя совершенно по-разному развиваются в онтогенезе). При *параллелизме* родств. групп организмов может возникнуть А. гомологичных органов и структур — *гомойология*. Ср. *Гомология*.

АНА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от лат. anus — анальное, или заднепроходное, отверстие), кожные железы млекопитающих, открывающиеся в области анального отверстия или в полость задней кишки. У нек-рых животных (броненосцы, нек-рые беличьи, гиена) могут выпячиваться наружу. У сумчатых, неполнозубых и хищных в анальной области, в толще стенки прямой кишки, расположены особые железистые органы — анальные мешки с крупными потовыми и сальными железами. Полость мешка служит резервуаром секрета, к-рый обладает резким, стойким запахом (особенно у скунса, норки, хорька) и используется для мечения территории и отпугивания врагов (особенно куньими).

АНА́МНИИ (Anamnia), низшие позвоночные — круглоротые, рыбы, земноводные. В отличие от *амниот*, у А. в процессе эмбриогенеза не возникает зародышевой оболочки — амниона и особого зародышевого органа — аллантоиса. А. связаны в своём существовании с водной средой в течение всего жизненного цикла или на отдельных его стадиях.

АНАНА́С (*Ananas*), род многолетних травянистых растений сем. бромелиевых. Короткий стебель несёт розетку суккулентных, колючезубчатых листьев (дл. до 90 см), у основания к-рой развиваются многочисл. отпрыски. Цветки собраны на верхушке стебля в плотное головчатое соцветие. Сочные, ароматные плоды — ягоды — срастаются с мясистыми прицветниками и осью стебля в шишковидное соплодие. Гл. ось соплодия продолжает расти и образует на верхушке розетку листьев (корону). 8—9 видов, в тропич. Америке. А. культивируют с древности, в 16 в. распространился в большинстве тропич. стран. Культурный А. относится к виду А. крупнохохолковый (*A. comosus*), с неколючими листьями и крупными бессемянными соплодиями до 2—15 кг, дико произрастающему в Юж. Бразилии. Размножают вегетативно — отпрысками или верхушечными черенками. Плоды А. используют в пищу в сыром и переработанном виде. Из волокон листьев изготовляют тонкие ткани. Самые крупные плантации — на Гавайских (ок. 1/3 мирового урожая) и Филиппинских о-вах, в Малайзии, Мексике, Бразилии, на Кубе. В Европе выращивают в теплицах и оранжереях с сер. 17 в.

АНАПСИ́ДЫ (Anapsida), подкласс пресмыкающихся. Известны со ср. карбона. Характерен череп с нередуцированными или слабо редуцированными покровными костями. Височные впадины и ограничивающие их височные дуги неразвиты. Конечности имеются. 2 отряда: совр. черепахи и вымершие котилозавры.

АНАСПИДА́ЦЕИ (Anaspidacea), отряд высших раков. Известны с девона. Тело вытянутое (дл. до 5 см). Карапакс отсутствует. На голове стебельчатые или сидячие глаза (у подземных видов глаз нет). С головой срастается первый грудной сегмент, но его конечности остаются ходильными или роющими. Эпиподиты выполняют роль жабр. Брюшные ножки плавательные, две передние пары у самцов преобразованы в копулятивный аппарат. Уроподы палочковидные, вместе с тельсоном образуют хвостовой веер. Развитие прямое. 5 совр. видов; обитают в высокогорных озёрах и ручьях Тасмании, 1 вид — в грунтовых водах Австралии. Ископаемые остатки А. найдены в Европе и Сев. Америке. Совр. А. считаются остатками древней, некогда процветавшей группы, по-видимому, морской.

АНА́СПИДЫ, беспанцирные (Anaspida), подкласс вымерших бесчелюстных. Известны с раннего силура — позднего девона Англии, Норвегии, Канады, СССР (о. Сааремаа в Эстонии). Дл. до 25 см, тело удлинённо-веретеновидное, с выпуклым брюхом и гипоцеркным хвостом. Рот конечный, глаза по бокам. Голова покрыта мелкими пластинками, туловище — 4—5 рядами высоких узких чешуй (у нек-рых редуцированы). Обитали в дельтах или лагунах. По образу жизни были, вероятно, близки к совр. миногам. 3 отряда, 10 родов. Интересны как возможные предки совр. круглоротых.

АНАСТОМО́З (от греч. anastómōsis — отверстие, выход), у животных — соединение между двумя кровеносными или лимфатич. сосудами или двумя нервами. У высших растений — соединение между трубчатыми структурами, напр. жилками в листьях, разветвлениями млечников и т. д. У грибов — соединение или срастание двух гиф мицелия.

АНАТО́МИЯ (от греч. anatomḗ — рассечение, расчленение), раздел морфологии, изучающий форму и строение отд. органов, систем и организма в целом. Осн. метод, применяемый в А.,— метод рассечения; используют также морфометрию, рентгенографию, разл. методы гистологич. и биохимич. анализа и др. Различают А. животных (зоотомию), выделяя из неё А. человека и обычно применяя к ней термин «А.», и *анатомию растений* (фитотомию), изучающую тканевое строение растений. Изучением сходства и различия в строении животных занимается *сравнительная анатомия животных*.

АНАТО́МИЯ РАСТЕ́НИЙ, раздел ботаники (точнее, морфологии растений), изучающий внутр. строение растений. Возникновение А. р. связано с изобретением микроскопа и работами М. Мальпиги и Н. Грю, к-рые впервые провели полное микроскопич. изучение растит. объектов (кон. 17 в.). В 19 в. исследования растит. клетки были использованы Т. Шванном при создании *клеточной теории* (1839). Во 2-й пол. 19—20 вв. изучение растит. тканей, клеток и их органоидов ведётся (часто уже в рамках цитологии растений, к-рая выделилась из А. р.) в тесной связи с изучением их роста, развития и дифференцировки в процессе онтогенеза, а также с учётом выполняемых ими функций. Существ. значение из методов А. р. приобретает электронная микроскопия, а из подходов — эволюционный и экологический. Данные А. р. используются не только в биологии, но и в агрономии, технике (напр., в древесиноведении), истории и археологии (в дендрохронологии), а также в фармацевтич., пищ., цел.-бум., деревообр. и др. отраслях пром-сти. См. также ст. *Морфология растений* и лит. при ней.

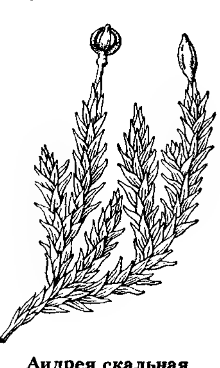
● Эзау К., Анатомия семенных растений, пер. с англ., кн. 1—2, М., 1980.

АНАЭРО́БНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ, анаэробы (от греч. an — отрицат. частица, aḗr — воздух и bíos — жизнь), организмы, способные жить и развиваться при отсутствии в среде свободного кислорода. Термин «анаэробы» ввёл Л. Пастер, открывший в 1861 бактерии маслянокислого брожения. А. о. распространены гл. обр. среди прокариот; среди эукариот к жизни без свободного O_2 (анаэробиозу) способны лишь немногие формы, вторично приспособившиеся к отсутствию O_2,— дрожжи, нек-рые простейшие, в т. ч. обитатели кишечника членистоногих и рубца жвачных; среди многоклеточных анаэробиоз свойствен нек-рым кишечным паразитам, напр. лентецам, аскаридам. Метаболизм А. о. обусловлен необходимостью использовать иные окислители, чем O_2. Мн. А. о., использующие органич. вещества (все эукариоты, получающие энергию в результате гликолиза), осуществляют разл. типы брожений, при к-рых образуются восстановленные соединения — спирты, жирные к-ты. Другие А. о. [денитрифицирующие (часть из них восстанавливает окисное железо), сульфатвосстанавливающие, метанобразующие бактерии] используют неорганич. окислители: нитрат, соединения серы, CO_2. Анаэробные бактерии разделяются на группы маслянокислых, молочнокислых, пропионовокислых и т. д., в соответствии с осн. продуктом обмена. Особую группу анаэробов составляют фототрофные бактерии. По отношению к O_2 А. о. делятся на облигатных, к-рые неспособны использовать O_2 в обмене, и факультативных (напр., денитрифицирующие), к-рые могут переходить от анаэробиоза к росту в среде с O_2. Поскольку энергия реакций окисления в среде без O_2 заметно меньше, чем с O_2, А. о. на единицу биомассы образуют много восстановленных соединений, осн. продуцентами к-рых в биосфере они и являются. Последовательность образования восстановленных продуктов (N_2, Fe^{2+}, H_2S, CH_4), наблюдаемая при переходе к анаэробиозу, напр. в донных отложениях, определяется энергетич. выходом соответств. реакций. А. о. развиваются в условиях, когда O_2 полностью используется аэробными организмами, напр. в сточных водах, илах. А. о. широко используются в технич. микробиологии для произ-ва спирта, органич. к-т, в очистке сточных вод. Нек-рые А. о. патогенны и вызывают тяжёлые инфекции (столбняк, газовая гангрена). Помимо собственно А. о., имеется ряд беспозвоночных, способных переносить временное отсутствие O_2; нек-рые же облигатные А. о. чрезвычайно чувствительны даже к следам O_2, в присутствии к-рого быстро погибают. Термофильные А. о., найденные в гидротермах, в т. ч. глубоководных, возможно относятся к древнейшим обитателям Земли.

АНГИОТЕНЗИ́Н, ангиотонин, гипертензин, гормон млекопитающих. Повышает кровяное давление, вызывает сокращение матки и стимулирует секрецию ряда гормонов (альдостерона, вазопрессина и др.). По химич. природе — октапептид. Биохимич. предшественник активного А. (т. н. AII) — неактивный А. (A I), образующийся в организме из глобулярного белка крови ангиотензиногена под действием протеолитич. фермента ренина. В тканях А. связывается рецепторами и разрушается ангиотензиназой. Содержание А. в артериальной крови человека в норме $2,5 \times 10^{-6}$ мг/100 мл. При возбуждении симпатоадреналовой системы, кровопотерях и нарушении кровообращения в почках концентрация А. в крови повышается (диагностич. тест на гипертонию) за счёт увеличения секреции и повышения активности ренина. Синтезированы физиологически

активные аналоги А. См. также *Ренин-ангиотензинная система*.

АНДРЕЕВЫЕ МХИ (Andreaeidae), подкласс листостебельных мхов. Одно- или двудомные многолетние растения, мелкие, жёсткие, красно-бурые (до чёрных). Стебли прямостоячие, вильчато ветвящиеся. Листья из одного слоя толстостенных клеток, эллиптические или ланцетные, иногда серповидно изогнутые. Спорогон — из коробочки и стопы (ножки нет). Коробочка удлинённо-яйцевидная, на ложноножке, раскрывается 4—8 створками. Споры прорастают, в отличие от печёночных мхов, только после выпадения из коробочки. Одно семейство — андреевые (Andreaeaceae), 2 рода. В роде андрея (*Andreaea*) ок. 120 видов, в СССР — ок. 10 видов. Распространены в высокогорных областях всего земного шара, но гл. обр. в арктич. и антарктич. зонах; растут на каменистом субстрате подушечками, являясь часто пионерами зарастания камней и скал. В роде невролома (*Neuroloma*) 1 вид, на Огненной Земле.


Андрея скальная (*Andreaea rupestris*).

АНДРОГЕНЕЗ (от греч. anḗr, род. падеж andrós — мужчина и ...*генез*), форма размножения организмов, при к-рой в развитии зародыша участвует мужское ядро, привнесённое в яйцо сперматозоидом, а женское — не участвует. А. отмечен у немногих видов животных (напр., наездников *Habrobracon*) и растений (кукуруза, виды табака) в тех случаях, когда ядро яйца погибает до оплодотворения, к-рое при этом является ложным (псевдогамия). Частный случай А.— мерогония (от греч. méros — часть и gónos — потомство), развитие оплодотворённого фрагмента яйца, лишённого жен. ядра. А. можно получить искусственно, механически удалив или инактивировав физич. или химич. агентами жен. ядро. Полученные гаплоидные зародыши обычно мало жизнеспособны. Для получения диплоидного А. необходимо подавить цитотомию одного из первых делений дробления или соединить 2 муж. пронуклеуса при полиспермном осеменении. Явление А. используют при исследовании роли ядра в наследственности, изучении ядерно-цитоплазматич. взаимодействия, для получения строго гомозиготных организмов, а также животных одного пола. Ср. *Гиногенез*.

АНДРОГЕНЫ, мужские половые гормоны позвоночных, вырабатываемые преим. интерстициальными клетками семенников, а также корой надпочечников и яичниками. Осн. А.: тестостерон, андростерон (в 10 раз менее активен, чем тестостерон), дегидроэпиандростерон (в 100 раз менее активен), андростендион, дегидротестостерон, андростендиол. В эмбриональный период А., секретируемые семенниками, регулируют развитие плода по муж. типу. Затем секреция А. семенниками снижается и возрастает в пубертатный период, когда А. обеспечивают развитие первичных и формирование вторичных муж. половых признаков (при недостаточной секреции А. может развиться жен. тип телосложения). А. стимулируют также мейоз в процессе сперматогенеза. Воздействуя на ЦНС, А. вызывают у самцов (преим. в брачный период, когда секреция А. возрастает) влечение к самке, ухаживание, агрессивность по отношению к самцам. А. оказывают многостороннее влияние на обмен веществ, стимулируют анаболич. процессы во всём организме. У взрослых самок анаболич. действие А. обеспечивает рост репродуктивных органов, влияет на поведенч. реакции. А. стимулируют выработку гемоглобина, эритроцитов, появление характерной пигментации у рыб, а также пигментации оперения и клюва у птиц. Синтез и секреция А. регулируются гонадотропными гормонами гипофиза. А. в свою очередь обеспечивают нормальное функционирование системы гипоталамус—гипофиз—гонады. По химич. природе А.— стероиды, образуются из холестерина. Продукты обмена А.— 17-кетостероиды, выделяемые с мочой, нек-рые из метаболитов превращаются в печени в андростендион. Мол. механизм действия осн. на регуляции синтеза и активности соответствующих ферментных систем. А. и их производные — анаболич. стероиды — применяют в медицине и животноводстве. А. обнаружены в гонадах мн. беспозвоночных и в семенах нек-рых растений.

● Мейнуоринг У., Механизмы действия андрогенов, пер. с англ., М., 1979.

АНДРОГИНОФОР (от греч. anḗr, род. падеж andrós — мужчина, gynḗ — женщина и phorós — несущий), участок обоеполого цветка, разросшийся в длину и несущий в виде тонкого стебелька тычинки и пестик над чашей околоцветника. В результате создаются лучшие условия для опыления и распространения семян. Характерен для сем. каперсовых, гвоздичных, страстоцвета и нек-рых др. У однополых жен. и муж. цветков этот участок цветоложа наз. соответственно гино- и андрофором.

АНДРОСТЕРОН, мужской половой гормон (андроген), осн. продукт метаболизма тестостерона. Обладает биол. действием тестостерона (в 10 раз менее активен), способен стимулировать развитие вторичных половых признаков у позвоночных. Гормональная активность А., выделяемого в значит. кол-вах с мочой, используется для оценки уровня продукции андрогенов в организме и положена в основу количеств. оценки биол. действия муж. половых гормонов.

АНДРОЦЕЙ (от греч. anḗr, род. падеж andrós — мужчина и oikía — жилище), совокупность всех муж. органов цветка — *тычинок*.

АНЕМОФИЛИЯ (от греч. ánemos — ветер и ...*филия*), анемогамия, приспособленность растений к опылению с помощью ветра. А.— единств. способ опыления у хвойных, характерна также для мн. цветковых. Анемофильные группы цветковых растений произошли, вероятно, от энтомофильных предков вследствие адаптации их к условиям, ограничивающим возможность опыления насекомыми. Характерна для злаков, осоковых, мн. древесных двудольных растений (берёза, осина, дуб, граб, лещина и др.). У ветроопыляемых растений обычно отсутствует или значительно редуцирован околоцветник, многочисленные невзрачные цветки лишены окраски и аромата, образуются большие массы лёгкой сыпучей пыльцы и т. п. Цветение у них часто происходит до развёртывания листьев. См. также *Опыление*.

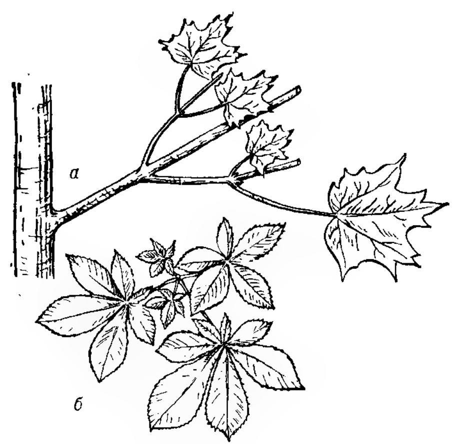
АНЕМОХОРИЯ (от греч. ánemos — ветер и ...*хория*), перенос диаспор возд. течениями. Осн. способ расселения наземных т. н. споровых растений и грибов. Очень существен для семенных растений. При А. диаспоры распространяются чаще всего по воздуху (парящие и планирующие), опавшие диаспоры могут переноситься ветром по поверхности почвы, воды (на непроточных водоёмах) или по снежному насту.

Парящие диаспоры обладают небольшой массой (споры, мелкие пылеватые семена орхидных, заразиховых, грушанковых, колокольчиковых) или парашютными приспособлениями (хохолки на плодах сложноцветных, семенах кипрейных, ластовневых, ивовых). Планирующие диаспоры снабжены крыловидными придатками — не вращающими их (у плодов вяза, берёзы, ольхи, граба, хмеля) и вращающими (у семян хвойных, плодов клёна, ясеня, айланта). Анемохорные диаспоры имеют обтекаемую форму с высоким профильным сопротивлением при малых плотности и массе (у вздутых бобов астрагала, мешочков осоки вздутой, плодов джузгуна, ревеня, опушённых плодов и семян ивы, рогоза, тростника и др.). Анемохорные диаспоры разл. типов приурочены к определ. фитоценозам или их ярусам: в древесном ярусе лесов — планирующие плоды и семена, в травяном ярусе тайги и сфагновых болот — мелкие пылеватые семена, в степях, посевах, по берегам водоёмов — парящие с парашютом и т. п. Осн. масса диаспор разносится ветром в пределах 1 км (единичные диаспоры деревьев в бурю или по насту — до 4—10 км, споры грибов — иногда на сотни км).

АНЕУПЛОИДИЯ (от греч. an — отрицат. частица, éu — хорошо, вполне, -ploos — кратный и éidos — вид), гетероплоидия, явление, при к-ром клетки организма содержат изменённое число хромосом, не кратное гаплоидному набору. Отсутствие в хромосомном наборе диплоида одной хромосомы наз. моносомией, а двух гомологичных хромосом — нуллисомией; наличие дополнит. гомологичной хромосомы наз. трисомией. Организмы с такими изменениями числа хромосом наз. соответственно моносомиками, нуллисомиками и трисомиками. Осн. механизм возникновения А.— нерасхождение и потери отд. хромосом в митозе и мейозе. Вследствие нарушения баланса хромосом А. приводит к понижению жизнеспособности и нередко к гибели анеуплоидов, особенно у животных (А. лежит в основе ряда хромосомных болезней). В генетич. анализе с помощью А. (скрещивая мутантов с анеуплоидами по определ. хромосомам) определяют, в какой группе сцепления находится исследуемый ген.

АНИЗОТРОПИЯ (от греч. ánisos — неравный и trópos — направление) в ботанике, способность разных органов одного и того же растения принимать разл. положения при одинаковом воздействии факторов внеш. среды. Напр., при одностороннем освещении растений верхушки побегов изгибаются по направлению к источнику света, а листовые пластинки располагаются перпендикулярно к направлению лучей.

АНИЗОФИЛЛИЯ (от греч. ánisos — неравный и ...*филл*), различие в форме, величине и структуре листьев, сидящих на одном и том же узле побега (при супротивном или мутовчатом расположении). А. характерна, как правило, для косо или горизонтально расположенных побегов. Причина А.— вероятно, в действии силы тяжести, одностороннем освещении



Анизофиллия: *а* — у клёна; *б* — у конского каштана.

или в разл. интенсивности тока питат. веществ. Ср. *Гетерофиллия*.

АНИМАЛЬКУЛИ́ЗМ (от лат. animalculum — зверёк, микроскопич. животное), воззрение биологов 17—18 вв. (А. Левенгук и др.), считавших, что в муж. половых клетках содержится невидимое взрослое животное, а его развитие сводится к увеличению в размерах. А. является разновидностью учения о преформации, рассматривающего яйцо лишь как источник питания будущего зародыша. См. также *Преформизм*, *Овизм*.

АНИМА́ЛЬНЫЙ (от лат. animal — животное), 1) животный, относящийся к животному. Напр., А. органы — органы чувств, нервная система, мускулатура. 2) А. полюс — область яйца животных, в к-рой перед оплодотворением находится ядро.

АНИ́С (*Anisum*), род однолетних травянистых растений сем. зонтичных. 2 вида, в Средиземноморье. А. обыкновенный (*A. vulgare*) — однолетнее растение, в диком состоянии неизвестен (иногда дичает), культивируют в ряде стран Евразии (в т. ч. в СССР). Плоды используют как пряность и в медицине (анисовое масло). Медонос. В культуре был известен ещё в Др. Египте.

АНКИЛОЗА́ВРЫ, панцирные динозавры (Ankylosauria), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. птицетазовых динозавров. Известны из ср. и верх. юры Зап. Европы и мела Сев. Америки, Зап. Европы и Австралии, в СССР — Центр. Казахстана, Кызылкумов. Размеры до 6 м. Тело и голова покрыты шипами и панцирными пластинками, слившимися у нек рых в сплошной панцирь. Растительноядные. 2 сем., ок. 25 родов, 40 видов.

АНКИЛОСТОМАТИ́ДЫ (Ankylostomatidae), семейство нематод отр. стронгилид. Дл. до 21 мм. В обширной, сдвинутой на спинную сторону ротовой полости — кутикульные зубы, обеспечивающие прикрепление к тканям хозяина. Кишечные паразиты млекопитающих животных и человека. 20 родов, ок. 70 видов, на всех материках, чаще в тропиках и субтропиках; в СССР — 4 рода, 7 видов. У человека паразитируют анкилостома, или свайник двенадцатиперстной кишки (см. *Свайники*), и некатор американский (*Necator americanus*), дл. 6—12 мм, у плотоядных животных — *Ankylostoma caninum*. Из яиц паразитов во внеш. среде (в почве) развиваются личинки, проникающие в тело хозяина через кожу или при заглатывании.

АННО́НА (*Annona*), род деревьев и кустарников сем. анноновых. 110—125 видов, в тропиках и субтропиках Америки, немногие в Африке. Многие из них — плодовые деревья. Плоды — спиральные сочные многолистовки — состоят из мясистых невскрывающихся плодиков, сливающихся в единую ягодообразную массу. Плоды А. колючей (*A. muricata*), т. н. сметанное яблоко, и А. чешуйчатой (*A. squamosa*) — «сахарное яблоко», используют как деликатес и для приготовления напитков, мороженого и пр. А. черимолу, или А. черимойю (*A. cherimolia*), — древнюю культуру инков, и А. сетчатую (*A. reticulata*), плоды к-рой за форму наз. «бычье сердце», часто культивируют в тропиках.

АННО́НОВЫЕ (Annonaceae), семейство растений порядка магнолиевых. Б. ч. невысокие деревья, кустарники (иногда лазящие) и древесные лианы, редко — высокие (до 45 м) деревья или карликовые кустарники, а иногда даже полукустарнички. Листья без прилистников, содержат эфирные масла. Св. 120 родов, ок. 2100 видов, в тропиках и отчасти субтропиках. Обитают в ниж. древесном ярусе и подлеске влажных тропич. лесов, а также в сухих редколесьях и саваннах. Для мн. А. характерна каулифлория, а также дихогамия. Опыляются преим. насекомыми, гл. обр. жуками, у нек-рых — самоопыление. Плоды А. ярко окрашены, сочные, с ароматной мякотью; их охотно поедают и одновременно разносят птицы (напр., попугаи), млекопитающие (обезьяны и др.), пресмыкающиеся (у нек-рых видов плоды образуются в ниж. части ствола). Плоды и семена нек-рых видов рода ксилопия (*Xylopia*) используют как пряность (типа перца), древесина — строит. материал. Мн. А. разводят ради ароматных цветков, напр. лепестки цветков крупного дерева кананга душистая, или иланг-иланг (*Cananga odorata*),— источник эфирного масла, используемого в парфюмерии. Африканская монодора мускатная (*Monodora myristica*) — пряное (подобно мускатному ореху) растение. Наибольшее значение имеют роды азимина и аннона.

АНО́А, карликовый буйвол (*Bubalus depressicornis*), млекопитающее сем. полорогих; иногда выделяют в род *Anoa*. Дл. тела ок. 170 см, выс. в холке ок. 100 см. Рога короткие, прямые, направлены назад. Обитает в лесах о. Сулавеси. Ведёт скрытный образ жизни. Держится чаще парами. В Красной книге МСОП.

АНТАГОНИ́ЗМ у микроорганизмов (от греч. antagōnisma — спор, борьба), взаимоотношения микроорганизмов в природных или лабораторных условиях, при к-рых один вид микроба задерживает или полностью подавляет рост другого. Антагонистами могут быть представители всех групп микроорганизмов; проявления А. зависят от условий культивирования. Механизмы, обусловливающие А., различны; лучше изучен А., связанный с образованием антибиотиков или др. продуктов обмена веществ. Деятельность микробов-антагонистов — одна из причин очищения почвы от патогенных микроорганизмов.

АНТЕННА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae antennales), парные выделительные железы у ракообразных (у взрослых форм высших раков, бывают и у личинок остальных); видоизменённые целомодукты. Находятся в области головы, выводное отверстие открывается у основания антенн (отсюда назв.). А. ж. состоит из концевого замкнутого целомич. мешочка и отходящего от него извитого канала с железистыми стенками, к-рый иногда образует перед выводным отверстием расширение — мочевой пузырь. В клетках мешочка образуется первичная моча, в отделах канала происходит реабсорбция глюкозы, аминокислот, большинства катионов и анионов, воды и секреция органич. к т. Ср. *Максиллярные железы*.

АНТЕННА́ТЫ (Antennata), сборное название ряда групп членистоногих, для к-рых характерно наличие усиков (трахейнодышащие и ракообразные). Термин «А.» малоудачен, т. к. и у трилобитов была одна пара усиков, а их к А. не относят.

АНТЕ́ННУЛЫ (antennulae), первая пара подвижных членистых придатков головы у ракообразных. Исходно А. одноветвисты, но у нек-рых высших раков вторично расщеплены на 2—3 ветви. Иннервируются от головного мозга — надглоточного ганглия. Обычно А. служат органами чувств (осязания, хеморецепции), у нек-рых низших раков превращены в приспособления для плавания (веслоногие) или прикрепления к субстрату (усоногие).

АНТЕ́ННЫ (от лат. antenna — рей), сяжки, усики, парные многочленистые подвижные придатки головы членистоногих (кроме паукообразных). У ракообразных А.— вторая пара головных придатков (первая пара — антеннулы), иннервирующаяся от подглоточного ганглия или окологлоточных комиссур. У большинства ракообразных служат органами чувств, у ветвистоусых — органами движения, у самцов веслоногих — и для удерживания самки при спаривании. А. трахейнодышащих всегда одноветвисты (лишь у пауропод есть вторичное разветвление А.) и связаны с надглоточным ганглием. А. насекомых исключительно разнообразны по форме (жгутиковидные, гребенчатые, пластинчатые, булавовидные) и величине; у самцов они обычно крупнее и могут превышать длину тела в неск. раз, у личинок развиты значительно слабее. Несут множество (иногда десятки тысяч) *сенсилл* разного назначения и поэтому могут опосредовать все известные виды чувствительности: обоняние, осязание, вкус, восприятие звука, темп-ры, влажности и даже света (с помощью сенсил-ринарий — у тлей). Изредка служат для захвата добычи, удерживания самки, пузырька воздуха (у жуков-водолюбов) и др.

АНТЕРИ́ДИЙ (от греч. anthērós — цветущий), «мужской» половой орган споровых растений (водоросли, мхи, папоротники) и грибов (оомицеты, аскомицеты). В А. образуется большое кол-во сперматозоидов или спермациев. У грибов содержимое А. не дифференцировано на отд. гаметы.

АНТЕРИДИО́Л, стероид, гормональный регулятор (гамон), индуцирующий половое размножение у нек-рых оомицетов (*Achlya bisexualis*, *A. ambisexualis*). Секретируется «женскими» гаметами и стимулирует развитие на соседних гифах антеридиев, содержащих сперматозоиды; затем А. индуцирует образование ещё одного гамона, к-рый в свою очередь ускоряет формирование «женских» органов — оогониев. При слиянии антеридиев с оогониями происходит оплодотворение. Этот эффект вызывается очень малыми концентрациями А. (менее 10^{-7} мг/мл).

АНТЕРОЗО́ИД (от *антеридий* и *сперматозоид*), подвижная муж. половая клетка (сперматозоид), образующаяся в антеридиях нек-рых растений (мхи, плауны, хвощи, водоросли) и нек-рых оомицетов. Способен к хемотаксису, обусловливающему в процессе оогамии встречу с жен. половой клеткой.

АНТИ... (греч. anti- — против), часть сложных слов, означающая противоположность, противодействие, враждебность (напр., *антигены*).

АНТИА́РХИ (Antiarchi), подкласс вымерших рыб класса плакодерм. Происходят от артродир, от к-рых отличаются расположением пластинок панциря. Известны из среднего и позднего девона всех материков. Дл. до 1 м. Сближенные глаза расположены в общей орбите на спинной стороне головного панциря. Челюсти слабые, в виде 2 пар тонких пластинок. Туловищный панцирь хорошо развит. Грудные плавники заключены в панцирь. 1—2 спинных плавника; хвостовой плавник гетероцеркальный. Придонные обитатели преим. пресных вод, бентофаги. 2 отряда. Типичные представители А.— ботриолеписы (*Bothriolepis*). Руководящие ископаемые девона.

АНТИБИО́ТИКИ (от *анти...* и греч. bíos — жизнь), специфич. химич. вещества, образуемые микроорганизмами и способные в малых кол-вах оказывать избират. токсич. действие на др. микроорганизмы и на клетки злокачеств. опухолей. К А. в широком смысле относят также антимикробные вещества тканей высших растений (*фитонциды*) и животных. Первый эффективный для клинич. применения А. (пенициллин) открыт А. Флемингом в 1929, термин «А.» предложил в 1942 З. Ваксман.

А. принадлежат к группе микробных продуктов, к-рые наз. вторичными метаболитами, поскольку их синтез не связан с осн. процессами роста, развития и энергетики микробной клетки. Физиол. значение А. для продуцирующих их микроорганизмов неясно. Одни исследователи считают, что синтез А. даёт определ. преимущества микроорганизму-продуценту в борьбе за существование в природных популяциях. Согласно другой точке зрения, А. представляют собой «отбросы» обмена веществ микроорганизмов и не имеют приспособит. значения.

Описано св. 4 тыс. А., но применяются лишь ок. 60 А. Осн. источники А.— бактерии (гл. обр. актиномицеты) и микроскопич. грибы. Важнейшее значение среди А., получаемых из актиномицетов, имеют аминогликозиды, А. тетрациклиновой структуры, макролиды, полиены, А. с противоопухолевым действием. По химич. природе А. принадлежат к разл. группам соединений. Среди них углеводородсодержащие А. (аминогликозиды, группа ристомицина — ванкомицина и др.), макроциклич. лактоны (макролиды, полиены и др.), хиноны и близкие к ним А. (тетрациклины, антрациклины и др.), пептиды, пептолиды (пенициллины, цефалоспорины, грамицидин С, актиномицины) и др. А. разделяются на: антибактериальные, способные подавлять развитие бактерий (бактериостатич. действие) или убивать их (бактерицидное действие); противоопухолевые (оливомицин, рубомицин, актиномицин, карминомицин и др.), к-рые задерживают размножение клеток злокачеств. опухолей; противогрибковые, подавляющие рост грибов (нистатин, гризеофульвин и др.). Антибактериальные А. широкого спектра действия подавляют рост как грамположит., так и грамотрицат. бактерий (тетрациклины, аминогликозиды, полусинтетич. пенициллины и цефалоспорины и др.), А. узкого спектра действия активны в осн. в отношении грамположит. микробов (пенициллины, макролиды, рифампицин и др.). По мол. механизму действия различают А., нарушающие синтез клеточной оболочки бактерий (пенициллины и др.), синтез белков (тетрациклины, макролиды, хлорамфеникол и др.), нуклеиновых к-т в клетках (противоопухолевые А.), целостность цитоплазматич. мембраны (полиены).

А. применяются для лечения инфекц. болезней человека, животных и растений (длительное их применение приводит к появлению устойчивых к А. форм патогенных микроорганизмов), в животноводстве для улучшения роста и развития молодняка (добавки А. к кормам), в пищ. пром-сти (консервирующие средства). А. используются в биол. исследованиях при изучении тонких механизмов биосинтеза белка и нуклеиновых к-т (тетрациклин, пуромицин и др.), механизма функционирования биол. мембран (грамицидин), трансформации нормальной клетки в злокачественную под воздействием онкогенных вирусов (рифампицин) и др. Подавляющее большинство А. получают микробиол. синтезом и лишь небольшое число — путём химич. синтеза. На основе природных А. путём химич. модификации получено большое число полусинтетич. А. (ампициллин, цефалексин и др.).

● Молекулярные основы действия антибиотиков, пер. с англ., М., 1975; Handbook of Antibiotic Compounds, v. 1—7, Boca—Batorn, 1980—81.

АНТИГЕ́Н — АНТИТЕ́ЛО РЕА́КЦИЯ, специфич. связывание антигена с соответствующим антителом, приводящее к образованию иммунного комплекса. А.—а.р. обусловлена *комплементарностью* взаимодействующих структур и осуществляется под действием гидрофобных, водородных, электростатич. связей и сил Ван-дер Ваальса (антиген при этом соединяется т. н. антигенной детерминантой, а антитело — активным центром). Осн. формы проявления А.—а. р.— агглютинация, преципитация, нейтрализация токсинов, специфич. опсонизация и иммобилизация бактерий, цитолитич. реакции с участием *комплемента*. А.—а. р. лежит в основе гуморального иммунитета. С неё начинается обезвреживание токсинов, устранение болезнетворных микроорганизмов и собственных клеток с изменённой поверхностной мембраной. В то же время образование иммунных комплексов — это патогенетич. механизм анафилаксии, сывороточной болезни и аутоиммунных заболеваний. А.—а. р., проводимые in vitro, используются в иммунодиагностике — для выявления возбудителя инфекц. заболеваний, типирования антигенов гистосовместимости, определения специфичности и интенсивности иммунного ответа, для стандартизации иммунобиол. препаратов.

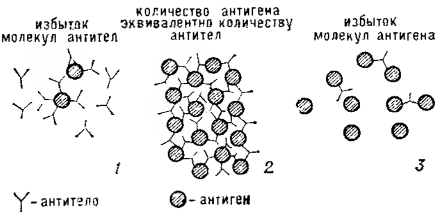


Схема образования иммунных комплексов при разном соотношении антиген — антитело: *1* — избыток антител приводит к растворимым иммунным комплексам; *2* — эквивалентное количество антигена и антител ведёт к образованию наибольшего количества преципитата; *3* — избыток антигена приводит к растворимым комплексам.

АНТИГЕ́НЫ (от *анти...* и греч.- genḗs — рождающий), вещества, к-рые воспринимаются организмом как чужеродные и вызывают специфич. иммунный ответ; способны взаимодействовать с продуктами этого ответа — антителами (*иммуноглобулинами*) и иммуноцитами как in vivo, так и in vitro. Антигенными свойствами обладают макромолекулярные компоненты всех живых организмов. А. могут быть общими для всех особей определ. вида (видовые А.) или только для части особей того же вида (групповые А.). Иммуногенность А. и форма иммунного ответа, к-рую они вызывают (образование антител, клеточный иммунитет, аллергия или толерантность), зависят от степени чужеродности А. (филогенетич. удаление), химич. природы (высокоиммуногенны белки с мол. м. 10 000 и выше, особенно содержащие ароматич. и гетероциклич. аминокислоты, а также полисахариды с мол. м. 100 000 и выше), конформации и жёсткости структуры молекулы А., от дозы и формы введения (очень малые и очень большие дозы А. вызывают толерантность) и многих др. факторов. А. взаимодействуют с антителами и клетками лишь определ. выступающими участками поверхности своих молекул — антигенными детерминантами (эпитопами), размер к-рых сопоставим с размером активных центров антител. Распознавание чужеродных А. (бактериальных, вирусных, грибных и др.), отличие «несвоего» от «своего» — универсальное свойство, присущее живым организмам и необходимое для поддержания их целостности, без к-рой невозможно выживание. Антигенные различия внутри вида и между видами, присущие всем живым существам, есть выражение их биол. (генетич.) индивидуальности. Разнообразие А. бесконечно; иммунная система млекопитающих способна распознать более 10^6 разл. А. Общность А. в пределах вида лежит, напр., в основе систематики микроорганизмов. Определение видовой или групповой принадлежности А. используется в диагностике инфекц. заболеваний, при переливании крови, пересадке органов и тканей, идентификации биол. материалов в судебной медицине и т. д. Изучение разнообразных А.— осн. раздел иммунологии. Идентификация, выделение и синтез защитных А.— гл. задача при разработке вакцин и сывороток. См. также *Тканевая совместимость*.

● Ляшенко В. А., Воробьев А. А., Молекулярные основы иммуногенности антигенов, М., 1982.

АНТИДАРВИНИ́ЗМ, совокупность разл. концепций, отрицающих ведущую роль естеств. отбора в эволюции органич. мира. Те или иные концепции А. нередко претендовали на роль «новой теории эволюции», призванной опровергнуть и заменить дарвинизм. Осн. течения А. сложились во 2-й пол. 19 — нач. 20 вв. К ним относятся разл. формы *неоламаркизма, батмогенез, ортогенез, неокатастрофизм*, телеогенез и др. Первоначальное противопоставление данных генетики учению Дарвина привело к формированию генетич. А.— *мутационизма*, а также к модернизации нек-рых ранее сформулированных концепций (*аристогенез, номогенез* и др.). В результате синтеза идей генетики и теории эволюции (30—

40-е гг. 20 в.) позиции А. были подорваны. Совр. антидарвинистские концепции обычно претендуют на решение проблемы макроэволюции, недоступной для прямой эксперим. проверки. Ряд концепций А. включает представление о наследовании приобретённых признаков и т. д. Нередко филогенетич. закономерности (неравномерность темпов эволюции, её направленность, необратимость и т. д.), являющиеся результатом эволюции, постулируются в качестве её причин. К А. иногда относят и антиэволюционизм (*креационизм*) в различных его проявлениях. Периодич. оживление антидарвинистских взглядов обусловливается нерешёнными проблемами эволюц. учения, быстрым развитием новых областей биологии (в частности, молекулярной), опережающим теоретич. осмысление фактич. материала, а также влиянием идеалистич. или механистич. филос. учений.

● Филипченко Ю. А., Эволюционная идея в биологии, 3 изд., М., 1977; Завадский К. М., Развитие эволюционной теории после Дарвина, Л., 1973; Берг Л. С., Труды по теории эволюции. 1922—1930, Л., 1977.

АНТИКОДО́Н (от *анти...* и *кодон*), участок молекулы транспортной РНК, состоящий из трёх нуклеотидов и узнающий соответствующий ему участок из трёх нуклеотидов (кодон) в молекуле информационной РНК, с к-рым комплементарно взаимодействует. Специфич. взаимодействие кодон — антикодон, происходящее на рибосомах в процессе трансляции, обеспечивает правильную расстановку аминокислот в синтезирующейся полипептидной цепи.

АНТИЛО́ПА-ПРЫГУ́Н (*Oreotragus oreotragus*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела 75—115 см, выс. в холке 50—60 см; масса 10—18 кг. Самцы крупнее самок. Рога у самцов дл. до 16 см, самки одного из подвидов также имеют рога. При ходьбе и беге А.-п. опирается только на передний край ср. копыт, поэтому край стёртый. В Африке к Ю. от Эфиопии, Судана, Сомали и Нигерии. Обитают в зарослях кустарников на горных склонах или скальных обнажениях. Детёныш 1. Объект охоты. См. рис. 4 при ст. *Полорогие*.

АНТИЛО́ПЫ, ранее выделявшаяся сборная группа сем. полорогих, в к-рую включали всех представителей сем., кроме козлов, баранов и быков. Однако мн. А. филогенетически ближе к быкам или козлам, чем к др. А. Род *Antilope* включает единств. вид — гарну.

АНТИМЕ́РЫ (от *анти...* и греч. méros — часть, доля), одинаковые или сходные по строению отделы тела животного организма, на к-рые оно может быть разделено плоскостями симметрии. Напр., правая и левая половины тела червей, членистоногих, моллюсков, позвоночных и др. билатерально симметричных животных; лучи морских звёзд, офиур и др. радиально симметричных животных.

АНТИМУТАГЕ́НЫ (от *анти...* и *мутагены*), факторы, снижающие частоту мутаций. К А., поддерживающим определённый уровень спонтанных мутаций, относят ферментные системы, осуществляющие исправление (*репарацию*) генетич. материала, а также естеств. метаболиты клетки, препятствующие действию внутр. мутагенов (напр., каталаза разрушает перекись водорода, обладающую мутагенным эффектом). Мутагенный эффект может быть также снижен разл. физич. факторами, такими, как видимый свет (фотореактивация) или низкая темп-ра. Для химич. мутагенов обнаружены специфич. отношения мутаген — А. Так, мутагенный эффект аналогов пуриновых оснований снимают пуриновые рибозиды, но не пиримидиновые рибозиды.

АНТИПАТА́РИИ (Antipatharia), отряд шестилучевых кораллов (по др. системе, подкласс коралловых полипов). Мелкие (0,5—3 мм в поперечнике) полипы, образующие большие прикреплённые древовидные колонии. Внутр. осевой скелет из рогоподобного вещества. Ок. 150 видов, в тропич. морях на глуб. от 10 до 1000 м, нек-рые встречаются в умеренных водах, 2 вида — в глубоководных (св. 8000 м) желобах. Питаются мелкими органич. частицами. Скелет А. (чёрный коралл) используют для изготовления украшений.

АНТИРРИ́НУМ, львиный зев (*Antirrhinum*), род трав или полукустарников сем. норичниковых. Св. 40 видов, в Сев. полушарии, б. ч. в Сев. Америке и Средиземноморье. В цветоводстве используется А. крупный (*A. majus*), с конечными кистями из крупных двугубых цветков; многолетник (в культуре обычно как дву- или однолетник); классич. объект генетич. исследований.

АНТИТЕЛА́, глобулярные белки, обладающие способностью специфически связываться с антигенами. См. *Иммуноглобулины*, *Антиген — антитело реакция*.

АНТИТОКСИ́НЫ (от *анти...* и *токсины*), антитела, образующиеся в организме под действием токсинов бактериального, растительного, животного происхождения и способные нейтрализовать их повреждающие свойства. Представляют собой гл. обр. иммуноглобулины класса G. А.— действующее начало антитоксич. сывороток, к-рые получают, иммунизируя животных обезвреженными токсинами либо малыми дозами нативных токсинов. А. нейтрализуют токсины, к-рые ещё не связались с клетками организма. Препараты А. используют для профилактики и лечения дифтерии, столбняка, ботулизма, газовой гангрены, укусов ядовитых животных.

АНТОЦЕРО́ТОВЫЕ МХИ, антоцеротопсиды (Anthocerotae, Anthocerotopsida), класс моховидных. Слоевище розетковидное, диам. 1—3 см, реже лентовидное, с волнистыми или изрезанными краями, тёмно-зелёное, плотно прилегающее к почве. Многочисленные, слегка изогнутые щетинковидные зелёные спорогоны выс. 2—3 см придают А. м. своеобразный вид. При созревании спорогоны чернеют, растрескиваются по двум скручивающимся створкам, выбрасывая споры, и постепенно вытягиваются (у нек-рых видов — до 10 см и более) благодаря меристеме в основании. В клетках таллома и спорогонов содержится один или неск. хлоропластов с пиреноидами — характерная особенность А. м. Одно семейство, 4—5 родов, св. 300 видов, преим. в тропиках и субтропиках. К роду антоцерос (*Anthoceros*) относится ок. 200 видов, гл. обр. тропических; в СССР — 2 рода, представленные 3—4 видами. См. рис. 1 в табл. 11.

АНТОЦИА́НЫ, пигменты из группы флавоноидов. Содержатся в клеточном соке цветков, плодов, листьев растений, окрашивая их в красный, фиолетовый, голубой цвета и их разл. сочетания. Цвет пигмента зависит от pH, изменяясь от красного в кислой среде до синего и фиолетового в щелочной. Обнаружены в высших растениях почти всех порядков. Обусловливают осеннюю окраску листьев. Изучение наследования А. способствовало утверждению одного из осн. положений биохимич. генетики: «один ген — один фермент».

АНТРАКОТЕ́РИИ (Anthracotheriidae), вымершее сем. нежвачных. Известны из эоцена — плиоцена Евразии, Сев. Америки и олигоцена Сев. Африки. Размеры — от мелкого кабана до бегемота. Коренные зубы бугорчато-лунчатые. Конечности четырёхпалые. Ок. 25 родов. Вели земноводный образ жизни. От А. произошли бегемоты.

АНТРОПО... (от греч. ánthrōpos — человек), часть сложных слов, указывающая на отношение их к человеку (напр., *антропогеновый период*, *антропоморфизм*).

АНТРОПОГЕНЕ́З (от *антропо...* и *...генез*), происхождение человека, становление его как вида в процессе формирования общества — социогенеза; А. наз. также соответствующий раздел антропологии. Проблемы А.— предмет естеств. и обществ. наук о человеке и Земле. Методологич. основой А. является марксистская теория развития, диалектически объясняющая взаимоотношения биологического и социального в становлении человека как включение более высокой формой развития материи — социальной — более низких, причём последние не отменяются, а лишь подчиняются и преобразуются первой. Важнейшее значение в разработке теории А. имеет исходное положение Ф. Энгельса о ведущей роли социальных факторов, труда в формировании человека. Другой краеугольный камень учения об А.— общая теория эволюции, к крупнейшим достижениям к-рой относится сформулированная впервые Ч. Дарвином симиальная (от лат. simia — обезьяна) гипотеза происхождения человека от высокоразвитых обезьян третичного периода, аргументация к-рой значительно расширилась и пополнилась многими новыми фактами из области сравнит. биохимии, иммунологии, кариологии, этологии приматов, молекулярной антропологии и др. Эти материалы полностью подтвердили наибольшую близость человека к африканским человекообразным обезьянам (понгидам), в первую очередь шимпанзе. Ранние этапы эволюции общего понгидно-гоминидного ствола представлены североафриканским олигоценовым египтопитеком и группой дриопитеков, особенно древнейшим нижнемиоценовым дриопитеком африканским из Кении, возраст к-рого примерно 20 млн. лет. Полагают, что отделение собственно гоминидной ветви эволюции произошло не ранее 14—15 и не позднее 6 млн. лет назад. Осн. тенденциями гоминизации были: прямохождение, церебрализация и неэнцефализация (увеличение объёма мозга, прежде всего новой коры, дифференциация его структуры), развитие руки как органа труда, удлинение периода роста и развития, освоение нового способа поведения — адаптации к трудовой деятельности, что означало образование предками человека принципиально иной адаптивной ниши. Эволюция гоминид имела неравномерный, «мозаичный» характер. Предполагается, что скорость морфологич. изменений не совпадала полностью с темпами биохимич. эволюции; не было также строгого соответствия прогресса морфофункциональной организации и культуры, что типично для развития сложных систем. Примерно 5 млн. лет назад гоминиды были представлены двуногими человекообезьянами — австралопитековыми, к-рые довольно широко

распространились по Африке, а возможно и за её пределами, в период от 4,5 до 1 млн. лет назад. Уже в одной из периферийных популяций ранних австралопитековых могли сформироваться первые представители рода *Homo*, сосуществовавшие с австралопитековыми на большом временно́м промежутке, что доказывается находками в Кении (р-н оз. Рудольф) и Танзании (ущелье Олдовай). Однако есть мнение и о независимом происхождении австралопитековых и *Homo* при конвергентном развитии двуногого хождения в обеих линиях. Ископаемые остатки ранних *Homo* (древностью ок. 2 млн. лет) обнаружены в ряде р-нов Вост. Африки (Танзания, Кения, Эфиопия) нередко вместе с «праорудиями» древнейшей каменной культуры человечества — олдовайской. Наиболее вероятно, что первым был вид человек умелый (*H. habilis*), сменившийся ок. 1,5 млн. лет назад видом человек прямоходящий (*H. erectus*). В дальнейшем происходило постепенное расширение экологич. ниши *Homo*, поглотившей экологич. ниши австралопитековых. Примерно 1 млн. лет назад *H. erectus* стал единств. представителем гоминид на Земле, хотя он сосуществовал с поздними австралопитековыми ещё 1,3—1,4 млн. лет назад, судя, напр., по находкам в Кении (местность Кооби-Фора). Вид *H. erectus* обнаруживается в разл. регионах Африки и Евразии примерно до 0,3 млн. лет; он сохранял относит. морфологич. стабильность на протяжении этого времени. Наиболее вероятна связь самых ранних этапов гоминизации с Африкой, прежде всего системой Восточно-Африканского рифта — областью гигантского горного разлома, изобиловавшей водными источниками и разнообразными животными, где и были обнаружены остатки самых ранних дриопитеков, австралопитеков, представителей рода *Homo*. Человек совр. типа — *H. sapiens* (*H. sapiens sapiens*) появился не позднее 40 тыс. лет назад (по датировке черепа из пещеры Ниа, Сев. Калимантан); возможна и бо́льшая древность этого таксона, предками к-рого были, по-видимому, ранние прогрессивные неандертальцы — *H. neanderthalensis* (*H. sapiens neanderthalensis*). Согласно распространённому мнению, линия «сапиенса» отделилась задолго до поздней мустьерской эпохи (53—33 тыс. лет до н. э.), о чём свидетельствуют нек-рые уже вполне «сапиентные» находки ископаемых людей того времени (напр., в Староселье в Крыму, в Ветернице в Югославии, в Кафзех в Израиле и др.). Первые сапиенсы представляли, по-видимому, смесь разновидностей полиморфного вида, ещё не распавшегося на отд. расы, возможно, это было самое начало их формирования, хотя существуют разногласия по вопросу о древности расовых различий, территории и числе центров сапиентации (см. *Моноцентризм*, *Полицентризм*). Эволюция гоминид не была линейным процессом, характеризуясь как конвергенцией, так и дивергенцией, последнее преим. в ранние её этапы, когда морфологич. признаки имели выраженное адаптивное значение; она сопровождалась смешениями, интенсивным потоком генов между популяциями, что приводило, особенно на поздних этапах А., к эволюции по сетчатому типу. Вероятны значит. вариации скоростей изменений в разл. линиях и в одном и том же филетич. ряду в разное время, поскольку при наличии общих закономерностей развития гоминид условия их реализации могли ещё существенно зависеть от ряда факторов природной среды. Роль труда как осн. фактора А. тоже была неодинаковой на разных его этапах. В первобытном сообществе гоминид прогресс социальной организации ещё в значит. мере зависел от биол. изменений человека; однако процесс А. сопровождался постепенным сужением сферы действия естеств. отбора в силу возникновения и развития обществ. закономерностей и создания культурной среды. Примерно с середины позднего палеолита сохраняется относит. стабильность физич. типа совр. человека; напротив, весьма медленная эволюция культуры до появления этого таксона сменилась на развитие всё возрастающими темпами, достигнув первой кульминации в неолите. В совр. обществе отбор выступает как механизм поддержания сформировавшейся морфофункциональной организации в пределах видовой нормы реакций (стабилизирующий отбор) или как фактор внутривидового полиморфизма (дизруптивный отбор). Биол. развитие совр. человека проявляется обычно в виде разнонаправленных изменений морфофункциональных признаков, а также структуры заболеваемости, темпов развития (см. *Акцелерация*) и т. д.

● Энгельс Ф., Диалектика природы, Маркс К. и Энгельс Ф., Соч., 2 изд., т. 20; Рогинский Я. Я., Проблемы антропогенеза, 2 изд., М., 1977; Возникновение человека, пер. с англ., [т. 1—5], М., 1977—79; Бунак В. В., Род Homo, его возникновение и последующая эволюция, М., 1980; Природа и древний человек, М., 1981. См. также лит. в ст. *Человек*.

АНТРОПОГЕ́НОВЫЙ ПЕРИ́ОД, антропоген (от *антропо*... и génos — рождение, происхождение), третий период кайнозоя. Следует за неогеном, продолжается и в настоящее время. Включает плейстоцен и голоцен. В 18 в. все древние отложения делились на первичные, вторичные и третичные, поэтому А. п. наз. и четвертичным периодом. Длительность А. п. по разным схемам от 600 тыс.— 1 млн. лет до 2,5—3,5 млн. лет. В А. п. характерна неоднократная смена потеплений и похолоданий. Во время последних в ср. широтах Сев. полушария происходили большие континент. оледенения (от 5 до 3, в зависимости от понимания длительности периода). Южнее ледников наступало увлажнение климата, возникали крупные пресные и солоноватоводные бассейны. При развитии ледников, в связи с большой затратой воды на их образование, уровень Мирового ок. понижался на 85—120 м и происходило соединение отд. частей суши, благодаря чему мог проходить обмен фауной (напр., на месте Берингова прол. образовался мост между Азией и Сев. Америкой). В р-нах, близких к леднику, возникла специфич. холодолюбивая фауна — мамонт, волосатый носорог, овцебык, северный олень, песец, лемминг, полярная куропатка, распространявшиеся иногда на Ю. до Крыма, Сев. Кавказа и Юж. Европы. Развивалась тундровая флора. В степных и лесостепных р-нах обитали лошадь, сайгак, бизон и т. д. В удалении от ледников были леса из сосны, ели, пихты, берёзы, а ещё южнее — из дуба, бука, граба, клёна. На протяжении А. п. (плейстоцена) происходило эволюц. формирование человека (*антропогенез*), завершившееся появлением человека разумного (*Homo sapiens*). См. также *Геохронологическая шкала*. См. табл. 7Б.

АНТРОПОЛО́ГИЯ (от *антропо*... и ...*логия*), наука о человеке. С сер. 19 в. в определении содержания и места А. среди наук наметились две осн. тенденции. Первая, уходящая корнями в систему взглядов франц. просветителей 18 в., трактовала А. как универсальную науку о человеке, включающую все стороны человеческого бытия — физич. (анатомо-морфологич.) организацию человека, его материальную и духовную культуру, психологию, язык и т. д. В таком, расширительном, толковании А. понимается в США и большинстве стран Зап. Европы. Вторая тенденция ограничивала А. рамками изучения лишь физич. организации человека, её изменчивости во времени и пространстве. Предметом А. в том виде, как она сложилась в СССР, является изучение физич. развития и конституции человека, ростовых процессов а также его индивидуальной, возрастной, половой изменчивости во времени, измеряемой геол. масштабами (эволюц. история, процесс *антропогенеза*) и в пространстве (внутривидовая дифференциация человека — проблемы расоведения); т. о., А. состоит из трёх осн. разделов — морфологии человека, учения об антропогенезе и расоведения, или этнич. А.

Методы А.— антропометрия в широком смысле слова (в т. ч. и антропоскопия) и вариационно-статистич. приёмы обработки материала (биометрия). В 50—80-е гг. 20 в. в А. получили широкое распространение методы, заимствованные из физиологии, биохимии, иммунологии, генетики (в т. ч. и популяционной), иммунологии и др. наук, позволяющие изучать изменчивость не только морфологич. структур (что было характерно для ранних этапов развития А.), но и функциональных, биохимич., иммунологич. и др. особенностей человека.

Основоположниками А. в России были А. П. Богданов и Д. Н. Анучин. Крупный вклад в развитие сов. А. внесли В. В. Бунак, Я. Я. Рогинский, Г. Ф. Дебец, М. А. Гремяцкий. Среди зарубежных исследователей большое влияние на развитие А., особенно её методов, в 19 в. оказали работы П. Брока, а в кон. 19 — нач. 20 вв. Р. Мартина; Ф. Вейденрейх, А. Хрдличка, Л. Лики внесли значит. вклад в исследования ископаемого человека.

● Левин М. Г., Очерки по истории антропологии в России, М., 1960; Рогинский Я. Я., Левин М. Г., Антропология, 3 изд., М., 1978; Современные проблемы и новые методы в антропологии, отв. ред. И. И. Гохман, Л., 1980; Honigmann J. J., The development of anthropological ideas, Homewood, 1976.

АНТРОПОМОРФИ́ЗМ (от *антропо*... и греч. morphḗ — форма, вид), наделение различных тел и явлений живой и неживой природы обликом и свойствами человека — развитыми формами психики, сознанием и т. д. А. появился в начале развития человеческого общества как анимизм (одушевление природы) и получил дальнейшее распространение в религ. учениях. Первоначально человек представлял себе сверхъестеств. существа в виде животных (зооморфизм), наряду с этим существовали антропоморфные представления о богах, духах и демонах в образе людей. Древние египтяне, индейцы и нек-рые др. народы наделяли богов, имеющих облик человека, чертами животных (зооантропоморфизм). А. проявляется в различных телеологич. биол. концепциях, согласно к-рым живому свойственно внутр. стремление к самосовершенствованию (см. *Неоламаркизм*) и сознат. выбору (см. *Батмогенез*). Необ-

ходимо отличать А. от науч. представлений об элементарной рассудочной деятельности у животных.

АНТРОПОХОРИ́Я (от *антропо...* и *...хория*), распространение диаспор в результате деятельности человека. А. может быть косвенной (диаспоры разносятся с поливными водами, навозом или домашним скотом) и непосредственной: при распространении диаспор с помощью транспорта (агестохория) — преднамеренная А. (культивируемые растения) или непреднамеренная (попутно с др. грузами распространяются диаспоры рудеральных, сорнополевых и дикорастущих видов). Последний способ наиболее быстрый и эффективный по дальности (см. *Пришлые растения*). Непосредств. А. происходит при обработке почвы с.-х. орудиями и машинами — эргазиохория (от греч. ergasía — обработка земли), она всегда непреднамеренна и способствует возобновлению сорнополевых и сенокосных растений. Распространение диаспор происходит и путём их высева — спейрохория (от греч. spéírō — сею) — преднамеренная А. (культурные растения) или непреднамеренная (сорнополевые растения). Эта форма А. привела к отбору спец. засорителей наиболее древних культур (пшеницы, риса, льна, проса, гречихи). Диаспоры сорных видов, часто созревающих одновременно с соотв. культурой, настолько сходны с её семенами, что очень трудно отсортировываются. К числу заносных сорных растений (антропохоров) в СССР относятся виды амброзии, дурнишника, амаранта, а также новые — шалфей отогнутый (*Salvia reflexa*), подсолнечник сорный (*Helianthus lenticularis*) и ряд др., занесённые гл. обр. из Америки.

АНФЕ́ЛЬЦИЯ (*Ahnfeltia*), род флоридеевых водорослей. Слоевище от тёмно-красного до почти чёрного, сильно разветвлённое, с тонкими жёсткими цилиндрич. ветвями дл. до 25 см. Для А. характерны неприкреплённая форма роста и вегетативное размножение, в результате чего образуются массовые заросли и пласты в 20 см толщиной в сев. частях Атлантич. и Тихого ок., встречаются в Арктике. Наиболее распространена А. складчатая (*A. plicata*) — осн. сырьё для произ-ва высококачеств. агара. Культивируется в СССР и нек-рых др. странах. См. рис. 7 в табл. 9.

АНХУ́ЗА, воловик (*Anchusa*), род травянистых растений сем. бурачниковых. 40—50 видов, в Европе, Сев. Африке и на З. Азии, 3 вида на Ю. Африки; в СССР 10—12 видов, преим. на Ю. Европ. части и в Зап. Закавказье, Ср. Азии. А. итальянская (*A. italica*) — засухоустойчивое и нетребовательное к почве растение, засоряет посевы мн. культур на Ю. Европ. части, в Закавказье и Ср. Азии, особенно в горных р-нах. А. лекарственная (*A. officinalis*) встречается в Европ. части и в Предкавказье. Одно растение даёт ок. 10 тыс. плодиков, распространяемых гл. обр. муравьями. Медонос.

АНЦИЛИ́НЫ, чашечки (*Ancylus*), род моллюсков сем. катушек. Раковина в виде колпачка, вершина к-рого несколько смещена назад, загнута и нависает над задней кромкой. Для А. характерен возврат от лёгочного дыхания к дыханию растворённым в воде кислородом; мантийная полость редуцирована, на ниж. крае мантии лопастевидный вырост (вторичная жабра). Неск. видов, в СССР — 3—4 вида, из к-рых широко распространена речная чашечка (*A. fluviatilis*). Населяют быстрые ручьи и реки. Прикрепляются к поверхности камней и затонувших предметов, обычны среди водорослей.

АНЧА́Р (*Antiaris*), род деревьев и кустарников сем. тутовых. 5—6 видов, в тропиках Ст. Света. А. ядовитый, или упас-дерево (*A. toxicaria*),— высокое дерево, растущее в Юж. Азии; содержит ядовитый млечный сок, к-рый служил местному населению для смазывания наконечников стрел.

АНЧО́УСЫ (*Engraulis*), род пелагич. морских рыб сем. анчоусовых отр. сельдеобразных. Тело сигарообразное, дл. до 15—20 см, спинной плавник небольшой. Рот, в отличие от сельдевых, большой. 6 видов, в прибрежных умеренных водах обоих полушарий. В водах СССР — японский А. (*E. japonicus*), у берегов Приморья, и европейский А. (*E. encrasicolus*) с азовским и черноморским подвидами — хамсой; изредка заходит в Балтийское м. Все А.— планктофаги, играют важную роль в морских трофич. цепях (пища мн. хищных рыб, дельфинов, кальмаров, мор. птиц). Плодовитость 20—30 тыс. икринок. По численности и биомассе занимают одно из первых мест в мире среди рыб; в 1975—79 вылов А. достигал 9—10 млн. т, из к-рых ок. 80% приходилось на долю перуанского А. (*E. ringens*). См. рис. 3 при ст. *Сельдеобразные*.

АО́РТА [новолат. aorta, от греч. aortḗ, от aéirō — поднимаю (сердце)], главная артерия кровеносной системы позвоночных; снабжает кровью все ткани и органы тела. Эластичность стенок А. обеспечивает непрерывность тока крови по артериям. У птиц и млекопитающих А. выходит из левого желудочка сердца, образуя в самом начале расширение — аортальную луковицу, поднимается вверх (восходящая А.), поворачивает (дуга А.) назад и влево (у млекопитающих) или назад и вправо (у птиц) и направляется вниз (нисходящая, или спинная, А.). У пресмыкающихся 2 дуги А.— правая, артериальная, выходящая из левого желудочка сердца, и левая, венозная — из правого. Соединяясь, они образуют общую А. со смешанной кровью. У земноводных от единств. желудочка отходит способный к собств. сокращению артериальный конус, а от него одна (у бесхвостых) или две (у хвостатых) пары аортальных дуг, к-рые, соединяясь, образуют спинную А. У рыб и круглоротых желудочек переходит в брюшную А., несущую венозную кровь через систему артериальных дуг в жабры (у рыб) и жаберные мешки (у круглоротых). Окисленная там кровь собирается в спинную А. У беспозвоночных (моллюски, членистоногие) А. наз. крупный сосуд, отходящий от центр. пульсирующего органа — сердца. См. также *Артериальные дуги*.

АПАТОЗА́ВРЫ, бронтозавры (*Apatosaurus*, *Brontosaurus*), род вымерших пресмыкающихся подотр. зауропод. Известны из юры Сев. Америки. Дл. до 25 м. Череп высокий, шея относительно короткая и массивная, передние конечности лишь немного короче задних. Ок. 5 видов. Растительноядные.

А́ПЕКС (от лат. apex, род. п. apicis — вершина), верхушка побега и корня, состоящая из первичной меристемы, обеспечивающей формирование всех частей и первичных тканей побега. На А. побега формируются выступы — бугорки или валики (зачатки листьев), т. н. листовые примордии. А. корня всегда гладкий. У А. побега гладким остаётся лишь конус. По форме и размерам А. могут быть неодинаковыми не только у разных видов, но и у одного растения или отд. побега в разные периоды его морфогенеза. Классификация А. не разработана. Обычно их делят на 3 типа: с одной инициальной клеткой верхушечной меристемы (мн. папоротниковидные), с неск. инициалями в одном слое (мн. голосеменные), с неск. инициалями в двух и более слоях (большинство цветковых). Нередко термины «А. побега» и «А. корня» используют как синоним термина «апикальная меристема». А. часто наз. *конусом нарастания*. Термин «А.» применяют также в зоологии в значении «вершина», «верхушка», напр. А. раковины моллюска.

АПЕЛЬСИ́Н (*Citrus sinensis*), вечнозелёное дерево (выс. 7—12 м) рода цитрус. В диком состоянии неизвестен. Родина — Индия и Юго-Вост. Азия. Возделывают в тропиках и субтропиках. Растение тепло- и влаголюбивое. Цветки белые, ароматные, с обильным нектаром, опыляются насекомыми (в Центр. Америке могут опыляться колибри). Плоды иногда образуются партенокарпически; созревают неодновременно. Из кожуры получают эфирное масло. Различают 4 помологич. группы сортов: обыкновенные — плоды с жёлтой мякотью, многосемянные; пупочные — с оранжевой мякотью, вторым зачаточным плодиком, отличаются партенокарпией; корольки — с кроваво-красной мякотью, небольшие, очень сладкие; яффские — крупные плоды с толстой бугорчатой кожурой, очень сладкие и сочные. Многочисл. сорта А. культивируют уже более 4 тыс. лет, в Европе — с 15 в. (в России на Черномор. побережье Кавказа с 11 в.). Известны многочисл. гибридные формы — тангоры, цитранжи, цитрангоры и др. К А. близок др. вид — померанец, называемый также кислым, или горьким, А.

АПИКА́ЛЬНЫЙ (от *апекс*), верхушечный, конечный. Напр., А. часть лёгкого— верхушка лёгкого, А. конец побега растения — его верх. конец, А. часть эпителиальной клетки — верхняя её часть. Ср. *Базальный*.

АПЛА́ЗИЯ (от греч. a — отрицат. частица и plásis — образование), врождённое отсутствие к.-л. части тела (органа или его части, участка ткани). Возникает при нарушениях внутриутробного развития в результате воздействия физич., химич., генетич. факторов. А. непарных органов вызывает нарушения жизнедеятельности вплоть до гибели плода (напр., А. мозга). А. рассматривают как проявление атрофии. Иногда терминами «А.» или «агенезия» обозначают разную степень выраженности процесса, понимая под агенезией полное отсутствие органа.

АПЛАКОФО́РЫ, беспанцирные (Aplacophora), класс боконервных моллюсков, объединяющий *каудофовеат* и *соленогастров*.

АПЛАНОСПО́РА (от греч. aplanḗs — неподвижный и *спора*), неподвижная спора, образующаяся при неблагоприятных условиях у мн. водорослей. При наступлении благоприятных условий прорастает в новую особь.

АПО... (от греч. apó — из, от, без), часть сложных слов, означающая удаление, отрицание, утрату, отсутствие ч.-л., происхождение из ч.-л. (напр., *апогамия*, *апофиты*).

АПОГА́МИЯ (от *апо...* и *...гамия*), апогаметия, одна из форм апомиксиса у растений. При А. гаметы не образу-

ются, а зародыш (гаплоидный или диплоидный) развивается из синергиды или антиподы (см. *Зародышевый мешок*). У папоротников А.— развитие дочернего спорофита (гаплоидного или диплоидного) из клеток заростка.

АПОКА́РПНЫЙ ПЛОД (от *апо*... и греч. karpós — плод), тип плода, образован свободными, не сросшимися между собой плодолистиками или одним плодолистиком. См. *Плод*.

АПОКРИ́НОВЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от греч. apokríno — отделяю), железы, у к-рых при образовании секрета отторгаются верхушечные части клеток; вид потовых желёз, производные волосяных фолликулов. Располагаются в оволосённой коже и нек-рых других её участках большинства млекопитающих. У человека и высших приматов А. ж. сосредоточены в подмышечных впадинах, наружном слуховом канале, в коже анальной области и половых органов. У большинства млекопитающих вместе с укрупнёнными сальными железами составляют *пахучие железы*. Специализир. А. ж.— молочные железы. Ср. *Голокриновые железы*, *Мерокриновые железы*.

АПОЛЛО́Н (*Parnassius apollo*), бабочка сем. парусников. Крылья в размахе 70—90 мм. Преим. в горных р-нах Европы, Кавказа и Зап. Сибири, на равнинах — локально. Лёт в июне — августе. Гусеницы питаются листьями молодила и заячьей капусты; в младших возрастах живут группами. Куколки в слабом коконе на почве. Зимуют обычно сформировавшиеся гусеницы в оболочке яйца. Численность сокращается, во мн. странах охраняется; в Красной книге СССР. См. рис. 2 в табл. 26.

АПОМИ́КСИС (от *апо*... и греч. míxis — смешение), размножение организмов, не сопровождающееся половым процессом. В более узком понимании А.— вторично бесполое размножение, при к-ром зародыш развивается без оплодотворения вследствие нарушения предшествующих этапов полового размножения. В зависимости от того, даёт ли начало новому организму половая (яйцевая) или вегетативная клетка, различают две осн. формы А.— *партеногенез* и *апогамию*. А. широко распространён в животном и растит. мире. У животных, напр. у коловраток, дафний, тлей и мн. др., А. проявляется в форме партеногенеза, к-рый встречается также у нек-рых водорослей и папоротников. Наибольшего распространения и разнообразия форм А. достигает у цветковых растений (т. н. агамоспермия, или бесполосемянность) — он установлен более чем в 100 родах из 43 сем. цветковых растений. Чаще всего А. встречается в сем. злаков, сложноцветных, розовых, рутовых, паслёновых. А. может быть наследственным (регулярным) или ненаследственным (случайным). Различают автономный А., при к-ром зародыш развивается без опыления или раздражения рыльца, и в разной степени индуцированный, когда для развития зародыша требуется опыление или даже прорастание пыльцы на рыльце, а иногда и оплодотворение центр. ядра зародышевого мешка. Самая распространённая форма А. у цветковых — редуцированный партеногенез (зародыш гаплоидный), известный в 16 сем., в т. ч. у ряда культурных растений (у свёклы, хлопчатника, льна, табака, ячменя, пшеницы и др.), и нередуцированный (зародыш диплоидный), встречающийся у мятлика и др. злаков, у лютиков, манжеток, зверобоев, ястребинок, одуванчиков и др. С партеногенезом могут сочетаться др. формы А.— апогамия, адвентивная эмбриония (зародыш развивается вне зародышевого мешка из клеток семяпочки). При этих формах А. часто развивается неск. зародышей в одном семени (*полиэмбриония*, постоянно наблюдается у цитрусовых). В популяциях мн. апомиктичных видов установлены и половые формы. Генетич. особенности А. используют в селекции нек-рых культурных растений.

● Петров Д. Ф., Генетически регулируемый апомиксис, Новосиб., 1964; Хохлов С. С., Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений, в кн.: Успехи современной генетики, т. 1, М., 1967.

АПОНЕВРО́З (от *апо*... и греч. néuron — жила), широкая сухожильная пластинка позвоночных, состоящая из плотных коллагеновых и эластических волокон, посредством к-рой нек-рые широкие мышцы прикрепляются к костям или др. тканям тела. А. наз. также фасции, имеющиеся у нек-рых животных и человека под кожей подошв, ладоней, волосистой части головы.

АПОПЛА́СТ (от *апо*... и греч. plastós — вылепленный), свободное пространство, приуроченное к внецитоплазматич. компонентам ткани растений (к клеточным оболочкам и межклетникам), по к-рым осуществляется свободная диффузия веществ.

АПОСЕМАТИ́ЧЕСКАЯ ОКРА́СКА И ФО́РМА животных (от греч. aposēmáinō — указываю, предвещаю), то же, что предупреждающая окраска и форма; разновидность *демонстрации*.

АПОСПОРИ́Я (от *апо*... и *спора*), выпадение из жизненного цикла растений процесса спорообразования и, следовательно, гаплоидной фазы. При А. у папоротников заросток развивается из стенки спорангия или вегетативных клеток листа. А. цветковых растений — формирование зародышевого мешка из клеток семяпочки (нуцеллуса, интегументов или халазы). А. обычно сочетается с разл. формами *апомиксиса* или с половым процессом.

АПОТЕ́ЦИЙ (от греч. apothékion — кладовая), открытое плодовое тело нек-рых аскомицетов (дискомицетов) и лишайников (дискомицетных). Обычно блюдцевидной, реже дисковидной, кубковидной или бокаловидной формы, часто ярко окрашены, диам. от 0,1—0,2 мм до 10 см и более. На его верх. стороне расположен гимениальный слой (гимений), подостланный тонким слоем переплетённых гиф — субгимением, или гипотецием. Стерильная часть (эксципулум) включает внеш. оболочку, покрывающую А. снаружи, и мякоть. Выбрасывание аскоспор из А. происходит активно на расстояние от 0,5 до 60 см. При прикосновении к крупным А. происходит «взрыв» — раздаётся характерный щелчок и появляется облачко аскоспор над А. Такое строение характерно в осн. для грибов. В др. группах отд. части А. могут отсутствовать. У дискомицетных лишайников А. развивается либо как чисто грибное образование, либо в его состав включается и гонидиальный слой водорослей. Располагаются они либо непосредственно на субстрате, либо на ножке. Особенности строения А.— важный систематич. признак. См. рис. при ст. *Аскомицеты*.

АПОФЕРМЕ́НТ, апоэнзим, белковый компонент сложных (дву- и многокомпонентных) ферментов. Определяет специфичность действия фермента по отношению к субстрату, а также возможность регуляции каталитич. активности, к-рая проявляется, однако, при соединении А. с коферментом.

АПОФИ́ТЫ (от *апо*... и ...*фит*), аборигенные растения, перешедшие из естеств. местообитаний на территории, связанные с хоз. деятельностью человека (пашни, посевы, посадки, пастбища и т. д.). К А. относятся, напр., среднеазиатские виды верблюжьей колючки, мак павлиний (*Papaver pavoninum*) и др., перешедшие из естеств. фитоценозов на культурные пастбища.

АППЕ́НДИКС (от лат. appendix — придаток), червеобразный отросток, отросток слепой кишки млекопитающих. Выполняет роль лимфатич. железы (нейтрализация токсинов, участие в гуморальном иммунитете), секретирует пищеварит. ферменты. Имеется у мн. грызунов и зайцеобразных, нек-рых хищных, у приматов (у др. позвоночных есть гомологи А.). Дл. А. у человека в среднем 8—15 см, диам. полости 4—5 мм.

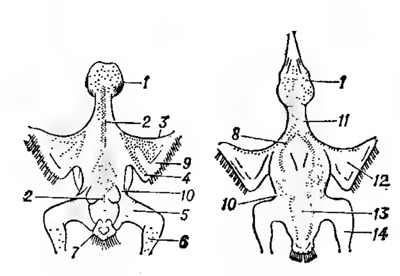
АППЕНДИКУЛЯ́РИИ (Appendicularia), класс оболочников. Мор. планктонные одиночные животные. Произошли, вероятно, от первичных плавающих хордовых. Дл. до 0,5 мм, тело состоит из туловища и хвоста, содержащего хорду,

Аппендикулярия *Falia ethiopica* (вынута из домика): *1* — рот; *2* — хорда; *3* — мускулатура.

нервный ствол и поперечнополосатую мускулатуру. Туника представлена сложным студенистым прозрачным домиком, целиком окружающим тело. Животное может покидать домик и образовывать новый. Биением хвоста А. прогоняют воду сквозь фильтрац. аппарат домика. Глотка с эндостилем и парой жаберных отверстий. Околожаберной полости и клоаки нет. Анус на брюшной стороне. Мозг с расположенным над ним светочувствит. глазком и статоцистом. Преим. гермафродиты. Размножение только половое. Личинка без рта и ануса, с хорошо развитым мозгом и туловищным участком хорды. Ок. 60 (по др. данным, 100) видов, во всех морях и океанах, гл. обр. в верх. слоях воды.

АППРЕССО́РИЙ (новолат. appressorium, от лат. apprimo — прижимаю), орган для прикрепления паразитич. гриба к субстрату (растению, насекомому) на ранней стадии заражения. Имеет вид короткой специфич. гифы, ответвляющейся от ростковой или взрослой гифы. Характерен для мучнисторосяных, ржавчинных грибов и паразитич. несовершенных грибов.

АПТЕ́РИИ (от греч. ápteros — бескрылый), участки кожи летающих птиц, не покрытые контурными перьями и перемежающиеся с оперёнными участками — птерилиями. А. облегчают подвижность кожи и оперения, а будучи экспонированы, служат для отвода избыточного тепла, образующегося при повышенной двигат. активности птицы. Расположение и форма А.— систематич. признак. См. рис. на стр. 34.

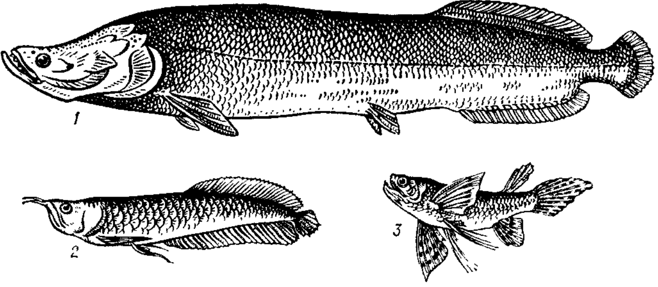


Расположение птерилий и аптерий у кедровки (*Nucifraga caryocatactes*): слева — вид со спинной стороны, справа — с брюшной. Птерилии: *1* — головная; *2* — спинная; *3* — крыловая; *4* — плечевая; *5* — бедренная; *6* — ножная; *7* — хвостовая; *8* — грудная. Аптерии: *9* — верхняя крыловая; *10* — боковая; *11* — шейная; *12* — нижняя крыловая; *13* — брюшная; *14* — ножная.

А́РА (*Ara*), род попугаеобразных. Крупные (дл. до 95 см), длиннохвостые, очень ярко окрашенные птицы. 14 видов, в лесах Сев. и Юж. Америки (от Мексики до Парагвая). Стаи А. иногда вредят плантациям плодовых деревьев. 1 вид и 1 подвид в Красной книге МСОП. А. часто содержат в клетках. А. наз. также виды рода синие А. (*Anodorhynchus*); 2 вида в Красной книге МСОП. См. рис. 8—10 в табл. 47.

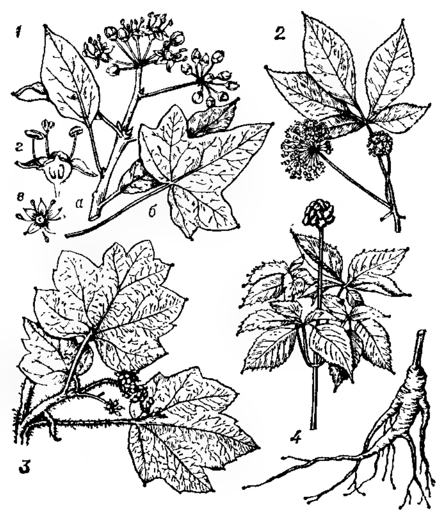
АРАБИНО́ЗА, моносахарид из группы пентоз (альдопентоз). L-А. широко распространена в растениях в составе гликозидов, камедей, слизей, гемицеллюлоз. D-А. встречается гл. обр. в бактериальных продуктах. Одни виды бактерий превращают А. в рибулозу, другие — в молочную, масляную, лимонную к-ты.

АРАВАНООБРА́ЗНЫЕ (Osteoglossiformes), отряд костистых рыб. Известны с юры. Дл. 10—90 см, бразильская арапаима (*Arapaima gigas*) — дл. до 4—5 м, масса от 20 г до 200 кг. Открытопузырные, плават. пузырь ячеистый, у нек-рых связан со слуховыми капсулами. Плавники без колючек; спинной — сдвинут кзади, иногда отсутствует, брюшные — обычно с 6—7 лучами или отсутствуют. Чешуя циклоидная, крупная. 3 сем., 11 родов, ок. 15 видов. Обитают в пресных водах Юж. и Сев. Америки, Африки, Юго-Вост. Азии и Сев. Австралии. Хищники. Объект местного промысла, некоторых разводят в аквариумах.



Араванообразные: *1* — бразильская арапаима; *2* — южноамериканская аравана (*Osteoglossum bicirrhosum*); *3* — рыба-бабочка (*Pantodon buchholtzi*).

АРА́ЛИЕВЫЕ, порядок (Araliales) и семейство (Araliaceae) двудольных растений. Деревья, кустарники, травы. Листья с прилистниками или с влагалищным основанием. Цветки мелкие, обоеполые, в зонтиках, кистях или колосьях. Гинецей синкарпный, б. ч. из двух плодолистиков. Плод ягодообразный, костянкообразный или вислоплодник. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Семейства: А. и зонтичные. Св. 850 видов (около 70 родов), в тропиках и субтропиках, особенно в Юго-Вост. Азии, Полинезии, Австралии и Америке; в СССР — ок. 15 видов (6 родов), на Д. Востоке, Кавказе и в Европ. части. А.— насекомоопыляемые растения. Размножаются семенами или укореняющимися ветвями. Медоносы. Декоративные (плющ, аралия) и лекарственные (женьшень, заманиха, элеутерококк) растения.



Аралиевые: *1* — плющ обыкновенный (*Hedera helix*) (*а* — цветущая ветвь, *б* — лопастный лист, *в* — цветок, *г* — цветок в разрезе); *2* — элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*); *3* — заманиха, или оплопанакс высокий (*Oplopanax elatus*); *4* — женьшень обыкновенный (*Panax ginseng*).

АРА́ЛИЯ (*Aralia*), род растений сем. аралиевых. Невысокие деревья, обычно с шиповатым стволом, кустарники или крупные многолетние травы. Цветки в зонтиках, собранных б. ч. в метельчатое соцветие. Ок. 35 видов, в Юж. и Вост. Азии и на Ю. Сев. Америки; в СССР — 3 вида, на Д. Востоке. А. высокая, или маньчжурская, или шип-дерево (*A. elata*, *A. mandschurica*), растёт в подлеске хвойных и смешанных лесов. Её корни, как и корни А. сердцевидной (*A. cordata*), произрастающей на Сахалине, применяют в медицине. Мн. виды культивируют как декоративные. Под назв. А. известны нек-рые виды др. родов того же сем.: А. бумажная (*Tetrapanax papyrifera*) — небольшое дерево, родом с о. Тайвань; из сердцевины его ствола в Китае изготовляют бумагу; А. японскую, или японское дерево (*Fatsia japonica*), в СССР разводят как комнатное и оранжерейное растение, а на Черномор. побережье Крыма и Кавказа — в открытом грунте. А. сердцевидная — в Красной книге СССР.

АРА́МОВЫЕ ЖУРАВЛИ́, пастушковые журавли (Aramidae), семейство журавлеобразных, сохраняющее в строении и биологии черты как журавлиных, так и пастушковых. Единств. вид — бразильская арама, или пастушковый журавль (*Aramus guarauna*). Дл. до 65 см. Оперение тёмное, со светлыми пятнами. Летает тяжело, хорошо бегает. Может плавать, хотя лапы без перепонок. Распространена от Ю. США до Аргентины и на Антильских о-вах. Держится скрытно по берегам водсёмов в лесах, выдавая своё присутствие громкими криками (отсюда местное назв.— «сумасшедшая вдова»). Осн. пища — моллюски, к-рых добывают на мелководье. Гнёзда на земле или невысоко на деревьях. В кладке 4—8 яиц. Насиживают самец и самка.

Бразильская арама.

АРАУКА́РИЕВЫЕ, порядок (Araucariales) и единств. семейство (Araucariaceae) хвойных растений. Известны с поздней перми. Вечнозелёные, очень высокие (75 м, до 90 м) деревья. Листья б. ч. крупные (у нек-рых мелкие, чешуевидные), плоские, часто жёсткие и колючие. Характерная особенность А.— веткопад. В коре содержится большое кол-во смоляных каналов. Микростробилы и шишки крупные; семенные чешуи полностью или почти полностью срослись с кроющими, семена с крылом. 2 рода — араукария и агатис.

АРАУКА́РИЯ (*Araucaria*), род растений сем. араукариевых. Высокие, б. ч. двудомные деревья с конусовидной или зонтиковидной кроной. Микростробилы цилиндрические, самые крупные среди хвойных (до 20—25 см). Шишки б. ч. шаровидные, диам. 7—20 (до 35) см. Живут А. неск. сотен лет (макс. возраст 2000 лет). 18 видов, в Юж. полушарии —

Араукария узколистная (*A. angustifolia*): слева — мегастробил (шишка); справа — микростробил.

на о-вах Меланезии, в Вост. Австралии и в Юж. Америке. Часто образуют чистые леса. Наиболее известна А. чилийская, или чилийская сосна (*A. araucana*), семена к-рой, как и др. А., употребляют в пищу. Древесину мн. А. широко используют как строит. материал, для произ ва мебели и поделок. А. разводят как декор. растения, в СССР — на Черномор. побережье Кавказа 4 вида, в т. ч. А. чилийскую.

АРАХИДО́НОВАЯ КИСЛОТА́, $CH_3(CH_2)_4(CH=CHCH_2)_4(CH_2)_2COOH$, ненасыщенная высшая жирная к-та. Содержится в растит. маслах, в составе липидов животных тканей (в фосфолипидах надпочечников ок. 20% от суммы жирных к-т). Относится к незаменимым жирным к-там. Наряду с гомо-γ-линоленовой к-той является первичным источником простагландинов.

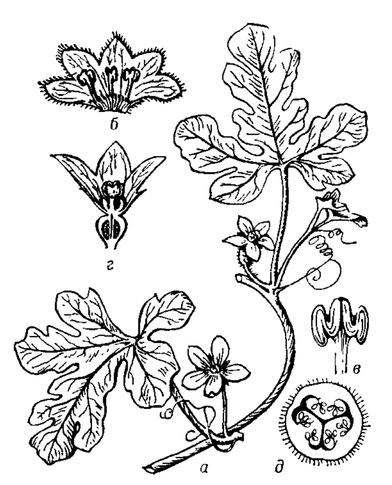
АРА́ХИС (*Arachis*), род растений сем. бобовых. Ок. 30 видов, в тропиках Юж. Америки. Виды А. характеризуются геокарпией (плоды —бобы, т. н. орехи, развиваются на гинофоре, растущем в почве). Возделывается как пищевое и масличное земляной орех (*A. hypogaea*) — короткодневное, теплолюбивое растение, влаголюбивое в период цветения и плодообразования. Культивируют в тропич., субтропич. и отчасти в умеренных поясах. Его культура возникла в Юж. Америке, наибольшие площади — в Зап. Америке и Индии, в СССР — на поливных землях Ср. Азии, Закавказья, Краснодарского края. Возможный его родоначальник — А. нагорный (*A. monticola*), произрастающий в горах на С.-З. Аргентины.

Земляной орех: *а* — нижняя часть растения с листьями, цветками, с молодыми и зрелыми плодами; *б* - боб с семенами.

АРАХНОЛО́ГИЯ (от греч. aráchnē —паук и *...логия*), раздел зоологии, изучающий паукообразных.

АРБОВИ́РУСЫ (Arboviruses), экологич. группа вирусов, передающихся позвоночным кровососущими членистоногими (комарами, клещами). Включают представителей разл. семейств. Из св. 300 А. патогенны для человека ок. 80.

АРБУ́З (*Citrullus*), род одно- или многолетних растений сем. тыквенных. 3—5 видов, на Ю. Европы, в Сев. и Юж. Африке, Азии и Австралии. Плоды А. колоцинта (*C. colocynthis*) применяют в медицине. А. шерстистый, или съедобный (*C. lanatus*),— полиморфный вид, широко распространённый в Африке.



Колоцинт: *а* – часть цветущего побега; *б* — развёрнутый тычиночный цветок; *в* — две сросшиеся тычинки; *г* — продольный разрез пестичного цветка; *д* — поперечный разрез плода.

В культуре — его столовые (в умеренно-тёплых областях земного шара) и кормовые (в СССР и США) формы. Окультуривание столового А. началось в Индии более 3000 лет назад, в России как десертный продукт — с 17—18 вв. В СССР столовые формы возделываются преим. в Ниж. Поволжье, на Сев. Кавказе и Украине.

АРГА́СОВЫЕ КЛЕЩИ́ (Argasidae), семейство клещей отр. паразитиформных. Дл. голодных клещей 2—13 мм. Тело уплощённое, с кожистыми покровами, без щитков. Ок. 100 видов, преим. в тёплых, сухих р-нах; в СССР — 17 видов, в Ср. Азии и Закавказье. Специализир. кровососы наземных позвоночных. Личинки сильно отличаются от нимф и взрослых. А. к. способны долго (до 11 лет) голодать, но, присосавшись к животному-хозяину, могут быстро высосать много крови, увеличив свою массу в сотни раз. Плодовитость до 1000 яиц, в кладке 50—200. Активны ночью. Нек-рые виды — переносчики возбудителей болезней животных и человека, гл. обр. спирохетозов птиц, напр. куриный, или персидский, клещ (*Argas persicus*), а также человека (преим. виды рода *Ornithodoros*). У человека укусы А. к. вызывают зуд.См. рис. 11 и 12 в табл. 30А.

● Филиппова Н. А., Аргасовые клещи (Argasidae), М.— Л., 1966 (Фауна СССР. Паукообразные, т. 4, в. 3).

АРГИНИ́Н (сокр. Арг, Arg), аминокислота. Входит в состав белков, особенно протаминов (до 85%) и гистонов. Значит. кол-ва А. присутствуют в растениях (красные водоросли, тыквенные и др.), особенно в резервных и запасающих органах, что связано с функцией накопления и переноса азота в живых организмах. Для взрослых млекопитающих А. не является незаменимым, а у молодых его биосинтез недостаточен. А. участвует в ряде важных ферментативных реакций: в образовании мочевины и орнитина, креатина, аргининфосфата и т. д. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

АРГОНА́ВТЫ (*Argonauta*), род пелагич. осьминогов. Дл. туловища от 1,1 см (у самцов) до 10 см (у самок). А.— единств. двужаберные головоногие моллюски с наружной однокамерной раковиной (дл. до 25—30 см), имеющейся только у самок, к-рые формируют её особыми лопастями на концах спинных рук. 4—7 видов, в тропич. и субтропич. морях. В отличие от др. головоногих, многократно размножаются в течение всей жизни. В период размножения наполненная сперматозоидами специально видоизменённая рука самца (гектокотиль) отрывается от тела и самостоятельно проникает в мантийную полость самки (ранее её принимали за червя-паразита). Мелкие и многочисленные (десятки тысяч) яйца развиваются в раковине, молодь выходит наружу и рассеивается в толще воды. Самки А. живут в верх. слоях воды, по ночам поднимаются к поверхности и пассивно дрейфуют, цепляясь за плавающие предметы и друг за друга и образуя цепочки. Питаются в осн. пелагическими моллюсками. См. рис. 1 при ст. *Головоногие моллюски* и рис. 38 в табл. 32.

А́РГУСЫ, два близких монотипич. рода фазановых (*Argusianus* и *Rheinartia*). На второстепенных маховых перьях крыла многочисл. глазчатые пятна. Большой А. (*A. argus*) населяет леса Бирмы, Малакки, Суматры и Калимантана; дл. самца 1,7—2 м (из них 1,2 м — ср. рулевые перья хвоста). Хохлатый А. (*R. ocellata*) обитает в горных лесах Лаоса, Вьетнама и Малакки; в Красной книге МСОП. Держатся скрытно, образ жизни мало изучен. См. рис. 5 при ст. *Фазановые*.

АРЕА́Л (от лат. area — площадь, пространство), часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах к-рой распространён и проходит полный цикл своего развития данный таксон (вид, род, семейство и пр. или к.-л. тип сообщества). А.— столь же неотъемлемая часть характеристики к.-л. таксона, как и морфологич. и экологич. его особенности. Пространство, на к-ром происходит становление вида, наз. **первичным** А. Сформировавшийся А. может затем расширяться в результате расселения или уменьшаться вследствие вымирания (или уничтожения) вида на части заселённого им пространства.

А. наз. **сплошным**, если вид встречается во всех подходящих для него местообитаниях в пределах А. (напр., ель сибирская в средней тайге Европ. части СССР) или регулярно в нек-рых частях их (напр., на С. лесной зоны клюква б. или м. регулярно растёт на торфяных болотах). Иногда у границы своего А. вид заселяет обособленные участки, к-рые наз. островными местонахождениями. Если А. распадается на неск. разобщённых территорий, настолько удалённых друг от друга, что обмен семенами или спорами между растениями или миграции животных невозможны, его наз. **прерывистым**, или дизъюнктивным. Напр., А. нек-рых видов камне-

Сплошной ареал пихты сибирской

ломок — р-ны высокогорий и арктич. тундры, А. зайца-беляка в Европе — о-ва Ирландия, Исландия, р-ны сев. ча-

сти Великобритании, Альпы, С.-З. Европы и Европ. части СССР. Остаточные, очень ограниченные А. древних видов (родов или семейств), некогда занимавшие обширные территории, наз. реликтовыми (напр., у гинкго). А. различаются также по величине: от наиболее обширных по площади, свойственных *космополитам*, до незначительных, характерных для *эндемиков*. В зависимости от занимаемой площади и зональной приуроченности к.-л. таксона говорят о его субтропическом, пантропическом, биполярном, циркумбореальном А.

А. мн. видов животных и растений претерпевают всё возрастающие изменения под влиянием деятельности человека. Сведение лесов, распашка степей, осушение болот ведёт к исчезновению биотопов большого числа видов и, следовательно, к сокращению их А., а иногда и к гибели автохтонных видов. Одновременно нарушение или коренное изменение растит. покрова может создать местообитания, доступные аллохтонным видам, т. е. ведёт к расширению их А.

Наглядные представления о разл. А. получают в результате нанесения его на

карту; обычно площадь А. ограничивают сплошной линией, к рая соединяет крайние точки обитания таксона. Картами А. широко пользуются для выяснения и сравнит. изучения растит. и животных ресурсов, распространения вредителей лесных пород, с. х. культур, переносчиков возбудителей различных заболеваний и пр.

АРЕ́КА (*Areca*), род пальм. Ок. 50 видов, в тропиках Азии (Индия и особенно Малайзия) до Нов. Гвинеи и Сев.-Вост. Австралии. Особенно известна А. катеху, бетелевая, или арековая, пальма (*A. catechu*) — тонкое, стройное дерево выс. 12—18 (30) м, с кроной из 8—10 перистых листьев дл. до 2 м. Плоды односемянные, величиной с куриное яйцо.

Арека катеху: *а* — часть соцветия с пестичными (в нижней части) и тычиночными (в верхней части) цветками; *б* — зрелый плод.

В диком состоянии неизвестна, в тропиках Ст. Света с древности широко культивируется. Семена А., содержащие ареколин и др. алкалоиды, входят в состав бетелевой жвачки — стимулирующего и наркотич. средства, используемого населением тропич. Азии и Африки; применяются также в медицине и ветеринарии.

АРЕНАВИ́РУСЫ (Arenaviridae), семейство РНК-содержащих вирусов, имеющих в липопротеидной оболочке гранулы, похожие на песок (часть гранул представлена клеточными рибосомами). Диам. вирусных частиц 85—300 нм. Содержат неск. фрагментов одноцепочной линейной РНК (общая мол. м. 3,5 млн.). Размножаются в цитоплазме клеток позвоночных. Распространяются без переносчиков. В семействе 9 видов. Нек-рые А. патогенны для грызунов и человека.

АРЕ́НГА (*Arenga*), род пальм. Низкие (иногда до 60 см) или высокие (до 15 м), одно- или многостебельные пальмы, покрытые остатками чёрных волокнистых влагалищ, с кроной перистых листьев. Ок. 17 видов, в Индии, Юго-Вост. Азии и на островах Тихого ок. Наибольшее практич. значение имеет сахарная пальма (*A. pinnata*, или *A. saccharifera*). Ствол выс. 7—12 м, диам. 40—50 см, листья дл. 5—9 м. Культивируется во всей тропич. Азии из-за сока (содержит 16—20% сахара), к-рый получают при подсочке муж. соцветий (одно соцветие даёт до 5—7 л в сутки в течение 2,5 мес). Из крахмалистой сердцевины стволов вырабатывают саго, черешки и листья — кровельный материал.

АРИ́ДНАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ (от лат. aridus — сухой), развивается в условиях, когда растения испытывают недостаток влаги в течение большей части вегетац. периода. К А. р. относятся фитоценозы пустынь, ксерофитных редколесий и т. д. У видов (чаще ксерофитов), составляющих А. р., возникли разл. способы адаптации к недостатку влаги, в т. ч. особые фенологич. ритмы (краткий период вегетации совпадает с периодом выпадения осадков), спец. морфологич. и анатомич. приспособления (редукция листьев, их опушение, развитие мощных покровных тканей и т. д.), физиол. адаптации (повышение осмотич. давления клеточного сока и пр.).

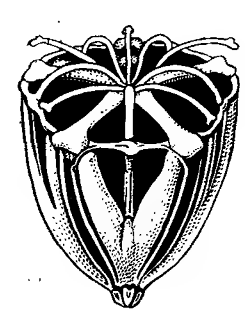
А́РИЕВЫЕ (Ariidae), семейство мор. рыб отр. сомообразных. Дл. 25—35 см. Ноздри сближены. 3 пары усиков. Спинной и грудной плавники с острыми зазубренными шипами. Ок. 30 родов, много видов, в прибрежных тропич. и субтропич. водах Мирового ок., реже в эстуариях и пресных водах. Биология изучена слабо. Икру мн. виды откладывают в гнёзда-ямки. Потомство охраняют. Самцы сомика-галеихта (*Galeichthys felis*) вынашивают оплодотворённую икру во рту. Объект промысла и спорт. лова.

АРИ́ЛЛУС (позднелат. arillus — мантия), присемянник, кровелька, обычно мясистое образование, возникающее у мн. растений на семени или семяножке и частично или полностью покрывающее семя. Ткани А., как правило, содержат сахара, масла. А. способствует распространению семян животными, напр. муравьями (чистотел и др.), ветром (хохлатка), водой (кувшинка), иногда — раскрыванию плода (мускатный орех), отделению семени от плаценты (ракитник). Ложный А. (арилл оид) возникает из ткани интегумента и при разрастании не закрывает микропиле. Это или небольшой вырост в области микропиле (молочай, истод, самшит) — карункула, или железистый вырост вдоль семенного шва (чистотел), или в области семяножки — строфиоль. Зрелый А. нередко ярко окрашен (тисс, бересклёт).

АРИСТИ́ДА, триостренница (*Aristida*), род растений сем. злаков. Многолетние, реже однолетние травы, образующие дерновины. Листья линейные, часто свёрнутые вдоль. Колоски с одним обоеполым анемофильным, реже самоопыляющимся цветком, собраны в метёлку или кисть. Зерновки в цветковых чешуях, распространяются животными или ветром. Ок. 250 видов, в тропич. и субтропич. поясах обоих полушарий, преим. в пустынях и полупустынях; в СССР 1 вид — А. Вознесения, или Хеймана (*A. adscensionis*, или *A. heymannii*), небольшой однолетник, в Ср. Азии и на Ю. Закавказья, на полупустынных щебнистых и мелкоземистых склонах, галечниках. Ранее в род А. включали род селин.

АРИСТОГЕНЕ́З (от греч. áristos — наилучший и *...генез*), эволюционная концепция Г. Осборна (1931—34), согласно к-рой прогрессивная эволюция осуществляется в результате возникновения и накопления особых «генов улучшения» — аристогенов. Осборн предполагал, что изменения, обусловленные аристогенами, незначительны и бесполезны при своём возникновении. Однако постепенно накапливаясь и усиливаясь под влиянием разл. факторов, они ведут к возникновению нового приспособления под действием естеств. отбора. Концепция А. имеет автогенетич. характер (см. *Автогенез*) и является разновидностью неоламаркизма.

АРИСТО́ТЕЛЕВ ФОНА́РЬ (по имени Аристотеля, впервые описавшего и сравнившего его по форме с греч. светильником), челюстной или ротовой жеват. аппарат морских ежей (кроме сердцевидных), пронизанный глоточным отделом кишечника. А. ф. имеет форму 5-гранной пирамиды и состоит из 25 известковых скелетных перекладин и пластин, подвижно соединённых между собой многочисл. мышцами (до 60). 5 осн. интеррадиальных длинных пластин окружают рот венчиком, образуя т. н. зубы. А. ф. находится внутри панциря, выступают только концы подвижных зубов, служащих для соскрёбывания водорослей,



Аристотелев фонарь (вид сбоку); видны скелетные пластинки и выступающие кончики зубов (внизу).

мелких животных (напр., корненожек), перетирания их и рытья нор в грунте.

АРКТОГЕ́Я (от греч. árktos — север и gē — земля), фаунистическое царство суши; занимает Сев. Америку, Евразию (исключая юго-зап. часть Аравийского п-ова, Индостан и Индокитай), Сев. Африку (включая Сахару). Фауна А. исторически связана с *Лавразией* (в совр. фауне сохранились нек-рые древние формы — панцирные щуки, лопатоносы, хвостатые земноводные). Для А. характерны представители широко известных семейств и родов, имеющих обширные ареалы (волк, лисица, заяц, кабан и мн. др.) и небольшое число эндемичных семейств (бобровые, кротовые, тушканчиковые, тетеревиные, гагары). В сев. части царства совр. фауна относительно бедна как абс. числом видов, так и эндемичными группами. Это объясняется тем, что значит. часть территории лежит в высоких широтах (малопригодных для жизни вообще), а также относит. молодостью фауны (действие оледенений). Сходство фауны всей этой части А. (особенно в тундровой и лесной зонах) обусловлено существованием в плиоцене и четвертичном периоде сухопутных мостов между континентами, по к-рым шли интенсивные миграции животных. Так, из Евразии в Сев. Америку мигрировали лось, благородный олень, бурый медведь и мн. др., а в обратном направлении — северный олень, овцебык и др. К Ю. фауна царства (вне пустынь и высокогорий) становится богаче благодаря проникновению на его территорию мн. животных из *Палеогеи* (агамы, настоящие ящерицы и др.) и наличию убежищ (рефугиумов), где во времена оледенения сохранились представители местной третичной фауны (напр., выхухоль). Единств. область А.— Голарктическая (иногда её делят на Неарктическую и Палеарктическую) подразделяется на 7 подобластей. См. карту при ст. *Фаунистическое районирование*.

АРМЕ́РИЯ (*Armeria*), род растений сем. плюмбаговых. Многолетние травы с розетками листьев или подушковидные кустарнички с густо олиственными ветвями. Цветки мелкие, лилово-розовые, в шаровидном соцветии, с обёрткой из прицветников. Ок. 70 видов, гл. обр. в Зап. Средиземноморье, а также в холодном и умеренном поясах Евразии и Сев. Америки, в Андах; растут б. ч. по сухим каменистым склонам, горным лугам, а также в тундрах и на приморских скалах. В СССР 5—6 видов, на З. Европ. части, Ю. Вост. Сибири, Д. Востоке и в Арктике. Наиболее распространена А. приморская (*A. maritima*). Неск. видов А. разводят как декоративные. А. покутская (*A. pocutica*), редкий, возможно исчезнувший, эндемик Украинских Карпат,— в Красной книге СССР. См. рис. 3 при ст. *Плюмбаговые*.

А́РНИКА (*Arnica*), род корневищных многолетних трав сем. сложноцветных. Св. 30 видов, гл. обр. в Сев. Америке, меньше в Евразии, на лугах субальп. и альп. поясов, на С.— до тундры; в СССР — ок. 10 видов. А. горная (*A. montana*) и нек-рые др. виды вводятся в культуру как лекарственные и декоративные. А. горная — в Красной книге СССР.

АРОМОРФО́З (от греч. áirō — поднимаю и mórphōsis — образец, форма), эволюционное преобразование строения и функций организмов, имеющее общее значение для организма в целом и ведущее к морфофизиол. прогрессу. Концепция А. была разработана А. Н. Северцовым (1925), к-рый под А. понимал и сам морфофизиол. прогресс как направление эволюции, обозначаемое иногда термином «арогенез» (А. Л. Тахтаджян, 1951). Примеры А.— развитие челюстей у предков челюстноротых позвоночных, гомойотермии у птиц и млекопитающих. В результате А. организмы получают качественно новые возможности для освоения ресурсов внеш. среды. Эти возможности реализуются в процессе развития *идиоадаптаций* и других более узких приспособлений, на базе к-рых могут формироваться новые А. Развитие А. и идиоадаптаций обусловлено одними и теми же эволюц. механизмами, они отличаются лишь по своему значению для организма в целом. Так, лёгкие для кистепёрых рыб (предков наземных позвоночных) были идиоадаптацией, позволявшей им существовать в водоёмах с пониж. содержанием растворённого в воде кислорода. Для их потомков (наземных позвоночных) совершенствование лёгочного дыхания стало А. По Северцову, в филогенезе происходит чередование редких и относительно быстро протекающих А. и более длит. периодов многочисл. идиоадаптаций. См. рис. при ст. *Прогресс*.

АРО́НИЯ (*Aronia*), род кустарников сем. розовых. Ок. 15 видов, в умеренном поясе Сев. Америки. Нек-рые виды возделываются как плодовые, в т. ч. А. черноплодная, или черноплодная рябина (*A. melanocarpa*). Плоды, богатые катехинами, антоцианами, флавоноидами, используются в пищ. и мед. пром-сти. Культура А. известна с кон. 17 — нач. 18 вв. Размножается семенами и вегетативно. В СССР в культуре появилась недавно, но получила широкое распространение в Европ. части и Сибири. Др. виды выращивают как декоративные.

АРО́ННИК (*Arum*), род многолетних трав сем. ароидных порядка аронниковых. Однодомные растения с шаровидным или яйцевидным клубнем. Ок. 15 видов, в Европе (гл. обр. Центральной и Южной) и Зап. Азии; в СССР — 6 видов, в лесах, преим. на Ю. Европ. части и на Кавказе, 1 вид — в Ср. Азии. В свежем виде все части А. ядовиты. Высушенные клубни А. пятнистого (*A. maculatum*) и др. видов, содержащие до 25% крахмала, пригодны в пищу.

АРО́ННИКОВЫЕ (Arales), порядок однодольных наземных, реже водных растений. По-видимому, имеют общее происхождение с пальмами и циклантовыми. Цветки мелкие, обоеполые или однополые, в початках. 2 сем. Сем. аронниковых, или ароидных (Araceae), — многолетние травы, лазящие кустарники или полукустарники, изредка древовидные формы и эпифиты. Ок. 110 родов, 2000 видов, гл. обр. в тропич. поясе; в СССР — 7 родов, в т. ч. аир, аронник, белокрыльник, симплокарпус и др.; 14 видов. Многие содержат млечный сок, часто ядовитый. Таро — пищ. культура. Виды родов монстера (*Monstera*), филодендрон (*Philodendron*) — оранжерейные и комнатные растения. Сем. рясковых (Lemnaceae) — водные, плавающие растения. Листья отсутствуют. Размножение вегетативное. Цветут редко. 6 родов, в т. ч. ряска, ок. 30 видов, распространены широко, в пресных водах. В СССР — 3 рода, 5 видов.

АРТЕ́МИЯ (*Artemia salina*), ракообразное отряда жаброногов. Дл. 0,8—1 см. Антеннулы нитевидные, антенны у самца превращены в хватательные органы и служат для удерживания самки при копуляции, яйцевой мешок один. В зависимости от солёности воды изменяется длина ветвей вилочки на конце брюшка (удлиняется при опреснении). Распространена в солёных озёрах и лужах зоны полупустынь, пустынь и мор. лиманах, способна жить в огромном диапазоне солёности — от 40 до 230‰. А. разводят в заводских масштабах и используют как корм для рыб.

АРТЕРИА́ЛЬНЫЕ ДУ́ГИ, дуги аорты (arcus aortae), кровеносные сосуды позвоночных животных, выходящие из брюшной аорты и впадающие в спинную аорту. У зародышей позвоночных закладывается обычно 6 пар А. д. (у круглоротых — до 15, у рыб — до 7). У рыб А. д. снабжают кровью жабры. У наземных позвоночных редуцируются 1-я, 2-я и, за исключением хвостатых земноводных, 5-я А. д. 3-я А. д. наз. сонной, т. к. от неё отходят сонные артерии, 4-я А. д.— системная, образует парную дугу аорты земноводных и пресмыкающихся, у птиц сохраняется только правая её половина, у млекопитающих — левая. 6-я А. д.— лёгочная, от неё отходят лёгочные артерии.

АРТЕ́РИИ (от греч. artēría — дыхательное горло, кровеносный сосуд), кровеносные сосуды, несущие обогащённую кислородом кровь от сердца к органам и тканям тела (лишь лёгочные и приносящие жаберные А. несут венозную кровь). Артериальная система включает лёгочные артерии (у рыб — приносящие и выносящие жаберные А.), аорту и разветвления А. до артериол. Отд. ветви одной А. или неск. соседних А. часто соединяются между собой, образуя анастомозы. А., не имеющие анастомозов, наз. концевыми. Стенки А. состоят из 3 слоёв. Наруж ная соединительнотканная оболочка (адвентиция) придаёт А. прочность и эластичность, что позволяет им выдерживать внутр. давление, расширяться и сжиматься; богата сосудами и нервами. Ср. слой состоит из эластических волокон и гладких мышечных клеток, сокращение или расслабление к-рых регулирует диаметр просвета А. и соответственно количество крови, поступающей к органу. Внутр. оболочка (интима) образована эндотелием и соединит. тканью, б. ч. содержит внутр. эластичную мембрану, придающую стенкам дополнит. прочность. У человека диам. разл. А. 0,4—2,5 см, толщина стенок 0,8—0,9 мм, общий объём крови в артериальной системе (в среднем) 950 мл. См. также *Кровеносная система, Кровообращение*.

АРТЕРИО́ЛЫ, мелкие конечные разветвления артерий, переходящие в капилляры. У человека диам. А. 16—30 мкм, толщина стенки 20 мкм.

АРТЕФА́КТ (от лат. artefactum — искусственно сделанное), процесс или образо-

вание, не свойственные организму в норме, а вызываемые самим методом исследования. А. обычно обусловлен методич. и технич. погрешностями или случайными факторами. Напр., при рентгенографич. исследовании на снимках появляются тени из-за дефектов плёнки, недостатков её обработки, хранения и т. п.; в ходе обработки гистологич. препаратов А. возникают при их фиксации, заливке, изготовлении срезов, окрашивании.

АРТИШО́К (*Cynara*), род многолетних травянистых растений сем. сложноцветных. Листья крупные; цветки трубчатые, в соцветии-корзинке с обвёрткой из многорядно-черепитчато расположенных листочков. Св. 10 видов, в Средиземноморье и на Канарских о-вах. В СССР только в культуре. А. колючий, или посевной (*C. scolymus*), широко возделывают в Юж. Европе, в СССР — гл. обр. в Краснодарском крае. В пищу используют мясистое цветоложе и сочные основания чешуй наружных рядов. У А. испанского, или кардона (*C. cardunculus*), родом из Средиземноморья, в пищу идут мясистые черешки прикорневых листьев. Оба вида — перекрёстноопыляющиеся растения, размножаются семенами и (в культуре) отводками.

АРТОКА́РПУС (*Artocarpus*), род растений сем. тутовых. Однодомные деревья с млечным соком. Невзрачные однополые цветки собраны в соцветия с мясистой осью, в ткань к-рой они погружены. После опыления пестичных цветков их околоцветники и прицветники, а также мясистая ось соцветия разрастаются и сливаются, образуя соплодие, в наруж. слое к-рого располагаются плоды (костянки). Ок. 50 видов, в тропиках Азии, Полинезии. Виды А. с крупными съедобными соплодиями наз. *хлебным деревом*.

АРТРОДИ́РЫ, членистошейные (Arthrodira, или Coccostei), подкласс вымерших рыб класса плакодерм. Известны из позднего силура — позднего девона всех материков. Дл. до 6 м. Форма тела и размеры разнообразны. Для А. характерен костный панцирь, покрывающий голову и переднюю часть туловища. У поздних А. туловищный панцирь был редуцирован до узкого плечевого пояса. Сочленение головного щита с туловищным подвижное или неподвижное. Челюсти в виде костных пластин с режущими краями и бивневидными выступами. Глаза по бокам головы. Грудные плавники под костными шипами. Преим. морские и пресноводные придонные хищники, 11 отрядов. Типичные представители А.— плоурдостеусы (*Plourdosteus*). Руководящие ископаемые девона.

Плоурдостеус (реконструкция).

АРХАЛЛА́КСИС (от греч. archḗ — начало и állaxis — изменение), эволюционное изменение органа на самых ранних стадиях его морфогенеза, приводящее к существ. перестройке всех последующих его стадий; одна из форм (модусов) *филэмбриогенезов*. Рекапитуляции при А. существенно нарушаются. По А. Н. Северцову (предложил термин «А.» в 1912), по пути А. осуществлялись эволюц. преобразования у предков змей, приведшие к значит. увеличению числа мезодермальных сегментов; волосяной покров млекопитающих, судя по характеру его морфогенеза, возник в эволюции их предков также посредством А. Ср. *Анаболия*, *Девиация*.

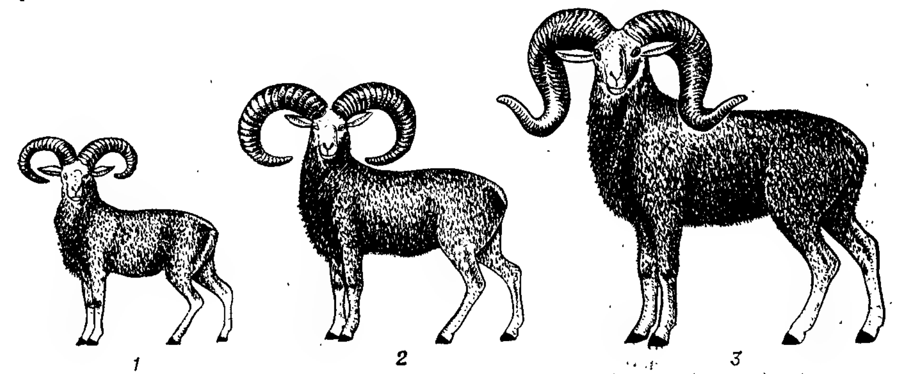
АРХА́НТРОПЫ (от греч. archáios — древний и ánthrōpos — человек), собирательное назв. ископаемых людей, рассматриваемых как древнейшие представители человеческого рода. В сов. антропологии термином «А.» обозначается также первая стадия эволюции человека, к-рая привела к возникновению *палеоантропов*. К А. относят *питекантропов*, *синантропов*, *атлантропов*, *гейдельбергского человека* и др. Костные остатки А. известны из раннего и среднего плейстоцена Азии, Африки и Европы (абс. возраст — от 1,9 млн. лет до 360 тыс. лет). Характеризовались мощным надглазничным валиком, низким, уплощённым сводом черепа, выступающим затылком и др. примитивными особенностями. Занимались охотой и собирательством. Ранние А. изготовляли грубые кам. орудия (шелльская культура), орудия поздних А. более совершенны (ашельская культура). Речевое общение находилось на начальной стадии развития. Форма социальной организации — «первобытное человеческое стадо». Всех А. объединяют в один вид — человек прямоходящий (*Homo erectus*).

АРХА́Р, горный баран (*Ovis ammon*), млекопитающее рода горных баранов. Дл. тела 110—200 см, высота в холке 65—125 см, масса от 25 до 230 кг. У самцов рога дл. 67—190 см, обхват у основания 22—50 см, масса до 30 кг. У самок иногда есть небольшие рога. На о-вах Средиземного м., в Передней, Ср., Центр., Сев.-Вост. и частично Сев. Азии. У А. велика географич. изменчивость — в СССР обитают до 10 его подвидов, различающихся общими размерами, величиной и формой рогов и др. признаками. Иногда вид А. разделяют на неск. видов: европейский муфлон (*O. musimon*), азиатский муфлон (*O. orientalis*) и др.; они имеют разные наборы хромосом (2n = 54, 56, 58), но их гибриды плодовиты. Иногда А. наз. только формы с 2n = 56 (у муфлонов 2n = 54, у уриалов 2n = 58). Численность сокращается, 7 подвидов в Красных книгах МСОП (1) и СССР (7). Муфлоны— родоначальники всех пород домашних овец (у них одинаковый с овцами набор хромосом). А. используются для гибридизации с породами овец (так выведены тонкорунные породы — горный меринос, архаромеринос).

АРХЕБАКТЕ́РИИ (от греч. archáios — древний и *бактерии*), группа микроорганизмов с прокариотной организацией клеток, резко отличающихся по ряду физиолого-биохимич. свойств от истинных бактерий (эубактерий). В состав липидов мембран А. входят эфиры глицерина и изопреноидного спирта (фитанола), не свойственные ни эубактериям, ни эукариотам. Клеточные стенки А. содержат не муреин, как у эубактерий, а кислые полисахариды, белки или псевдомуреин. РНК-полимераза состоит из 9—12 субъединиц (у эубактерий из 4—8). Для рибосом А. характерна бо́льшая кислотность входящих в их состав белков. В генетич. материале А. присутствуют многократно повторяющиеся нуклеотидные последовательности и интроны, характерные для хромосом и генов эукариот. А. существенно отличаются от других микроорганизмов (эукариот и прокариот) по составу и последовательности нуклеотидов в рибосомных и трансп. РНК. А. разнообразны по типу обмена веществ, физиологич. и экологич. особенностям: среди них встречаются аэробы и анаэробы, хемогетеротрофы и хемоавтотрофы, нейтрофилы и ацидофилы. Нек-рые А. (галобактерии) обладают особым типом фотосинтеза, при к-ром свет поглощается не хлорофиллом, а бактериородопсином. Только нек-рым А. свойствен энергетический процесс, в результате к-рого образуется метан. Описано более 40 видов А. (25 родов), относящихся к 5 разл. группам: метанобразующим, серуокисляющим термоацидофилам, серувосстанавливающим термофилам, галобактериям, термоплазмам. Нек-рые исследователи выделяют А. в самостоят. царство живых организмов — Archaebacteria, другие рассматривают А. на уровне отдела (Mendosicutes) и класса (Archaeobacteria) царства прокариот.

● Дуда В. И., Архебактерии — новое царство живых организмов, «Природа», 1984, № 2, с. 13—25; Archaebacteria. Proceedings of the 1-st International workshop on archaebacteria, Münich, ed. by O. Kandler, Stuttg.— N. Y., 1982.

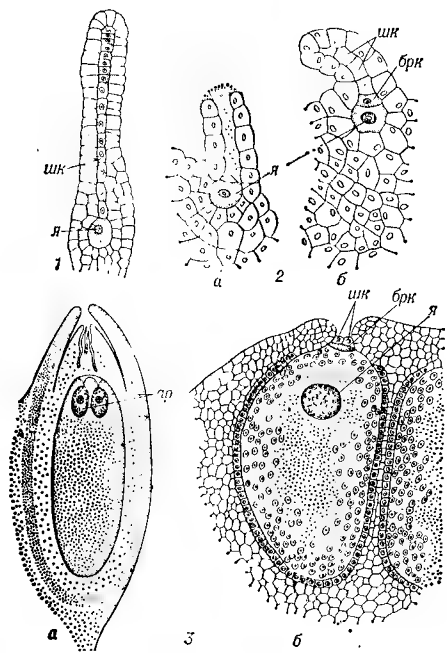
АРХЕГОНИА́ЛЬНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, архегониаты (Archegoniatae), растения, имеющие жен. половой орган в форме архегония. А. р. впервые были выделены в отд. тип И. Н. Горожанкиным (1876), включавшим в него в качестве подтипов голосеменные, мохообразные и папоротникообразные. А. р. противопоставлялись покрытосеменным (пестичным, Cynoeciatae), у к-рых жен. орган — пестик. Большинство ботаников выделяют эти группы растений в самостоят. отделы.



Географическая изменчивость общих размеров горного барана (архара): *1* — закавказский горный баран, или муфлон (*Ovis ammon gmelini*); *2* — туркменский горный баран, или устюртский муфлон (*O. a. cycloceros*); *3* — алтайский горный баран, или аргали (*O. a. ammon*); все — в Красной книге СССР.

● Мейер К. И., Практический курс морфологии архегониальных растений, 3-е изд., М., 1982.

АРХЕГО́НИЙ (от греч. arché — начало и goné — рождение, материнская утроба), женский половой орган мхов, плаунов, хвощей, папоротников и голосеменных, наз. архегониальными растениями. Наиболее типичен А. мхов. Он состоит из расширенного брюшка, в к-ром помещается яйцеклетка, и удлинённой шейки. Над яйцеклеткой находится брюшная



Архегонии: *1* — у мха антоцероса (*Anthoceros*); *2* — у папоротника щитовника мужского (*Dryopteris filix-mas*): *а* — зрелый вскрывшийся, *б* — молодой невскрывшийся; *3* — у ели (*Picea*): *а* — продольный разрез через семязачаток с 2 архегониями, *б* — зрелый архегоний; шк — шейковые клетки, брк — брюшная клетка, я — яйцеклетка, ар — архегоний.

канальцевая клетка. Внутри шейки расположен ряд шейковых канальцевых клеток. Наруж. клетки А. стерильны и образуют однослойную стенку (иногда у мхов стенка брюшка двуслойная). При созревании яйцеклетки брюшная и шейковые канальцевые клетки расплываются в слизь и А. вскрывается на верхушке. По каналу шейки, заполненному слизью, сперматозоиды проникают в брюшко и один из них сливается с яйцеклеткой, т. е. происходит оплодотворение. В эволюции высших растений происходило постепенное упрощение (редукция) А. У плаунов, хвощей, папоротников брюшко А. не имеет клеток стенки, а их функцию выполняет вегетативная ткань заростка (гаметофита), в к-рую погружён А. У хвойных А. состоит из крупной яйцеклетки, брюшной канальцевой клетки и из двух или большего числа клеток шейки, расположенных в один или неск. этажей (канальцевых клеток шейки нет). У цветковых растений А. отсутствует.

АРХЕ́Й, архейский эон (от греч. archáios — изначальный, древний и aiốn — век, эпоха), древнейший эон в геологически документированной истории Земли. Предшествует протерозою. Начало по абс. исчислению 3500 млн. лет, конец — 2600±100 млн. лет назад, длительность св. 900 млн. лет. Активная вулканич. деятельность. В Зап. Австралии (у фермы Норт-Пол) найдены остатки окремнелых микроорганизмов — первых прокариот, сферической, овальной, палочковидной и нитевидной формы и первые строматолиты — известковые и окаменелые продукты жизнедеятельности бактериально-водорослевых сообществ (возраст ок. 3,5 млрд. лет). Строматолиты и окаменелые микроорганизмы известны также из Юж. Африки (Свазиленд — возраст 3,1—3,4 млрд. лет, и Зимбабве — возраст 2,7—2,9 млрд. лет).

АРХЕО... (от греч. archáios — древний), часть сложных слов, соответствует по значению слову «древний», указывает на отношение к древности, напр. *археофиты*.

АРХЕОПТЕ́РИКС, археорнис, первоптица (*Archaeopteryx*), древнейший вымерший род птиц, выделяемый в подкласс ящерохвостых птиц (Saururae, или Archaeornithes). Единств. вид — *A. lithographica*, размером с сороку. Назв. дано по отд. перу, найденному в 1860 в сланцах верх. юры в Баварии (Германия), где затем (1861) был найден первый скелет. Сейчас известно 5 таких скелетов А., причём 2 были обнаружены недавно в музеях (Нидерланды и ФРГ), где хранились как скелеты птерозавра и динозавра. В строении А. сочетаются признаки пресмыкающихся (череп с 2 височными дугами, зубы — в альвеолах, небольшой мозг рептильного типа, имеются брюшные рёбра, позвонки амфицельные, длинный хвост состоит примерно из 20 позвонков, отсутствует роговой чехол клюва и др.) и птиц (тело покрыто перьями, маховые перья крыльев крупные, асимметричного строения, кости конечностей частично пневматизированы). Морфология А. подтверждает филогенетич. связи пресмыкающихся и птиц. На основе изучения А. разрабатывались представления о *мозаичной эволюции*. Большинство исследователей считает, что А.— прямой предок птиц, происшедший от тероподных динозавров или от древних бипедальных крокодилов, или от псевдозухий. Однако нек-рые исследователи полагают, что А.— боковая ветвь пресмыкающихся, показывающая возможный путь развития от них к птицам. Предполагают, что А. не был способен к свободному полёту, а мог только перепархивать с дерева на дерево; при передвижении на деревьях возможно использовал и пальцы крыла. Согласно другой точке зрения, А. вёл гл. обр. наземный бегающий образ жизни, а при надобности мог перелетать на короткие дистанции. Один из экземпляров А. (берлинский) был описан как особый род и

Отпечаток скелета археоптерикса (из Берлинского музея естественной истории).

Археоптерикс, внешний вид (реконструкция).

вид — археорнис (*Archaeornis siemensi*), однако чаще принято относить все находки А. к одному виду.

АРХЕОФИ́ТЫ (от *архео...* и *...фит*), виды растений, известные по археол. находкам в качестве сорных ещё с доисторич. времён. К их числу относятся, напр., куколь (*Agrostemma githago*), василёк синий (*Centaurea cyanus*), плевел опьяняющий (*Lolium temulentum*).

АРХЕО́ЦИА́ТЫ (Archaeocyatha), тип вымерших примитивных беспозвоночных. Хорошо известны из морей кембрия (обитали на глуб. до 100 м). Имели известковый, обычно кубкообразный или роговидно изогнутый пористый скелет (греч. kýathos — кубок, отсюда назв.) дл. в среднем 5—10 см (иногда до 1 м), диам. 1,5—3 см (изредка до 50 см). Известно св. 1000 видов; найдены во всех частях земного шара, в СССР — на Урале, в Ср. Азии, Казахстане, Сибири и на Д. Востоке. Одиночные, реже колониальные формы. Вели прикреплённый образ жизни. Руководящие ископаемые нижнекембрийских отложений.

АРХЕСПО́РИЙ (от греч. arché — начало и *спора*), образовательная ткань (меристема) в молодых, развивающихся спорангиях мхов, плаунов, хвощей, папоротников, а также в микроспорангиях (муж. А.) и в макроспорангиях (жен. А.) семенных растений, дальнейшие деления к-рой приводят к образованию спор. Первичный А. возникает на ранних стадиях развития спорангия. Последующими митотич. делениями клеток образуется спорогенная ткань, или материнские клетки спор (спороциты), к-рые непосредственно образуют споры в результате мейоза. У мхов, хвощей и др. т. н. споровых растений А. всегда многоклеточный, продуцирующий споры в большом кол-ве. У семенных растений А. может быть одно- и многоклеточным. Так, муж. А. у цветковых растений образуется на ранних фазах развития гнёзд пыльника (микроспорангиев) как субэпидермальная группа клеток (реже как одна клетка), в результате делений к-рых кнаружи отделяются париетальные (кроющие) клетки, а вовнутрь — спорогенные клетки, дающие начало микроспорам. Жен. А. у цветковых растений закладывается как одна, две, несколько или множество клеток в апикальной меристеме нуцеллуса семяпочки. Каждая клетка жен. А. либо даёт непосредственно начало макроспороциту, либо А. отделяют одну или неск. париетальных клеток, прежде чем дифференцируется макроспороцит. Эволюция жен. А. шла, вероятно, в осн. по пути уменьшения числа спорогенных клеток и числа клеточных делений, предшествующих выделению макроспороцита. Наиболее специализирован одноклеточный макроспороцит, к-рый встречается, напр., у зонтичных, сложноцветных, орхидных. Тип жен. А. имеет важное систематич. и филогенетич. значение.

АРХЕТИ́П (от греч. archétypon — прообраз), по идеалистич. представлениям, первичный тип (прототип) строения, лежащий в основе реально существующих форм организмов. Понятие А. выдвинуто Р. Оуэном (1846) на основании изучения им скелета позвоночных животных. Исторически оно связано с идеями о единстве плана строения организмов и о существовании прототипа растений (прарастение) и животных (праживотное), к-рые предлагал И. В. Гёте ещё в кон. 18 в. и наиболее полно развил Э. Жоффруа Сент-Илер (30-е гг. 19 в.). Концепция Оуэна, основанная на сопоставлении общих признаков, свойственных скелету разл. позвоночных, представляет собой обобщённую схему — идеальный тип скелета, в основе к-рого лежит многократно повторённый позвонок, реализованный не в одинаковой степени у вымерших и совр. организмов. Изучение реальных скелетов должно идти, по Оуэну, путём нахождения частей, гомологичных универсальному А. Исходя из этого Оуэн рассматривал как конечности, так и череп в качестве видоизменений одного или неск. позвонков. Само понятие *гомологии* было введено Оуэном и противопоставлено им *аналогии*. Однако эти понятия, как и А., были лишены у Оуэна эволюц. содержания. Представление об А. отразило натурфилос. направление идеалистич. морфологии 18 — нач. 19 вв., но вместе с тем стимулировало развитие сравнит. анатомии и морфологии животных. После утверждения в биологии дарвинизма термин «А.» иногда употребляли применительно к особенностям строения реально существовавших предковых форм.

● Канаев И. И., Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина, М.—Л., 1963.

АРХИКА́РП (от греч. archi- — старший, главный и karpós — плод), женский половой орган мн. аскомицетов. Состоит из двух частей: нижней, вздутой (аскогон), содержащей одну или неск. половых клеток или жен. ядра, и верхней, вытянутой, цилиндрической (трихогина), через к-рую в аскогон проникает содержимое антеридия. После оплодотворения из аскогона вырастают аскогенные гифы, на к-рых формируются аски. См. рис. при ст. *Аск*.

АРХИКО́РТЕКС (от греч. archi- — старший и лат. cortex — кора), архипаллиум, старая кора, филогенетически относительно ранняя часть коры головного мозга позвоночных; развивается в эволюции позднее древней коры — палеокортекса. У костистых рыб А. содержит обонят. нейроны, а начиная с земноводных преобразуется в гиппокамп. У пресмыкающихся А. уже сложно дифференцирован на области и поля. У высших млекопитающих А. полностью отделён от подкорковых ядер. Представительство в А. мн. афферентных систем, увеличивающееся в процессе эволюции число связей с неокортексом и подкорковыми структурами определили участие А. в реализации врождённых рефлексов, эмоционально мотивационной сферы и всех видов корковой деятельности. Часто функции А. и палеокортекса рассматривают в единстве и поэтому их наз. архипалеокортексом, к-рый ряд учёных относит к лимбической системе мозга.

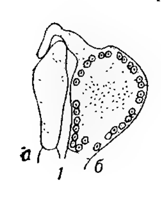
АРХОЗА́ВРЫ (Archosauria), подкласс пресмыкающихся. Известны с верх. перми. Череп с двумя височными и обычно предглазничным окнами. Зубы текодонтные. Таз трёхлучевого или четырёхлучевого типа, у анкилозавров лонная кость редуцирована. У мн. А. кожный панцирь. Наиболее обширная и многообразная группа пресмыкающихся, господствовавших на суше в мезозойскую эру. Отряды: текодонты, крокодилы, ящеротазовые динозавры, птицетазовые динозавры и птерозавры (летающие ящеры). А. — предки птиц.

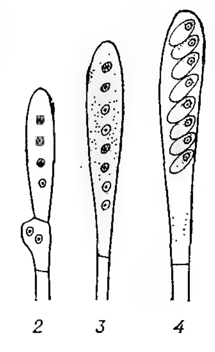
АРХОСТЕМА́ТЫ (Archostemata), подотряд жуков. Примитивная группа (по строению брюшка, жилкованию и складыванию крыльев), давшая начало другим подотрядам жуков. Были многочисленны с перми до юры, большинство семейств вымерло в юре и мелу. Сохранилось 2 сем. (Cupedidae и Micromalthidae) с немногими видами. В СССР 1 вид — *Cupes clathratus*, в Приморье.

● Пономаренко А. Г., Историческое развитие жесткокрылых — архостемат, М., 1969.

АСИММЕТРИ́ЧНЫЙ ЦВЕТО́К, встречается гораздо реже, чем актиноморфный и зигоморфный цветки. Различают ациклические, первично А. ц., свойственные нек-рым примитивным многоплодниковым, и циклические, вторично А. ц., встречающиеся у нек-рых высокоразвитых цветковых растений, как среди однодольных (канновые), так и двудольных (валериановые, нек-рые жимолостные и др.).

АСК (от греч. askós — мешок), сумка, орган полового спороношения аскомицетов. Мешковидная цилиндрич. булавовидная или шаровидная клетка, в к-рой развиваются аскоспоры. Стадия А.— конечная в процессе полового размножения (А. наз. также совершенной формой плодоношения в отличие от конидий — несовершенной формы). А. образуются или непосредственно из зиготы, или на развивающихся из зиготы аскогенных гифах. У большинства аскомицетов — внутри или на поверхности плодовых тел, у голосумчатых — непосредственно на мицелии или на почкующихся клетках (без образования плодового тела). Строение А.— важный признак в классификации аскомицетов.

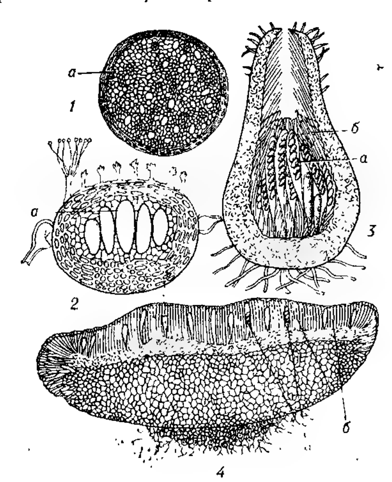




Половой процесс и развитие асков у аскомицетов: *1* — антеридий (*а*) и архикарп (*б*); *2* — молодой аск после мейоза; *3* — молодой аск с 8 гаплоидными ядрами; *4* — зрелый аск с аскоспорами.

АСКАРИ́ДЫ (Ascaridae), семейство нематод. Паразиты кишечника позвоночных. 9 родов. Распространены широко. Типичный род *Ascaris* включает 18 видов. В СССР — 8 видов. Обычны человеческая А. (*A. lumbricoides*), дл. самки 25—40 см, самца — 15—25 см, и свиная А. (*A. suum*). Яйца с пищей или водой попадают в кишечник хозяина, где из них выходят личинки, к-рые проникают в кровеносное русло и с током крови переносятся в лёгкие, затем в глотку, проглатываются и вновь попадают в кишечник, где достигают половозрелости. Через 2—2,5 мес самки начинают откладывать яйца, к-рые выводятся во внеш. среду с испражнениями хозяина. А. вызывают опасное заболевание — аскаридоз.

АСКОМИЦЕ́ТЫ, сумчатые грибы (Ascomycetes), класс грибов. Таллом представлен хорошо развитым многоклеточным мицелием, у нек-рых в виде одиночных почкующихся или делящихся клеток. Размножение половое (сумчатая стадия), бесполое (конидии) и вегетативное. В результате полового процесса, различно протекающего у разных А., возникают аски, или сумки (отсюда назв.). У мн. А. аски развиваются не всегда, и размножение осуществляется в осн. конидиями (пиреномицеты и др.). Конидиальные, или несовершенные, стадии часто выделяют как самостоят. виды (т. н. несовершенные грибы). Класс А. делят на 3 подкласса: голосумчатые грибы, или низшие А. (аски образуются непосредственно на мицелии), эуаскомицеты (аски в плодовых телах — клейстотециях, перитециях, апотециях) и локулоаскомицеты (аски образуются на аскостромах в спец. углублениях — локулах); ок. 30 000 видов. Распространены широко. Большинство сапротрофы, обитающие в почве, на субстратах органич. происхождения, на пищ. продуктах (вызывают их порчу). К А. относятся почти все грибы, входящие в состав лишайников. В конидиальной стадии мн. А. паразитируют на растениях, животных, разрушают целлюлозу и разл. пром. изделия. Используются в микробиол. пром-сти как продуценты ферментов, антибиотиков и др. Сморчок, строчок, трюфель и др. — съедобные. См. также рис. при ст. *Аск*.



Плодовые тела эуаскомицетов: *1*, *2* — клейстотеции; *3* — перитеций; *4* — апотеций (*а* — сумка, *б* — парафизы).

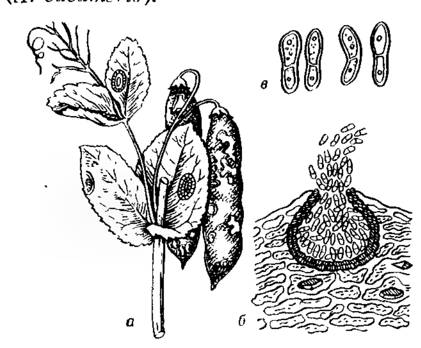
АСКОРБИ́НОВАЯ КИСЛОТА́, витамин C, производное L-гулоновой кислоты. Водорастворима. Синтезируется растениями (особенно богаты А. к. свежие овощи и фрукты) и большинством животных (исключение составляют приматы, мор. свинки и нек-рые др., в организме к-рых, также как у человека, отсутствуют ферменты, необходимые для синтеза А. к.). Осн. источник синтеза А. к. у растений — галактоза, у жи-

$$HOCH_2-\underset{H}{\overset{OH}{C}}-\overset{H}{C}-\overset{OH}{C}=\overset{OH}{C}-C=O \quad (\text{кольцо } C—O—C)$$

вотных — глюкоза. А. к. участвует в реакциях гидроксилирования, напр. в превращении пролина в оксипролин при биосинтезе коллагена. А. к. влияет на разнообразные функции: стимулирует внутр. секрецию, способствует нормальному развитию организма, повышает сопротивляемость к неблагоприятным воздействиям внеш. среды, способствует регенерации. Недостаток А. к. приводит к цинге (скорбуту). Суточная потребность взрослого человека в А. к. 50—100 мг, детей — 30—70 мг. Применяют в медицине.

АСКОСПО́РЫ (от *аск* и *спора*), споры полового размножения аскомицетов. Разнообразны по форме (эллипсовидные, овальные, шаровидные, нитевидные, веретеновидные), размерам (5—50 мкм) и окраске; одно-, дву- и многоклеточные. В оболочках А. могут быть ростковые поры или щели (систематич. признак). Образуются эндогенно в аске (от одной до 128 и более, обычно 8) на базе ядер, сформировавшихся в результате мейотич. деления диплоидного ядра в зачатке аска. Прорастая, А. дают начало гаплоидной конидиальной фазе гриба. См. рис. при ст. *Аск*.

АСКОХИ́ТА (*Ascochyta*), род сферопсидальных грибов. Спороношения в виде отдельных темноокрашенных, погружённых в ткани растения пикнид, диам. от 80 до 300 мкм. Конидиеносцы бесцветные, короткие. Конидии бесцветные, двуклеточные. Св. 500 видов, вызывающих пятнистости листьев (аскохитозы). Наиболее известны А. гороховая (*A. pisi*), А. льняная (*A. linicola*), А. тыквенная (*A. cucumeris*).



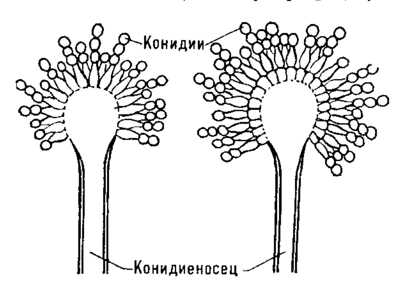
Аскохита гороха: *а* — поражённые лист и бобы гороха; *б* — разрез пикниды; *в* — пикноспоры.

АСПАРАГИ́Н (сокр. Асн, Asn), заменимая аминокислота. В составе белков (богаты А. белки семян) и в свободном состоянии содержится в жидкостях и тканях растений и животных. Наряду с глутамином А.— растворимое NH_2-содержащее резервное соединение для биосинтеза белков у мн. растений. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

АСПАРАГИ́НОВАЯ КИСЛОТА́ (сокр. Асп, Asp), заменимая аминокислота. Входит в состав белков (кроме протаминов). Играет важную роль в реакциях цикла мочевины и переаминирования, участвует в биосинтезе пуринов и пиримидинов, предшественник в биосинтезе незаменимых аминокислот метионина, треонина и лизина у растений и микроорганизмов. Декарбоксилированием А. к. могут получаться α- и β-аланины. А. к. служит предшественником и первой ступенью распада аспарагина в обмене веществ. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

АСПЕ́КТ (от лат. aspectus — вид) в ф и т о ц е н о л о г и и, внешний облик раст. сообщества, к-рый может меняться на протяжении вегетац. сезона в соответствии с изменениями условий произрастания и со сменой фенофаз преобладающих в нём растений. А. могут быть постоянными (напр., в хвойном лесу, где вид сообщества почти не меняется) и временными. Наиболее чётко смена А. выражена в луговой степи (до 12 смен за сезон). Последовательность смен А., как правило, повторяется из года в год, выраженность А. может изменяться по годам в зависимости от особенностей метеорологич. и др. условий года.

АСПЕРГИ́ЛЛ (*Aspergillus*), род несовершенных грибов класса гифомицетов. В цикле развития преобладает конидиальная стадия (виды, имеющие сумчатые стадии, относят к роду *Eurotium*, чем объясняется отсутствие единого мнения о числе видов А.). Сапротрофы, реже



Конидиеносцы аспергилла.

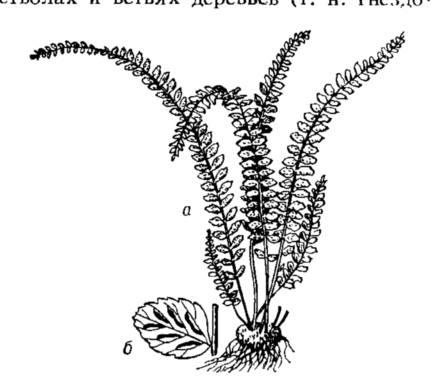
паразиты. Широко распространены. Обычны в почве, где активно разрушают органич. остатки. Мн. А. образуют плесени (зелёные, чёрные) на пищ. продуктах, вызывают разрушение пром. изделий (ткани, кожи, пластмассы), ускоряют коррозию металлов. *A. fumigatus* вызывают заболевания (аспергиллёзы) животных и человека. *A. flavus*, развивающийся на плодах арахиса и разл. кормах, образует *афлатоксин*. А. используют в микробиол. пром-сти как продуценты антибиотиков, ферментов, органич. к-т.

А́СПИДОВЫЕ, а с п и д ы (Elapidae), семейство ядовитых змей. Тело стройное, дл. до 5,5 м. Окраска разнообразная. Голова у большинства не отграничена от туловища, покрыта крупными симметричными щитками (скуловой щиток отсутствует). В передней части верхнечелюстных костей — парные (крупнее остальных) ядопроводящие зубы. Зрачок круглый. Яд нервно паралитич. действия. 41—43 рода, 181 вид, в Австралии, Африке, Юж. Азии, Юж. и Центр. Америке; в СССР 1 вид — среднеазиатская кобра. Преим. наземные и древесные формы. Наиболее известны кобры, мамбы, ехидны. 2 вида в Красной книге МСОП, 1 вид в Красной книге СССР.

АСПИДОГАСТРЕ́И (Aspidogastraea), класс плоских червей, включающий небольшое число видов. Дл. 1—10 мм. Ротовое отверстие на переднем конце тела. Органы прикрепления представлены ротовой воронкой и т. н. диском Бэра, к-рый занимает почти всю брюшную поверхность и обычно несёт 3—4 ряда (50—70) присасыват. ямок. Краевые органы диска выделяют слизь, облегчающую прикрепление и передвижение паразита. Кишечник простой, мешковидный, выделит. система протонефридиального типа. А.— гермафродиты. Паразитируют в моллюсках, рыбах и пресмыкающихся (черепахи). Жизненный цикл без чередования поколений, но иногда со сменой хозяев, при этом первый промежуточный хозяин всегда моллюск, а окончательный — позвоночное животное.

АСПИЦИ́ЛИЯ (*Aspicilia*), род лишайников. Таллом в виде толстой корочки (изредка листоватый) или округло-угловатых комочков, не прикреплённых к субстрату (т. н. кочующие лишайники). Плодовые тела (апотеции) обычно погружены в таллом. Ок. 115 видов, распространены широко, гл. обр. в пустынях и полупустынях; в СССР — ок. 110 видов, преим. в пустынях, горах, степях, а также в Арктике. В Крыму, на юго-востоке Европ. части, в Закавказье, Ср. Азии, Казахстане обычна А. съедобная, или лишайниковая манна (*A. esculenta*), представляющая серые или бурые комочки диам. 1—4 см, свободно лежащие на почве; переносится ветром. Содержит до 65% щавелевокислого кальция, а также маннит; идёт на корм овцам. В древности употреблялась в пищу в голодные годы, что, по-видимому, дало повод к возникновению библейской легенды о т. н. манне небесной. Эндемик Ср. Азии А. Окснера (*A. oxneriana*) - в Красной книге СССР.

АСПЛЕ́НИУМ, к о с т е н е ц (*Asplenium*), род папоротников сем. асплениевых (Aspleniaceae). Травянистые наземные, наскальные или эпифитные невысокие растения, с перистыми или вильчатыми листьями и короткими вертикальными или ползучими корневищами; в тропиках — часто крупные, с перистыми или цельными листьями дл. до 2 м и толстыми корневищами с массой спутанных корней, образуют иногда подобие гнёзд на стволах и ветвях деревьев (т. н. гнездовые эпифиты). Сорусы линейные, вдоль боковых жилок ниж. поверхности листа, закрыты плёнчатым линейным индузием. Мн. виды образуют на листьях выводковые почки, служащие для вегетатив. размножения. Ок. 700 видов, по всему земному шару, гл. обр. в тропиках; в СССР — 23 вида. Широко распространены А. постенный (*A. rutamuraria*) и А. волосовидный (*A. trichomanes*); растут на известняковых скалах. Нек-рые виды выращиваются как декор. растения.



Асплениум волосовидный: *а* - общий вид; *б* - сегмент с сорусами.

АССЕКТА́ТОРЫ (от лат. assectator — постоянный спутник), виды растений, входящие в состав фитоценозов, но оказывающие малое влияние на создание фитосреды внутри него. Ср. *Эдификаторы*. См. также *Фитоценотипы*.

АССИМИЛЯ́ТЫ, ф о т о с и н т а т ы, стабильные органич. соединения, конечные продукты фотосинтетич. фиксации и восстановления углекислоты в растении.

В отличие от промежуточных продуктов фотосинтеза, А. не участвуют в реакциях цикла Калвина и могут накапливаться в фотосинтезирующих тканях. Наиболее распространённые А.: углеводы (глюкоза, фруктоза, сахароза, крахмал), а также шестиатомные спирты (сорбит, маннит) и нек-рые органич. к-ты и аминокислоты. А. частично потребляются в процессах биосинтеза самих фотосинтезирующих органов, но в осн. транспортируются в растущие и запасающие органы.

АССОЦИАТИ́ВНАЯ КОРА́ (от позднелат. associatio — соединение), филогенетически наиболее молодая часть новой коры головного мозга (неокортекса) позвоночных, включающая фронтальную и теменную доли. Впервые в эволюции возникает у насекомоядных и особенно интенсивно развивается у приматов, в т. ч. человека. Вместе с соответств. ядрами таламуса образует ассоциативные таламокортикальные системы. Осн. физиол. функция А. к. — соединение (конвергенция) и интеграция различных по модальности сенсорных влияний. Предполагают, что таламопариетальная система участвует в процессах первичного синтеза информации от разл. органов чувств, а таламофронтальная — в процессах формирования программы целенаправленного поведения.

АССОЦИА́ЦИЯ растительная, основная единица классификации растит. покрова, представляющая собой совокупность однородных фитоценозов со сходными структурой, видовым составом и взаимоотношениями как между растениями, так и между ними и средой. Свойства каждой А. тесно связаны с историей её возникновения, условиями среды, гетеротрофными компонентами соответствующих биоценозов, а во мн. случаях и воздействием человека.

АССОЦИА́ЦИЯ микроорганизмов, сообщество микроорганизмов, постоянно встречающихся вместе и (или) развивающихся взаимообусловленно. В основе формирования А. лежат: последовательность разложения субстрата разл. микроорганизмами (метабиотич. А.); обмен между ними факторами роста, напр. витаминами (протокооперация); удаление токсич. продуктов обмена (аменсализм); обмен энергетич. субстратом (синтрофные А.). А. микроорганизмов могут переходить в морфологически оформленные сообщества совместно развивающихся бактерий, напр. сульфатредуцирующих и зелёных фототрофных бактерий. В широком смысле А. у микроорганизмов — постоянно встречающееся вместе в определ. субстрате микробное население, физиол. взаимосвязь компонентов к-рого не всегда бывает ясной, напр. А. микроорганизмов луговой, подзолистой и др. почв.

● Печуркин Н. С., Популяционная микробиология, Новосиб., 1978.

АСТЕ́РИАСЫ (*Asterias*), род пятилучевых морских звёзд отр. педицелляриевых звёзд (Forcipulatida). Расстояние между противоположными концами лучей 10—40 см. Ок. 10 видов, на литорали и в сублиторали морей Сев. полушария. В сев. морях СССР распространена *A. rubens*, в дальневосточных — 5 видов, наиболее обычна *A. amurensis*. Яйца вымётывают в воду. Хищники-бентофаги. Нападая на добычу, выворачивают наружу желудок, обволакивают им жертву и переваривают её вне тела. Уничтожают мн. промысловых моллюсков (устриц, мидий, гребешков и др.). А. — немногие из иглокожих, способные выдерживать значит. опреснение, напр. *A. rubens* в Балтийском м. живёт при солёности до 15‰, иногда до 8‰.

АСТЕРОЗО́И (Asterozoa), подтип иглокожих. Радиально-симметричные, свободноживущие мор. животные звездообразной формы, с обособленными снаружи радиусами. Рот на ниж. стороне тела. Все А. — бентосные животные. 3 класса: морские звёзды, офиуры и ископаемые сомастероидеи (Somasteroidea).

АСТОГЕНИ́Я (от греч. astós — горожанин и -géneia — возникновение, рождение), развитие колонии путём *почкования*, напр. у колониальных гидроидов.

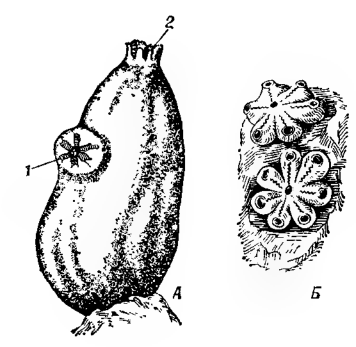
А́СТРА (*Aster*), род преим. многолетних растений сем. сложноцветных. Св. 250 видов (по др. данным, св. 500), гл. обр. в Сев. Америке, реже в Юж. Америке, Африке и Евразии; в СССР — ок. 30 видов, многие из них — декор. растения. В цветоводстве однолетней А. наз. также каллистефус китайский (*Callistephus chinensis*) из того же сем.; растение с крупным одиночным соцветием-корзинкой, дико растёт в Китае и Японии. Неск. тысяч сортов этого вида используются в цветоводстве. См. рис. 16 в табл. 19.

АСТРАГА́Л (*Astragalus*), род растений сем. бобовых. Многолетние (редко однолетние) травы и полукустарники, реже кустарнички и небольшие (выс. 1—2 м) кустарники. Листья перистосложные, иногда оканчивающиеся остриём. Цветки в кистях, головчатых соцветиях или пазушных пучках. Опыление пчёлами, бабочками, у нек-рых североамер. видов — колибри, иногда самоопыление. Боб обычно вскрывающийся. Ок. 2000 видов, в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария, преим. в засушливых областях; в СССР — св. 1000 видов, гл. обр. в Ср. Азии и на Кавказе, растут б. ч. по сухим каменистым горным склонам и плато. Колючие кустарники из подрода трагаканта (*Tragacantha*), т. н. трагакантовые А., содержат в древесине камедь гуммитрагакант, к-рую используют в разл. отраслях пром-сти. Осн. центры сбора гуммитрагаканта — Турция и Иран. В СССР его получают гл. обр. из произрастающих в Копетдаге А. плотнейшего (*A. densissimus*) и А. войлочноветвистого (*A. piletocladus*). Мн. А. — кормовые и лекарств. растения. 10 видов в Красной книге СССР. См. рис. 17 в табл. 20.

АСТРОГЛИ́Я (от греч. ástron — звезда и glía — клей), нервная ткань, форма макроглии. Клетки А., астроциты, имеют многочисленные тонкие, радиально расходящиеся от тела отростки. Выделяют протоплазматич. и волокнистые астроциты с преимущественной локализацией соответственно в сером и белом веществе мозга. Густая сеть из переплетающихся отростков астроцитов заполняет пространство между телами и отростками нейронов и образует опорный аппарат мозга. По ходу кровеносных сосудов и на поверхности мозга отростки этих клеток формируют разграничит. структуры — компонент гематоэнцефалич. барьера. Кроме того, А. регулирует водно солевой обмен нервной ткани. См. рис. при ст. *Нейроглия*.

АСФОДЕЛИ́НА (*Asphodeline*), род растений сем. асфоделовых порядка лилейных (часто относят к сем. лилейных). Травы, б. ч. многолетние, с олиственным стеблем. Цветки белые или жёлтые, в густых кистях. Ок. 20 видов, преим. в Средиземноморье; в СССР — 6 видов, в Крыму и на Кавказе. А. жёлтая (*A. lutea*) давно культивируется как декор. растение. А. тонкая (*A. tenuior*) — в Красной книге СССР.

АСЦИ́ДИИ (Ascidiae), класс оболочников. Дл. от 0,1 мм до 30 см. Тело мешковидное, одето мощной туникой; ниж. концом прикреплено ко дну, на верхнем — сближенные отверстия — ротовое и клоакальное (сифон). Глотка с многочисл. жаберными щелями, открывающимися в околожаберную полость, к-рая сообщается с наружной средой сифоном. В околожаберную полость открываются также половые протоки, а в клоаку — задняя кишка. Маленький спинной нервный ганглий связан с нейральной железой (гомолог гипофиза позвоночных), открывающейся в глотку. Вторичная полость тела представлена перикардом и эпикардами (парой клеточных трубок, вырастающих от стенки глотки). Размножение половое и бесполое, нередко приводящее к образованию колоний т. н. сложных А., отд. особи к-рых обычно погружены в общую тунику. Имеется стадия свободноплавающей личинки. Неск. отр., ок. 100 родов, ок. 2000 видов. Распространены во всех морях.

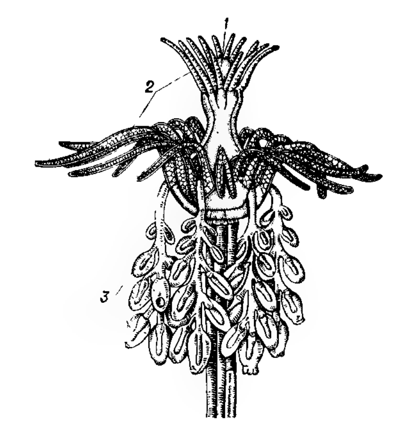


А — асцидия *Ascidia mentula* (*1* — ротовое отверстие, *2* — клоакальное отверстие); *Б* — колонии *Botryllus violaceus* на камне.

АТАВИ́ЗМ (от лат. atavus — предок), появление у отдельных организмов данного вида признаков, к-рые существовали у отдалённых предков, но были утрачены в процессе эволюции. Примеры А.: трёхпалость у совр. лошадей, развитие дополнит. пар млечных желёз (полимастия), хвоста, волосяного покрова на всём теле (гипертрихоз) у человека. Возникновение А. в онтогенезе особи объясняется тем, что гены (и морфогенетич. системы), ответственные за данный признак, сохраняются в эволюции данного вида, но их действие при нормальном развитии блокируется др. генами (репрессорами). Через много поколений в онтогенезе отд. особей по разл. причинам блокирующее действие может быть снято и признак проявляется вновь. Иногда А. возникает при регенерации утраченных особью органов. А. может наблюдаться также при ретардации — задержке онтогенетич. развития к.-л. признака на ранних стадиях. В отличие от атавистич. структур *рудименты* присутствуют у всех особей вида.

АТАКТОСТЕ́ЛА (от греч. átaktos — беспорядочный и *стела*), один из типов центрального цилиндра (стелы) стебля растений; состоит из множества проводящих пучков (входящих в стебель из листьев), к-рые распределены по поперечному сечению стебля. А. лишена камбия. Характерна для однодольных растений, но встречается и у двудольных. См. рис. при ст. *Стелярная теория*.

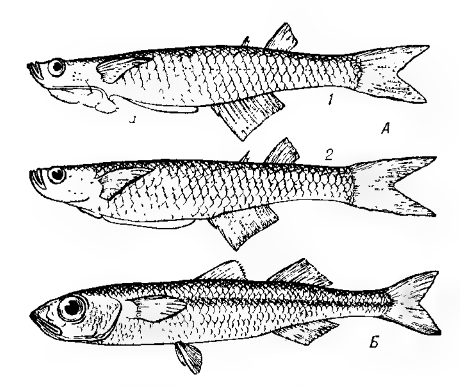
АТЕКА́ТЫ, антомедузы (Athecata), подотряд мор. книдарий отр. лептолид (по др. системе, отр. гидроидных). Кустистые или древовидные колонии А. образуют густые заросли на дне, водорослях, ракушках, сваях и т. п. Отд. гидранты колонии не имеют защитного хитинового чехлика гидротеки; очень мелкие (обычно не более 1 мм), нек-рые (род *Tubularia*) достигают значит. величины — от неск. см до 70 см, *Branchioceriantus*



Tubularia larynx (отдельный гидрант с гонофорами): *1* — ротовой конус; *2* — венчики щупалец; *3* — мешки с половыми клетками (гонофоры).

imperator — до 2,3 м. Медузы мелкие (диам. зонтика обычно от 5 мм до 3 см). Полипы размножаются только почкованием. Медузы раздельнополы, половые железы образуются в эктодерме ротового хобота. Ок. 200 видов; в СССР — ок. 50 видов.

АТЕРИНООБРА́ЗНЫЕ (Atheriniformes), отряд костистых рыб. Дл. 4—50 см. Известны с эоцена. Родственны карпозубообразным и сарганообразным. 5—7 лучей жаберной перепонки. Закрытопузырные. Носовые отверстия парные. Спинных плавников обычно 2, первый — из гибких, неветвящихся лучей, брюшные плавники с 6 лучами. Чешуя крупная, циклоидная, редко ктеноидная. Боковая линия развита слабо. 5 сем., в т. ч. фаллостетовые (Phallostethidae) и неостетовые (Neostethidae), ок. 40 родов и 180 видов, в пресных, солоноватых и морских, преим. тропич. и субтропич., водах. У живородящих А. — подотр. фаллостетовидных (Phallostethoidei) анальное и половое отверстия, а также совокупит. орган



Представители атеринообразных: *А* — неостет (*Neostethus amaricola*): *1* — самец (*а* — приапий), *2* — самка; *Б* — южноевропейская атерина (*Atherina boyeri*).

(приапий) расположены на горле. Наиболее обширное сем. атериновых (Atherinidae) включает ок. 30 родов и 140 видов. Откладывают крупную икру на дно и водоросли. Калифорнийская атеринагрунион (*Leuresthes tenuis*) зарывает её в песок у уреза воды во время высокого (сизигийного) прилива; в следующий сизигий из икры выходят личинки. В СССР — 2 вида, в Чёрном и Азовском морях, в т. ч. южноевропейская атерина (*Atherina boyeri*), подвид к-рой (*A. b. caspia*) обитает в Каспийском м. и озёрах Узбоя; случайно вселён также в Аральское м.; мелкие (дл. до 10 см) рыбы. Эвригалинны, в Сиваше размножаются при солёности от 7 до 36‰ и более. Питаются зоопланктоном. Нек-рые А. — объект промысла и аквариумного разведения.

АТЛА́НТ, атлас [по имени титана Атланта (Átlas), согласно греч. мифологии, поддерживающего на своих плечах небесный свод], первый шейный позвонок наземных позвоночных, сочленяющийся с черепом. У земноводных имеет типичное строение позвонка, у амниот приобретает форму кольца. Осн. часть тела А. (плевроцентр) включена в состав эпистрофея. Атланто-затылочный сустав позволяет производить движения в осн. в вертикальных плоскостях.

АТЛА́НТРОПЫ [от греч. Átlas, род. падеж Átlantos — Атлас (горная страна в Африке) и ánthrōpos — человек], ископаемые люди, представители *архантропов*. Известны по трём ниж. челюстям и теменной кости, обнаруженным в 1954—1955 в ср. плейстоцене Сев. Африки (Алжир). Абс. возраст — ок. 360 тыс. лет. Вместе с костными остатками А. найдены кам. орудия ашельской культуры раннего палеолита и кости слона, жирафа, махайрода и др. животных. По морфологич. особенностям зубов и челюстей А. близки к питекантропам и синантропам.

АТРЕЗИ́Я (от греч. а — отрицат. частица и trēsis — отверстие), полное отсутствие просвета или естеств. отверстия в органе, имеющем трубчатое строение (напр., в аорте, пищеводе и др.). При нек-рых врождённых А. новорождённые нежизнеспособны.

А. фолликулов — обратное развитие фолликула в яичнике млекопитающих. Наиболее интенсивно А. происходит в период наступления половой зрелости и при беременности.

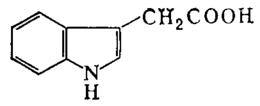
АТРОПИ́Н, алкалоид, содержащийся в растениях сем. паслёновых (красавке, белене, дурмане и др.). При введении в животный организм А. действует как антагонист ацетилхолина: расслабляет гладкую мускулатуру и уменьшает секрецию желёз. Сульфат А. — холинолитич. средство (блокирует холинорецепторы и препятствует развитию реакций, вызываемых обычно ацетилхолином). Применяется в эксперим. нейрофизиологии, а также в медицине.

АТРОФИ́Я (от греч. atrophéo — голодаю, чахну), прижизненное уменьшение органа или ткани животного организма, сопровождающееся нарушением или прекращением функции. Физиологич. А., или возрастная инволюция, связана с возрастными изменениями в организме (А. вилочковой железы у человека в период полового созревания, А. половых желёз в старости и т. п.). Патологич. А. наступает при разл. заболеваниях.

АТТРАКТА́НТЫ (от лат. attraho — притягиваю к себе), природные и синтетич. вещества, к-рые привлекают животных, воздействуя на их хеморецепторы. А. одноклеточных — вещества, вызывающие положит. хемотаксис. Напр., сахара и аминокислоты привлекают разл. подвижных бактерий, циклич. АМФ — природный А. одного из видов миксомицетов. Диапазон действия А. — от неск. мм до неск. км. Лучше всего изучены А. насекомых, подразделяемые на 3 осн. группы: А., привлекающие особей др. пола (половые А.); А., привлекающие к объектам питания (пищ. А.); А., привлекающие к субстрату для откладки яиц. Так, летучие вещества коры деревьев привлекают жуков-короедов, углекислый газ, выделяемый теплокровными животными, — кровососущих насекомых. Природные половые А. (половые *феромоны*) нередко эффективны в чрезвычайно малых концентрациях: половой А. самки тутового шелкопряда привлекает самца при концентрации $3 \cdot 10^{-19}$ г вещества в 1 $см^3$ воздуха.

А. используют как приманки в ловушках, для уничтожения насекомых-вредителей и определения степени заражённости посевов, а также для борьбы с грызунами и при охоте на пушных зверей. Ср. *Репелленты*.

АУКСИ́НЫ, гормоны растений, производные индола. Образуются в апикальных меристемах и стимулируют клеточное растяжение. Один из наиболее распространённых А. — β-индолил 3-уксусная к-та (ИУК), или гетероауксин, биохимич. предшественником к-рого является триптофан. А. стимулируют рост отрезков колеоптилей, стеблей, листьев и корней, вызывают их изгибы, а также усиливают



Индолил-3-уксусная кислота.

образование корней у черенков. Механизм действия А. на рост клетки связывают с активацией работы H^+-выкачивающего насоса в плазмалемме. Происходящее при этом подкисление клеточной стенки приводит к разрывам в структуре её целлюлозных и пектиновых полимеров и к её размягчению. Это облегчает растяжение растущей клетки под действием тургорного давления. А. усиливают также размножение клеток в каллусных культурах и при образовании придаточных корней у черенков. В сочетании с цитокининами А. стимулируют дифференциацию клеток и индуцируют заложение корней в культуре тканей. А. и их синтетич. аналоги применяют в с. х-ве как стимуляторы корнеобразования у черенков (ИУК и индолилмасляная к-та), как фактор предуборочного опадения плодов (калиевая соль нафтилуксусной к-ты), а в высоких дозах — как гербициды (2,4-дихлорфеноксиуксусная к-та и её производные).

АУКСОСПО́РА (от греч. áuxo — выращиваю, увеличиваю и *спора*), спора с тонкой эластичной оболочкой у диатомовых водорослей, образующаяся в результате полового процесса; без периода покоя вырастает в крупную клетку, покрывающуюся панцирем.

АУКСОТРО́ФЫ (от греч. áuxo — выращиваю, увеличиваю и ...*троф*), организмы (чаще микроорганизмы), утратившие способность к самостоят. синтезу к.-л. метаболита (аминокислоты, витамина, азотистого основания и т. д.) в результате мутации и потери способности к об-

разованию определённого фермента. А. могут расти только на средах, в к-рые этот метаболит добавлен. Организм дикого типа, способный развиваться в той же среде без добавления питат. веществ, наз. прототрофом. А. широко используются в генетич. и др. биол. исследованиях.

АУКУБА, золотое дерево (*Aucuba*), род растений сем. аукубовых (иногда относят к сем. кизиловых) порядка кизиловых. Вечнозелёные деревья или кустарники выс. до 5 м, с дихотомич. ветвлением. Цветки пурпуровые, однополые (растения двудомные), в верхушечной метёлке. Плоды ягодовидные, б. ч. красные. 6 видов, в Вост. Гималаях, Бирме, Китае, Корее и Японии. В СССР интродуцирован 1 вид — А. японская (*A. japonica*) — кустарник с кожистыми, мясистыми, сверху блестящими, б. ч. с жёлто- или белопятнистыми листьями; растёт в горах Японии и Юж. Кореи, в зарослях вечнозелёных кустарников. Разводят в комнатах, оранжереях, на Черномор. побережье Крыма и Кавказа в открытом грунте. Размножаются семенами и черенками.

АУРЕЛИИ (*Aurelia*), род дискомедуз. Зонтик медузы прозрачный, желтоватый, малиновый или сиреневый, до 40 см в диам. По краю зонтика — многочисл. мелкие щупальца и 8 статоцистов. Рот окаймлён крестообразно расходящимися лопастями. Просвечивают 4 подковообразные лиловые или коричневатые половые железы. Медузоидное поколение чередуется с полипоидным. 7 видов. В СССР в Чёрном, Балтийском, Баренцевом и Белом морях обычна *A. aurita*, в дальневост. морях кроме неё встречается также *A. limbata*.

АУРИКУЛЯРИЯ (от лат. auricula — ушко, ушная раковина), свободноплавающая личинка голотурий. Спинная сторона выпуклая, брюшная — седловидно вдавленная (сбоку А. внешне напоминает ухо). Развивается из *диплеурулы*. По мере развития А. околоротовое ресничное кольцо распадается на 5 поясков ресничек и личинка превращается в долиолярию, или бочонковидную личинку, иногда наз. куколкой. Последняя через нек-рое время ложится на дно, теряет реснички и превращается в молодую голотурию. См. рис. 30 в табл. при ст. *Личинка*.

АУТБРИДИНГ (от англ. out — вне и breeding — разведение), скрещивание или система скрещиваний неродств. форм одного вида. «Неродственность» подразумевает отсутствие общих предков в ближайших 4—6 поколениях (скрещивание двух особей, к-рые находятся в менее родств. отношениях, чем любая случайная пара, выбранная из определённой популяции). В связи с тем, что с уменьшением степени родства между скрещиваемыми организмами увеличивается вероятность наличия у них разных аллелей определённых генов, А. используют для повышения или сохранения определ. степени гетерозиготности особей (гетерозиготы часто превосходят по многим биол. параметрам гомозиготные формы). А. имеет важное значение в селекции и разведении с.-х. животных и растений. На основе А. получают гетерозисные формы, проводя межлинейные и межпородные (межсортовые) скрещивания. А. противопоставляется *инбридингу*.

АУТОСОМЫ (от *авто*... и *сома*), все хромосомы в клетках раздельнополых животных, растений и грибов, за исключением *половых хромосом*.

АУТОСТИЛИЯ (от *авто*... и ...*стилия*), соединение нёбно-квадратного хряща с мозговым черепом у нек-рых рыб и всех наземных позвоночных посредством спец. отростков, сочленяющихся или срастающихся с черепом. При этом подъязычная дуга не участвует в подвеске челюстей к мозговой коробке. А. возникла вторично из *амфистилии*. Полное слияние нёбно-квадратного хряща с мозговым черепом у химер наз. голостилией.

АУТЭКОЛОГИЯ (от *авто*... и *экология*), раздел экологии, изучающий действие разл. факторов среды (преим. абиотических) на отд. популяции и виды. Ср. *Синэкология*.

АФАГИЯ (от греч. а — отрицат. частица и ...*фагия*), отсутствие питания, наблюдаемое у животных на отд. стадиях (фазах) развития, а также в неблагоприятные сезоны года. Возможна при условии предварит. накопления резервных запасов (чаще жиров) в организме животного. У разных видов и групп животных наблюдается А. на разных этапах индивидуального развития: яйца, расселяющиеся личинки (мирацидии дигенетич. сосальщиков и др.), куколки насекомых, созревающие и готовящиеся к размножению молодые особи (идущие на нерест проходные рыбы), взрослые формы мн. насекомых (подёнки, мн. чешуекрылые, самцы кокцид). А. нередко предшествуют регрессивные изменения в органах, связанных с питанием и пищеварением. А. сопровождает явления спячки, оцепенения и диапаузы.

АФАЛИНА (*Tursiops truncatus*), морское млекопитающее подсем. дельфинов. Дл. до 3,9 м. Окраска сверху тёмно-бурая, снизу светлая. Широко распространена в умеренных и тёплых водах Мирового ок., в СССР — в Чёрном, Балтийском и дальневост. морях. Живёт оседло или кочует небольшими стайками. Беременность ок. года. Дл. новорождённого 1—1,2 м, масса 14—16 кг. Питается рыбой. А.— наиболее обычный объект содержания в океанариумах, т. к. легко поддаётся дрессировке, обладает миролюбивым характером, размножается в неволе и относительно неприхотлива. Наиболее перспективное для одомашнивания китообразное. В Гавайском океанариуме получен (1971) межродовой гибрид между самцом А. и самкой гребнезубого дельфина (*Steno bredanensis*), а в японских дельфинариях — гибриды А. с серым дельфином и с малой косаткой. Черноморская А.— в Красной книге СССР; промысел запрещён с 1966. См. рис. 14 в табл. 39.

АФЕЛИНУСЫ (*Aphelinus*), род паразитич. перепончатокрылых надсем. хальцид. Дл. 0,5—1,5 мм. Тело сплошь чёрное или с жёлтым рисунком. В СССР — 20 видов. Нек-рые — эффективные паразиты тлей. *A. mali*, интродуцированный из Сев. Америки, используется в биол. борьбе с вредителем яблони — кровяной тлёй (*Eriosoma lanigerum*). См. рис. 3 в табл. 25.

АФИДИИДЫ (Aphidiidae), семейство паразитич. перепончатокрылых. Близки к браконидам по морфологич. признакам, но существенно отличаются биологически (паразитируют в тлях). Ок. 400 видов, распространены широко, особенно в местах скоплений тлей. В СССР — не менее 130 видов. Окукливаются обычно в шкурке («мумии») съеденной тли. Регулируют численность тлей в природе, а нек-рые используются в биол. борьбе с тлями.

АФИЛЛОФОРОВЫЕ ГРИБЫ (Aphyllophorales), порядок гименомицетов. Плодовые тела плотные, упругие, незагнивающие, с открытым гименофором. Различны по форме: от слабо развитых, паутинистых или рыхловойлочных, распростёртых по субстрату, до более высоко организованных — в виде кожистых корочек, пластинок, по краям приподнимающихся над субстратом, или прямостоящих, обычно прикреплённых к субстрату только краем. Гимений у примитивных форм расположен на верх. стороне плодового тела, у высокоразвитых — на нижней. Гименофор гладкий или в виде складок, зубчиков, шипиков, простых или разветвлённых рёбрышек, трубчатый. 1000 (по др. данным, 4000) видов. Распространены широко, гл. обр. в лесных р-нах. В осн. сапротрофы. Нек-рые— паразиты деревьев и травянистых растений. Немногие А. г. съедобны (лисичковые, нек-рые ежовики и рогатиковые).

АФИОСЕМИОНЫ (*Aphyosemion*), род рыб отр. карпозубообразных. Тело удлинённое, слегка сжатое с боков. Крайние лучи хвостового плавника самцов обычно удлинены. Окраска яркая и пёстрая у самцов, самки зеленовато-коричневые, иногда пятнистые. Неск. десятков видов, в небольших пресных водоёмах (каналах, лужах, в дуплах деревьев, наполненных водой) Африки. Рыбы-однолетники: погибают при высыхании водоёма, в след. сезон дождей из перенёсшей засуху икры выклёвывается крупная молодь, к-рая через 2— 3 мес достигает зрелости и приступает к нересту. Св. 20 видов А. разводят в аквариумах. Плодовитость невелика, прожорливы, самцы агрессивны.

АФЛАТОКСИНЫ, ядовитые вещества (производные кумаринов), вырабатываемые плесневыми грибами, гл. обр. аспергиллами. Оказывают токсич. действие на печень мн. видов млекопитающих, птиц, рыб; являются потенциальными канцерогенами (в т. ч. для человека). Содержатся в продуктах питания и кормах, заражённых плесневыми грибами. Предельно допустимая доза А. в пище — 30 мкг на 1 кг продукта.

АФРИКАНСКОЕ ПРОСО, перистощетинник американский (*Pennisetum americanum*), однолетнее растение сем. злаков. Выс. 0,5—1,5 м, соцветия густые цилиндрические или эллипсоидальные. Родом из Африки. Представляет собой гибрид неск. видов. Широко возделывается в Африке, Индии, Пакистане, отчасти в Юж. Европе и Америке как зерновое растение.

АФФЕРЕНТНЫЙ (от лат. afferens — приносящий), несущий к органу или в него. Применяется по отношению к нервам, сосудам, напр. А., или центростремительный, нерв — нерв, проводящий импульсы от периферии к мозгу, А. ветви почечных артерий — ветви, подходящие к клубочку. Ср. *Эфферентный*.

АФФИННОСТЬ антител (от лат. affinis — родственный), прочность связывания активных центров молекулы антитела с детерминантными (реакционно-способными) группами антигена; осн. характеристика специфичности антител. Зависит от взаимной пространственной комплементарности активного центра антитела и антигенной детерминанты: чем больше комплементарность, тем выше А. Поливалентные антитела классов IgM и IgA обладают большей А., чем антитела IgG. А. нарастает при иммунизации с иммунологич. адъювантами. Выражается константой равновесия реакции антиген — антитело и варьирует от 10^4 до 10^{11} M^{-1}.

АХАТИНИ́ДЫ (Achatinidae), семейство стебельчатоглазых моллюсков. Архаичная группа. Ископаемые остатки известны с плейстоцена. Наиболее крупные среди наземных улиток. Раковина удлинённая, высота (от 1,8 до 21 см) больше ширины, нередко ярко окрашена. Длина ползущего животного вместе с раковиной до 30 см и более. Ок. 100 видов, в Африке, на о-вах Сан-Томе и Принсипи, 1 род на о. Мадагаскар. Наиболее известна ахатина гигантская (*Achatina fulica*), из Вост. Африки, к-рая с кон. 18 в. с помощью человека широко расселилась в тропич. и, частично, в субтропич. зонах земного шара. Способна образовывать плотные колонии. Отличаясь прожорливостью, наносит вред с.-х. культурам, в частности посевам сахарного тростника. См. рис. 11 в табл. 32.

АЦЕРАТЕ́РИЙ (*Aceratherium*), род вымерших безрогих носорогов. Известен из ср. олигоцена и неогена Евразии и миоцена Африки. Один из типичных представителей гиппарионовой фауны. Дл. тела до 2,5 м, высота ок. 1 м. Обитал на открытых пространствах, подобных саваннам. Предками А. были мелкие олигоценовые носороги. Вымер в конце неогена.

АЦЕТАБУЛЯ́РИЯ (*Acetabularia*), род зелёных водорослей класса сифоновых. Слоевище выс. 0,4—5 (до 20) см, с вертикальной осью, несущей в вегетатив. состоянии мутовки тонких веточек. При созревании веточки опадают и на вершине образуется диск в виде зонтика, разделённый на секторы. В основании вегетатив. слоевища — гигантское ядро (до 1,7 мм), к-рое при образовании диска делится мейотически на большое число мелких ядер, попадающих в диск, где появляются одноядерные цисты. В цистах ядро делится, и образуются гаметы. Зиготы без периода покоя вырастают в новые слоевища. Ок. 20 видов, в тропич. и субтропич. морях. Классич. объект при изучении ядерно-цитоплазматич. взаимоотношений.

АЦЕТА́Т, анион уксусной к-ты (CH_3COO^-) или соль уксусной к-ты; форма, в к-рой уксусная к-та присутствует в живых клетках.

АЦЕТИЛХОЛИ́Н, уксуснокислый эфир холина, $CH_3COO(CH_2)_2NOH(CH_3)_3$; регулятор физиол. функций в организме животных. Образуется в организме при ацетилировании холина под действием фермента холинацетилтрансферазы; легко расщепляется ферментом ацетилхолинэстеразой. Наиболее изучена функция А. как медиатора нервного возбуждения, доказанная О. Лёви в 1921 для нервных окончаний, тормозящих биение сердца лягушки. Это открытие позволило в дальнейшем создать представление о химич. синапсе, лежащее в основе совр. концепций деятельности нервной системы. Однако роль А. как медиатора первоначально была преувеличена. Лишь в 50—60-х гг. 20 в. по мере открытия новых медиаторов стало ясно, что А. один из мн. нейрональных веществ-посредников. Секретирующие А. (т. н. холинергические) нейроны имеются в нервной системе мн. беспозвоночных (нематоды, членистоногие, моллюски и др.). У позвоночных А. служит медиатором мн. периферич. синапсов, в т. ч. моторных окончаний на скелетных мышцах, возбуждающих окончаний на хромаффинных клетках, межнейронных синапсов симпатич. и парасимпатич. ганглиев и др., а также медиатором нек-рых интернейронов ЦНС. Чувствительность к А. обеспечивается холинорецепторами, среди к-рых различают два гл. типа: мускариновый (в гладких мышцах и мозге) и никотиновый (в скелетной мышце и вегетативных ганглиях). На мускариновом холинорецепторе сердца земноводных была впервые доказана белковая природа рецепторных молекул, к-рые впоследствии удалось выделить в чистом виде. А. обнаружен в составе нек-рых растит. ядов.

● Михельсон М. Я., Зеймаль Э. В., Ацетилхолин, Л., 1970; Тучек С., Синтез ацетилхолина в нейронах, пер. с англ., М., 1981.

АЦЕТО́НОВЫЕ ТЕЛА́, кетоновые тела, группа промежуточных продуктов обмена веществ, включающая ацетон, ацетоуксусную и β-оксимасляную к-ты. Образуются при неполном окислении жирных к-т и распаде кетогенных аминокислот. В организме А. т. окисляются до CO_2 и H_2O; частично используются для синтеза стеринов, высших жирных к-т, фосфатидов, аминокислот. Нормальное содержание А. т. в крови человека 1,0—2,0 мг% (по ацетону). При нек-рых патологич. состояниях (сах. диабете и др.) А. т. накапливаются в крови в избытке и оказывают токсич. действие на организм.

АЦИДОФИЛИ́Я (от лат. acidus — кислый и ...*филия*), способность клеточных структур окрашиваться кислыми красителями (эозином, кислым фуксином, пикриновой к-той и др.), обусловленная основными (щелочными) свойствами окрашивающихся структур. А. используют, в частности, для различения клеток крови. Ср. *Базофилия*.

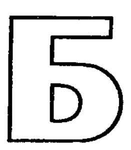
АЦИКЛИ́ЧЕСКИЙ ЦВЕТО́К, спиральный цветок, все его элементы (листочки околоцветника, тычинки, плодолистики) расположены по спирали. Цветоложе, как правило, выпуклое, часто коническое. А. ц. характерны для примитивных цветковых растений, преим. многоплодниковых (магнолиевые, нимфейные, большинство лютиковых). А. ц. обычно актиноморфные, реже зигоморфные (аконит, живокость). Из А. ц. развились гемициклич. и циклич. цветки.

А́ЦИНУС (от лат. acinus — ягода, гроздь), 1) то же, что шаровидный *аденомер*. 2) Часть респираторного аппарата лёгкого, состоящая из терминальной бронхиолы и альвеолярных ходов с альвеолами.

АЭРЕНХИ́МА (от греч. aḗr — воздух и énchyma, букв.— налитое, здесь — ткань), воздухоносная ткань разл. органов растений, несущая вентиляционные и, отчасти, дыхат. функции. Представляет собой модифицированную паренхиму, состоящую из клеток разл. формы и крупных межклетников. Иногда в состав А. входят механич., выделительные и др. клетки. Наиболее хорошо А. развита у растений, обитающих в среде, затрудняющей газообмен и снабжение внутр. тканей кислородом, напр. у водных и болотных растений (кувшинки, рдест, ситник и др.).

АЭРО́БНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ, аэробы (от греч. aḗr — воздух и bíos — жизнь), организмы, способные жить и развиваться только при наличии в среде свободного кислорода, к-рый они используют в качестве окислителя. К А. о. принадлежат все растения, большинство простейших и многоклеточных животных, почти все грибы, т. е. подавляющее большинство известных видов живых существ. У животных жизнь в отсутствие O_2 (анаэробиоз) встречается как вторичное приспособление. А. о. осуществляют биологическое окисление гл. обр. посредством системы клеточного дыхания, включающей цитохромы. В связи с образованием при окислении токсичных продуктов неполного восстановления O_2, А. о. обладают рядом ферментов (каталаза, супероксиддисмутаза), обеспечивающих их разложение и отсутствующих или слабо функционирующих у облигатных анаэробов, для которых O_2 оказывается вследствие этого токсичным. Наиболее разнообразна дыхат. цепь у бактерий, обладающих не только цитохромоксидазой, но и др. терминальными оксидазами. Особое место среди А. о. занимают организмы, способные к фотосинтезу,— цианобактерии, водоросли, сосудистые растения. Выделяемый этими организмами O_2 обеспечивает развитие всех остальных А. о. Организмы, способные развиваться при низкой концентрации O_2 ($\leqslant 1$ мг/л), наз. микроаэрофилами. Ср. *Анаэробные организмы*.

АЭРОФИ́ТЫ (от греч. aḗr — воздух и ...*фит*), «воздушные» растения, получающие все необходимые питат. вещества из атмосферы. К А. относятся *эпифиты*, а также некоторые мхи, поселяющиеся на стволах и ветвях деревьев (в тропиках — даже на листьях), очень немногие водоросли, живущие на коре деревьев, и нек-рые лишайники (напр., т. н. лишайниковая манна).



БАБЕЗИИ́ДЫ (Babesiidae), семейство паразитических простейших подкласса пироплазмид. Ок. 70 видов. Кровепаразиты преим. млекопитающих. Цикл развития сложный. Б. передаются клещами-переносчиками из поколения в поколение (трансфазно) и через яйца (трансовариально). Вызывают заболевания — бабезиозы, опасные для кр. рог. скота. Распространены в пределах ареала иксодовых клещей.

БАБИРУ́ССА (*Babyrousa babyrussa*), млекопитающее сем. свиных. Единств. вид в роде. Верх. клыки длинные, загибаются вверх и назад и иногда внедряются в кожу лба. Дл. тела до 1 м. Встречается на о. Сулавеси и нек-рых близлежащих островах (Малайский архипелаг). Активна ночью. Живёт группами в болотистых лесах и прибрежных зарослях. В результате вырубки лесов и охоты

стала малочисленна, в Красной книге МСОП.

БАГРЯННИКОВЫЕ, порядок (Cercidiphyllales) и семейство (Cercidiphyllaceae) двудольных растений. В системе цветковых растений Б. занимают изолированное и недостаточно ясное положение (иногда их сближают с троходендровыми, иногда относят к порядку гамамелисовых). В порядке единств. сем. и один род — багрянник, или багрянолистник (*Cercidiphyllum*). Двудомные листопадные деревья с однополыми ветроопыляемыми цветками. 2—3 вида (по др. данным, 1 вид), в Вост. Азии. Багрянник японский (*C. japonicum*) — дерево выс. до 30 м. Характерно для лиственных и смешанных лесов Японии; в СССР встречается на о. Кунашир (Курильские о-ва). Культивируется во мн. странах, в т. ч. в СССР, как декор. растение (весной листья пурпурно-розовые). Мягкая, с красивой текстурой древесина используется для отделки интерьеров, изготовления мебели.

БАГУ́ЛЬНИК (*Ledum*), род растений сем. вересковых. Вечнозелёные кустарнички выс. 60—100 см. Цветки белые, в щитках на концах ветвей. Ок. 10 видов, в арктич., субарктич. и умеренном поясах Сев. полушария; в СССР — 4 вида. Б. болотный (*L. palustre*) часто образует заросли на сфагновых болотах и в заболоченных лесах; размножается семенами и путём укоренения ветвей при их полегании. Растение с одурманивающим запахом; лекарственное. Нередко багульником наз. рододендрон даурский.

БАДА́Н (*Bergenia*), род растений сем. камнеломковых. Многолетние травы с мясистым корневищем и розеткой крупных листьев. Цветки красноватые или белые, в соцветиях. Св. 10 видов, в Азии; в СССР — 6 видов, на Ю. Сибири, в Ср. Азии, на Д. Востоке. Б. толстолистный (*B. crassifolia*) растёт на Алтае и на Ю.

Бадан толстолистный.

Вост. Сибири, в лесном и альп. поясах гор, по каменистым склонам и в темнохвойной тайге, местами образует сплошные заросли; размножается гл. обр. корневищем. Дубильное и лекарств. растение, один из источников галловой к-ты, гликозида арбутина. Издавна разводится как декор. растение. 2 среднеазиатских вида — в Красной книге СССР.

БАДЬЯ́НОВЫЕ, иллициевые, порядок (Illiciales) и семейство (Illiciaceae) двудольных растений. Происходят, по-видимому, от магнолиевых. Невысокие деревья или кустарники, в т. ч. вьющиеся или лазящие. Листья без прилистников. Цветки с двойным околоцветником, обоеполые или однополые, спиральные или спироциклические. Тычинки б. ч. многочисленные. Гинецей апокарпный. В сем. Б. один род — бадьян (Illicium) — вечнозелёные, часто ароматичные кустарники или невысокие деревья с кожистыми листьями. Цветки обоеполые. Плоды — кожистые или деревянистые многолистовки, содержащие эфирное масло, близкое по составу к анисовому. Св. 40 видов, в Вост. и Юго-Вост. Азии — от Индии до Японии и на о-вах Суматра и Калимантан, а также в Америке — в вост. части Мексики, в Вест-Индии и на Ю.-В. Сев. Америки. Плоды бадьяна настоящего, или аниса звездчатого (*I. verum*), из Юго-Вост. Азии, употребляют как пряность. В Японии, Корее и Китае растёт бадьян анисовый, или священный (*I. anisatum*), с ядовитыми плодами. Культивируют как священное растение при буддийских храмах и на кладбищах. Оба вида лекарственные. В СССР в культуре 2 амер. вида Б. (на Черномор. побережье Кавказа). В порядок Б. входит ещё сем. лимонниковых (Schisandraceae) с 2 родами: лимонник и кадсура (*Kadsura*).

БАДЯ́ГИ (Spongillidae), семейство кремнероговых губок. Встречаются на подводных предметах в виде неправильных наростов зелёного, жёлтого или коричневого цвета, иногда имеющих ветвистые отростки. 16 родов, 94 вида, распространены широко; в реках и озёрах СССР — 9 видов. К зиме Б. отмирают, образуя большое число геммул. Весной из них вырастают молодые губки. Порошок (спикулы) сухой Б. применяют в медицине.

БАЗА́ЛЬНАЯ МЕМБРА́НА, неклеточная структура у позвоночных и мн. беспозвоночных на границе эпителиального пласта и подлежащей соединит. ткани. Материал Б. м. в электронном микроскопе имеет мелкозернистый вид или представлен филаментами диам. 3—5 нм. Содержит гликопротеины и белок, сходный с проколлагеном. В образовании Б. м. участвуют эпителиальные и, возможно, соединительные клетки. Б. м. выполняет барьерно-трофич. функцию, а также механич. связь между эпителием и соединит. тканью. Сходная по строению Б. м. имеется под слоем клеток, выстилающим просветы кровеносных сосудов. См. рис. при статьях *Эпителий*, *Мерцательный эпителий*.

БАЗА́ЛЬНОЕ ТЕ́ЛЬЦЕ, кинетосома (corpusculum basale), внутриклеточная структура эукариот, лежащая в основании ресничек и жгутиков и служащая для них опорой. Ультраструктура Б. т. сходна с ультраструктурой центриоли. Длина Б. т. больше длины центриолей в клетках того же организма. В состав Б. т. входят белки и немного РНК. Образуются путём удвоения предшествующих Б. т. (напр., у парамеций), центриолей (в ресничном эпителии позвоночных) или независимо из агрегатов плотного материала неизвестной природы — т. н. дейтеросом (у многожгутиковых, папоротниковидных).

БАЗА́ЛЬНЫЕ Я́ДРА (nuclei basalis), подкорковые ядра, базальные ганглии, скопления серого вещества в толще белого вещества больших полушарий головного мозга позвоночных, участвующие в координации двигат. активности и формирования эмоц. реакций. Б. я. вместе с корой мозга составляют клеточное вещество конечного мозга. Состоят из хвостатого ядра, скорлупы (объединяются в полосатое тело), бледного шара (объединяется со скорлупой в чечевицеобразное ядро), ограды, миндалевидного тела. У рыб и земноводных Б. я. представлены только бледным шаром. У пресмыкающихся впервые появляются хвостатое ядро и скорлупа, особенно хорошо развитые у птиц. Б. я. характеризуются множественными афферентными и эфферентными связями с корой больших полушарий, средним и промежуточным мозгом, лимбич. системой и мозжечком. Для нормального функционирования Б. я. исключительно важное значение имеет дофамин, выполняющий роль тормозного медиатора, а также ацетилхолин.

У низших позвоночных со слабо развитой корой больших полушарий Б. я. выполняют функцию осн. интегративного аппарата головного мозга, у высших — сохраняют важную роль в регуляции произвольных движений.

БАЗА́ЛЬНЫЙ (от греч. básis — основа, основание), основной, относящийся к основанию, расположенный у основания, обращённый к нему. Напр., т. н. Б. тельце у простейших расположено у основания жгутика, Б. перепонка — мембрана, расположенная под эпителием. Ср. *Апикальный*.

БАЗИДИОМИЦЕ́ТЫ, базидиальные грибы (Basidiomycetes), класс грибов. Характеризуются спец. органами размножения — базидиями, образующимися в результате полового процесса. Вырастающие на мицелии плодовые тела разнообразны по форме, окраске, консистенции и размерам (от неск. мм до 1,5 м). Отличит. черта Б. — своеобразное сложное строение перегородок мицелия и наличие на мицелии небольших полукруглых клеточек — пряжек; они образуются при делении клеток и служат для передачи в новую клетку дочерних ядер. Большинство Б. гетероталличны. 3 подкласса, 18 порядков, в т. ч. афиллофоровые грибы, включающие трутовые, агариковые грибы (мн. съедобные и ядовитые виды), гастеромицеты, дрожалковые (Tremellales) и аурикуляриевые (Auriculariales), головнёвые и ржавчинные грибы; св. 30 тыс. видов. Распространены широко. Большинство Б. г. сапротрофы и факультативные паразиты растений, многие — активные разрушители древесины и растит. опада; вызывают болезни растений. Многие микоризообразователи. Нек-рые продуцируют антибиотики.

БАЗИ́ДИИ (от греч. basídion — фундамент), органы полового спороношения базидиомицетов. Образуются на концах дикариотичных гиф из двухъядерных клеток и представляют собой одну булавовидную (холобазидия) или четыре (фрагмобазидия) клетки. По своему развитию напоминают сумку (аск) и гомологичны ей. В Б. завершается половой процесс (сливаются ядра дикариона и диплоидное ядро редукционно делится). Затем формируются 2—4 базидиоспоры, к-рые в отличие от аскоспор развиваются не внутри, а отшнуровываются от Б. наружи. Попадая на подходящий субстрат, базидиоспоры дают новый мицелий.

БАЗИЛИ́К (*Ocimum*), род растений сем. губоцветных. Травы, полукустарники и невысокие кустарники. Ок. 60 (по др. данным, до 150) видов, преим. в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Ок. 10 видов Б. культивируют как эфироносные и пряные растения. Полукустарниковый Б. эвгенольный (*O. gratissimum*), к-рый в СССР выращивается как однолетник, происходит из Юж. Африки; добываемое из его листьев и соцветий эфирное масло употребляется в парфюмерии и медицине, консервной и др. отраслях пром-сти. Свежие и высушенные листья и цветки однолетнего Б. обыкновенного, или огородного (*O. basi-*

licum), родом из Юж. Азии — пряность. Ряд видов выращивают как декоративные. В Индии Б. священный (*O. sanctum*) как священное растение часто выращивают около храмов.

БАЗИПЕТА́ЛЬНЫЙ (от греч. básis — основание и лат. peto — стремлюсь), направление последоват. заложения и развития боковых органов побега от вершины к основанию, напр. распускание цветков в цимозных соцветиях или заложение тычинок у растений нек-рых семейств (диллениевые, актинидиевые и др.).

БАЗОФИЛИ́Я (от греч. básis — основание и ...*филия*), способность клеточных структур окрашиваться основными (щелочными) красителями (азуром, пиронином и др.), обусловленная кислотными свойствами окрашивающихся компонентов клетки, гл. обр. РНК. Повышение Б. клетки обычно свидетельствует о происходящем в ней интенсивном белковом синтезе. Б. свойственна растущим, регенерирующим, опухолевым тканям. Используется для различения клеток крови, анализа клеток передней доли гипофиза, островковой ткани поджелудочной железы и т. д. Ср. *Ацидофилия*.

БАЗОФИ́ЛЬНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ, организмы, нормально развивающиеся на щелочном субстрате. Напр., уробактерии, из высших растений — белая акация, скумпия и др. *кальцефилы*.

БАЗОФИ́ЛЫ, клетки, содержащие в протоплазме зернистые структуры, окрашиваемые основными красителями. Термином «Б.» обозначают один из видов зернистых лейкоцитов (гранулоцитов) крови (в норме Б. у человека составляют 0,5—1% всех лейкоцитов), а также один из видов клеток передней доли гипофиза.

БАЙБА́К, степной сурок (*Marmota bobac*), млекопитающее рода сурков. Дл. тела до 60 см, хвоста до 15 см; масса до 6,5 кг. Эндемик СССР — в степях Европ. части и Сев. Казахстана, к В. до Центр. Казахстана. Селится семьями в глубоких норах, образуя колонии. Выбросы земли у нор — «сурчины» — могут занимать значит. площадь, изменяя состав растительности. Наиболее активен утром и вечером. Спячка до 6 мес. Раз в год рождает обычно 4—5 детёнышей. В Европ. части СССР, где ещё недавно был носителем возбудителя чумы, относится к охраняемым животным.

БАКЛАЖА́Н (*Solanum melongena*), многолетнее растение рода паслён. Стебель выс. до 1 м (и более), листья крупные, цветки фиолетовые, одиночные или в кистях, плод — ягода разл. окраски и формы; тепло- и влаголюбив. Дико произрастает в Юж. Азии (Индия, Бирма), где в глубокой древности зародилась его культура. В Европе Б. был известен вначале гл. обр. как лекарств. растение и только с 18 в. его стали использовать в пищу. Выращивают как овощ в тропиках и субтропиках, в СССР — в Закавказье, на Украине, в Молдавии, Ср. Азии.

БАКЛА́НОВЫЕ (Phalacrocoracidae), семейство пеликанообразных. Тело удлинённое (дл. 50—100 см), приспособленное к плаванию и нырянию на большую глубину. Крылья относительно короткие, хвост длинный, жёсткий. 2 рода: *Nannopterum*, с о-вов Галапагос с одним видом, утратившим способность к полёту, и *Phalacrocorax* с 29 видами, на мор. побережьях и на нек-рых крупных внутр. водоёмах всех материков (исключая С. Азии и Америки). В СССР — 6 видов; кроме того, до сер. 19 в. на о. Беринга жил нелетающий очковый, или стеллеров, баклан (*P. perspicillatus*). Стайные птицы, гнездятся колониями. Полёт довольно быстрый, но не манёвренный. В умеренных широтах перелётные. В кладке 2—4 яйца. В отличие от др. водных птиц, пуховые птенцы Б. не способны плавать. Пища — рыба, ракообразные. Огромные колонии Б. на побережье Чили и Перу — источники залежей гуано. Один вид и подвид в Красной книге МСОП. Хохлатый баклан (*P. aristotelis*) — в Красной книге СССР. См. рис. 5 при ст. *Пеликанообразные*.

БАКТЕ́РИИ (от греч. baktērion — палочка), микроорганизмы с прокариотным типом строения клетки. Традиционно под собственно Б. подразумевают одноклеточные или объединённые в организованные группы палочки и кокки, неподвижные или со жгутиками, противопоставляя их морфологически более сложным прокариотам — актиномицетам, цианобактериям, спирохетам, простекобактериям, миксобактериям, почкующимся Б., риккетсиям. В основу совр. классификации Б., предложенной Р. Мюрреем в 1984, положено строение клеточной стенки. По этой классификации Б. составляют царство Procaryotae с 4 отделами: грамотрицательные Б. (Gracilicutes), включающие цианобактерии; грамположительные Б. (Firmicutes); микоплазмы (Tenericutes); архебактерии (Mendosicutes). Др. исследователи рассматривают Б. как царство (Bacteriobiota, или Bacteria) в надцарстве прокариот, в к-рое также входит царство архебактерий (Archaebacteria). Классификация Б. внутри этих групп основана на их физиол. свойствах и носит прагматич. характер. Морфология Б. определяется небольшими размерами клетки (обычно ок. 1 мкм), не разделённой мембранами на внутр. отделы (некомпартментализованной). Очень мелкие Б. (ок. 0,2 мкм) — преим. паразиты, очень крупные (более 10 мкм) — цианобактерии — имеют развитый мембранный аппарат и включения. По общему строению клетки и её агрегатов Б. представляют собой аналогию низшим эукариотам, что даёт основание предполагать общие законы морфогенеза для эукариот и прокариот.

Физиология Б. по разнообразию превосходит физиологию всех остальных органич. форм. Для получения энергии они используют разл. органич. и неорганич. соединения (хемотрофы), солнечный свет (фототрофы). В зависимости от природы окисляемого соединения, используемого в обмене веществ, каждая из этих групп Б. подразделяется на органотрофы (источник энергии — органич. вещество) и литотрофы, получающие энергию за счёт окисления неорганич. веществ. Среди внутриклеточных паразитов имеются т. н. энергетич. паразиты, использующие энергодающие реакции хозяина. Практически все природные соединения разлагаются Б. не только в окислит. реакциях с участием O_2, но и анаэробно с такими акцепторами электрона, как нитрат, сульфат, сера, CO_2. Б. участвуют в циклах всех биологически важных элементов и обеспечивают круговорот веществ в биосфере. Мн. ключевые реакции круговорота веществ (напр., нитрификация, денитрификация, азотфиксация, окисление и восстановление соединений серы) осуществляются только Б. Вследствие этого роль Б. в процессах деструкции является определяющей. Продукционная роль Б. невелика, хотя они обладают разнообразными путями ассимиляции CO_2 помимо пентозофосфатного пути, свойственного эукариотам. На основе физиол. многообразия реакций катаболизма Б. разделены на физиол. группы, служащие практич. целям. Б. относятся к космополитам: одни и те же виды Б. можно найти на всех материках, т. е. почти повсеместно. Б. приспособились к самым разным экологич. условиям. Так возникли термофильные, психрофильные, галофильные и др. Б. Свойства Б., как и любых др. организмов, определяются набором присущих им генов. У Б. были обнаружены разнообразные пути однонаправленного переноса генетич. материала, составляющего обычно небольшую часть генома (см. *Трансформация*, *Трансдукция*, *Плазмиды*, *Эписомы*), но масштабы и значимость этого процесса для эволюции ещё не ясны.

Остатки морфологически дифференцированных прокариот обнаружены в породах возраста более 3,5 млрд. лет. Т. о., Б. функционировали на протяжении всей геологич. истории Земли. Примерно 2 млрд. лет назад Б. сформировали биосферу, сходную с современной (с появлением цианобактерий в атмосфере начал накапливаться мол. кислород, создавая условия, необходимые для эволюции организмов, получающих энергию путём аэробного дыхания). К тому же времени относится установление характерного для океанов цикла серы, включающего сульфаты.

Б. — классич. объект для решения общих вопросов генетики, биохимии, биофизики, космич. биологии и др. Широко используются в совр. биотехнологии.

● Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж., Мир микробов, пер. с англ., т. 1—3, М., 1979; Краткий определитель бактерий Берги, пер. с англ., М., 1980; Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 9 ed., Williams, Wilkins, 1984.

БАКТЕРИОЛИЗИ́НЫ (от *бактерии* и ...*лиз*), антитела, к-рые при участии *комплемента* разрушают клеточную стенку бактерий, вызывая бактериолиз. К иммуноглобулинам, активирующим комплемент, относятся IgM, IgG1, IgG3, слабой бактериолитич. активностью обладают также агрегаты IgA. Как в пробирке, так и в организме Б. специфически связываются с поверхностными антигенами живых бактерий, затем активируют комплемент, под детергентоподобным действием восьмого и девятого компонентов к-рого в стенке бактериальной клетки образуются микроотверстия. Дальнейшее разрушение бактерии происходит осмотически. Б. ч. грамотрицательных бактерий чувствительна, а б. ч. грамположительных устойчива к действию Б. и комплемента. Б. — один из факторов иммунитета при холере, тифопаратифозных и нек-рых др. заболеваниях. Неспецифич. бактериолиз вызывает лизоцим, усиливающий бактерицидное действие Б.

БАКТЕРИОРОДОПСИ́Н, мембранный белок галофильных бактерий рода *Halobacterium*. Как и зрит. пигмент сетчатки глаза, Б. содержит ретиналь, но в другой конфигурации. Находится в клетках в т. н. пурпурных мембранах, выполняя функцию протонного насоса, преобразующего энергию солнечного света в энергию, необходимую для жизнедеятельности галобактерий.

БАКТЕРИОСТА́З (от *бактерии* и греч. stásis — стояние на месте), полная задержка роста и размножения бактерий, вызванная неблагоприятными факторами (химич., физич. и др.) среды. При прекращении действия таких факторов рост и размножение бактерий обычно возоб-

новляются. При длит. влиянии или значит. дозе бактериостатич. факторов бактерии могут погибать (бактериостатич. действие переходит в бактерицидное). Во время Б. бактерии обычно перестают вырабатывать токсич. вещества. На этом основано леч. действие нек-рых химиотерапевтич. средств.

БАКТЕРИОФА́ГИ (от *бактерии* и ...*фаг*), вирусы бактерий. Впервые описаны Ф. Туортом (1915). Термин «Б.» введён Ф. Д'Эреллем (1917). Характеризуются значит. химич. и структурным разнообразием. Частицы сложноустроенных Б. (напр., Т-чётных Б.) имеют головку и отросток, или «хвост». Головка состоит из белковой оболочки и заключённой в ней ДНК или РНК. В отростке различают полый стержень, окружённый чехлом, содержащим сократит. белки, подобные мышечным, и находящуюся на дистальном конце стержня базальную пластинку с шипами и нитями (от последних зависит специфич. адсорбция Б. на клетке-хозяине). После присоединения к клеточной поверхности чехол отростка Б. сокращается, обнажая стержень, «прокалывающий» клеточную стенку, и нуклеиновая к-та впрыскивается в клетку. В процессе «прокалывания» участвует специфич. фермент. Существуют также бесхвостые Б., напр. Б. fd, имеющий нитевидную форму (дл. 800 нм) и содержащий спец. белок (расположен, по-видимому, на одном конце нити), к-рый сопровождает нуклеиновую к-ту к месту её прикрепления в клетке. Нуклеиновая к-та Б., введённая в бактериальную клетку, управляет клеточными механизмами и программирует синтез фагового материала. Различают умеренные Б. (напр., Б. λ), вызывающие *лизогению*, и вирулентные Б., вызывающие продуктивную инфекцию (с образованием нового поколения фаговых частиц) в заражённых клетках (см. *Вирусы*). Одни Б. (T4, φ×174 и др.) при этом разрушают (лизируют) клетки, другие (fd, M 13) — не разрушают. Известны Б., размножающиеся только в «мужских» клетках бактерий или только в «женских». Нек-рые ДНК содержащие Б. способны к генетич. трансдукции и рекомбинации. Б. известны для всех культивируемых бактерий, к-рые могут приобретать устойчивость к Б. в результате мутаций. Б.— классич. объект молекулярной биологии: их изучение привело к пониманию тонкой структуры гена, мол. механизма мутаций, расшифровке генетич. кода.

БАКТЕРИОХЛОРОФИ́ЛЛЫ, тетрапиррольные Mg содержащие пигменты пурпурных и зелёных бактерий, обусловливающие их способность к фотосинтезу. Локализованы во внутриклеточных мембранах. Пурпурные бактерии содержат Б. *a* или *b*, зелёные — Б. *a* вместе с Б. *c*, *d* или *e*. Обнаружены также фототрофные бактерии, содержащие Б. *g*. Каждый Б. имеет характерный спектр поглощения с максимумами в длинноволновой области (790—1040 нм), отличается от хлорофилла *a* замещающими группами и может иметь неск. модификаций.

CH_3CO, CH_3, CH, H_3C, N, Mg, CH_2CH_3, HC, CH, H_3C, CH_3, C, CH_2, $CH-C{=}O$, CH_2, $COOCH_3$, $H_{39}C_{20}OC{=}O$

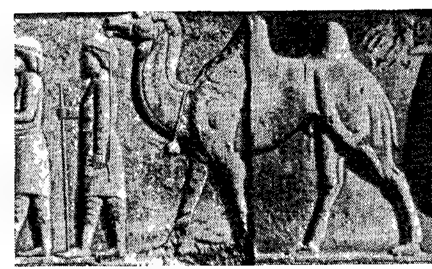
фитол

Бактериохлорофилл *a*.

БАКТЕРИОЦИ́НЫ, специфические белки, вырабатываемые нек-рыми бактериями и подавляющие жизнедеятельность клеток др. штаммов того же вида или родственных видов бактерий. Б. обозначаются в соответствии с видовым назв. продуцента, напр. *Escherichia coli* образует т. н. колицины, *Pasteurella pestis* — пестицины. Механизм действия Б. связан с повреждением цитоплазматич. мембран, нарушением синтеза ДНК, РНК и белка. Спектр активности Б. в отличие от антибиотиков узок и определяется наличием рецепторов у бактерий для их адсорбции.

БАКТЕРО́ИДЫ (от *бактерии* и греч. éidos — вид), специфич. формы бактерий рода *Rhizobium*, образующиеся при их проникновении в корни бобовых растений (в клубеньках). Отличаются от клубеньковых бактерий, развивающихся вне растения, более крупными размерами, высоким содержанием гликогена и жира, большим кол-вом волютиновых гранул (внутриклеточный резерв фосфата) и активной фиксацией мол. азота.

БАКТРИА́Н, двугорбый верблюд (*Camelus bactrianus*), млекопитающее рода верблюдов. Дл. тела 250—360 см, выс. в холке 180—210 см. Дикий Б. (хабтаган, или хавтгай) открыт Н. М. Пржевальским (1877), встречается лишь в пустынях Заалтайской Гоби (Монголия)



Изображение бактриана на стенах персепольского дворца в Иране. Середина 1-го тыс. до н. э.

и, возможно, Синьцзяна (Сев.-Зап. Китай). В Казахстане дожил до 18 в. Держится небольшими табунами. Редкое животное, численность 400—600 особей; в Красной книге МСОП. Домашних Б. разводят в Центр. Азии, в СССР — в Ср. Азии и в Казахстане. Дикий Б. отличается от домашнего более лёгким сложением, меньшими горбами и более длинными конечностями.

БАЛАНОФО́РОВЫЕ, порядок (Balanophorales) и семейство (Balanophoraceae) двудольных растений. Мясистые бесхлорофилльные травы, паразитирующие на корнях разл. растений. Цветки мелкие, однополые или полигамные, в соцветиях. Семена с эндоспермом. Плоды ореховидные или костянковидные. 2 сем. Сем. циномориевые (Cynomoriaceae) включает 1 род — циноморий (*Cynomorium*) с 2 видами, из к-рых 1 вид — Ц. джунгарский (*C. songaricum*) встречается и в СССР (Ср. Азия). В сем. Б. 18 родов, ок. 120 видов, в тропич. и отчасти субтропич. поясах, преим. во влажных тропич. лесах. Для Б., как для паразитов, характерно крайнее упрощение всех органов: листья чешуевидные или их нет, цветки у нек-рых родов без околоцветника и т. д.

БАЛАНТИ́ДИУМ (*Balantidium*), род ресничных инфузорий отряда ресничноротых. Тело несимметричное, дл. 30—150 мкм, шир. 20—110 мкм. Реснички расположены продольными рядами. Паразиты кишечника беспозвоночных и позвоночных животных (крыс, свиней, человекообразных обезьян) и человека (*B. coli*, очень редко). Св. 30 видов. Внедряясь в ткани кишечника, вызывают тяжёлые заболевания (балантидиозы у животных, балантидиоз и колиты у человека). Питаются крахмалом и остатками пищи в каловых массах, пожирают друг друга; в тканях кишечника заглатывают форменные элементы крови. Образуют цисты, к-рые выходят наружу с испражнениями и становятся источником заражения нового хозяина.

БАЛЛИ́СТЫ (от лат. ballista — машина для метания), растения с морфологич. приспособлениями, препятствующими самопроизвольному осыпанию диаспор. Самообсеменению препятствуют: вертикальное положение раскрывающихся сверху плодов (гвоздичные, лилейные, колокольчиковые и мн. др.) и чашечек (губоцветные, бурачниковые), загнутые кверху листочки обвёртки (виды цикория, василька, ромашки), относительно прочное прикрепление диаспор к плодоносцу (зонтичные). Разбрасывание диаспор у Б. происходит лишь при раскачивании упругих стеблей, цветоносов или цветоножек внеш. агентами — ветром, животными и др. Б. особенно распространены в степях (до 40% общего числа видов).

БАЛОБА́Н (*Falco cherrug*), птица рода соколов. Дл. до 60 см. Распространён в Юго-Вост. Европе, Сев.-Зап. Африке и Азии, в СССР — от Украины до Юж. Забайкалья, в лесостепи, степях и пустынях. Гнёзда на деревьях и скалах. Питается птицами и грызунами. Ценится как ловчая птица. В Красной книге СССР.

БАЛЬЗА́МЫ (от греч. bálsamon — ароматическая смола), вещества растит. происхождения, в состав к-рых входят эфирные масла и растворённые в них смолы, ароматич. и др. соединения. Содержатся гл. обр. в семенных субтропич. и тропич. растениях, меньше в растениях северных и умеренных широт. Находятся обычно в особых межклеточных вместилищах или ходах, развитых чаще всего в коре деревьев (в заболони), редко в листьях, иногда и в молодой древесине. Являются нормальными продуктами обмена веществ растений или образуются при их повреждении и, по-видимому, играют защитную роль. Применяют в медицине (копайский Б., добываемый из коры деревьев рода *Copaifera*, перуанский Б.— из коры деревьев рода *Myroxylon* и др.), оптике, микроскопич. технике (канадский Б., получаемый из североамериканской пихты бальзамической, и др.).

БАМБУ́К (*Bambusa*), род растений сем. злаковых. Одревесневающие стебли (соломины) выс. до 35 м, обычно сближенные, в верх. части сильно разветвлённые. Листья ланцетные, с очень короткими черешками. Колоски многоцветковые, по одному или в группах на особых ветвях, обычно несущих лишь чешуевидные листья. Цветки обоеполые, анемофильные. Зерновки обычно выпадают из цветковых чешуй, распространяются водными потоками или животными. Каждая группа или клон в течение мн. лет не цветёт, затем одновременно зацветает

и после плодоношения, как правило, погибает. Отличаются чрезвычайно быстрым ростом (до 0,75 м в сут). Ок. 80 видов, гл. обр. в Вост. и Юж. Азии. Нередко образует труднопроходимые заросли в ущельях, на горных склонах и лесных опушках. Б. сизоватый (*B. glaucescens*) часто культивируют в садах и парках (в СССР — в субтропиках). Прочные и лёгкие стебли Б. обыкновенного (*B. vulgaris*) и Б. тростникового (*B. arundinacea*) — хороший строит. материал и сырьё для поделок. Б. нередко наз. и др. представителей подсем. бамбуковых (Bambusoideae), включающее ок. 1000 видов. Из них в СССР наиболее часто культивируют как декор. и технич. растения виды листоколосника. Неск. видов рода саза (*Sasa*) — единственные дикорастущие в СССР (Сахалин и Курильские о-ва) бамбуковые. Молодые побеги и семена мн. бамбуковых используют в пищу. В Индии и ряде др. стран Б. возделывается и как заменитель древесины для целлюлозно-бумажной пром-сти. См. рис. 8 в табл. 21.

БА́МИЯ, гибискус съедобный (*Hibiscus esculentus*), травянистое растение сем. мальвовых. Однолетник выс. до 2 м, с длинночерешчатыми пальчатолопастными листьями. Цветки жёлтые, одиночные, в пазухах листьев. Плод — коробочка дл. до 25 см. Б. широко культивируют как овощ в тропиках и субтропиках; в СССР её выращивают на Ю. Украины, на Кавказе, в Ср. Азии. Родина — тропич. Африка (в Др. Египте культивировалась во 2 м тыс. до н. э.). Незрелые плоды Б. используют в пищу в варёном, сыром и консервированном виде. Из стеблей получают грубое волокно. Б. иногда выделяют в самостоятельный род.

БАНА́Н (*Musa*), род многолетних растений сем. банановых порядка имбирных. Высокие, иногда гигантские (выс. до 15 м) травы с мощным корневищем, очень коротким стеблем и высоким ложным стволом, образованным черепитчато налегающими друг на друга влагалищами крупных листьев. Цветки однополые и обоеполые, в верхушечных соцветиях. Плод многосемянный, ягодовидный, толстокожий. После плодоношения надземная часть Б. отмирает и из корневищ вырастают новые ложные стволы. Св. 40 видов, в тропиках и субтропиках Азии и Австралии. Родина культурных Б.— Индия. Б.— одна из древнейших культур (с 4—7 вв. до н. э.). Первым описанным в ботанике Б. (К. Линней, 1753) был культурный вид Б. райский (*M. paradisiaca*). Для мн. тропич. стран — важнейшее пищ. растение и гл. статья экспорта. Полагают, что совр. культурные Б. возникли в результате скрещивания Б. заострённого (*M. acuminata*) и Б. Бальбиса (*M. balbisiana*). У культурных форм плод часто лишён семян (растения размножаются вегетативно) и достигает дл. 15 см, диам. 3—4 см. В пазухе одного кроющего листа развивается 10—16 плодов; всё соцветие содержит до 300 плодов (общая масса 50—60 кг). Плоды употребляют в свежем и сушёном виде, нек-рые (с жёсткой несладкой мякотью) — корм для скота. Б. текстильный, или абака, — технич. растение, листья которого дают волокно (т. н. манильская пенька). Разводят Б. гл. обр. в Лат. Америке (2/3 мирового урожая). В СССР на Черномор. побережье Кавказа и Крыма выращивают Б. японский, или декоративный (*M. basjoo*).

БА́НГИЕВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Bangiophyceae), класс красных водорослей. Слоевища одноклеточные, колониальные или многоклеточные (нитевидные, пластинчатые). Размножение бесполое (у одноклеточных — простым делением, у многоклеточных—моноспорами), у нек-рых высокоорганизованных многоклеточных размножение половое. 6 порядков, св. 20 родов, ок. 100 видов. Большинство Б. в.— пресноводные и наземные обитатели; мор. формы — в прибрежной зоне всех морей (богаче представлены в умеренных широтах).

БАНДИКУ́ТЫ, сумчатые барсуки (Peramelidae), семейство сумчатых. Дл. тела 17—50 см, хвоста 9—26 см; масса до 4,7 кг. На передних лапах второй—четвёртый пальцы длинные, с мощными когтями; на задних — второй и третий срастаются, разделены только когти (служат для чистки меха). Выводковая сумка открывается вниз и назад. Единственные среди сумчатых имеют плаценту (хориоаллантоидную); имплантация зародыша

Длинноносый бандикут (*Perameles nasuta*) **с детёнышем, влезающим в сумку.**

происходит как у плацентарных. 7—8 родов, 17—19 видов, в Австралии, Тасмании, Нов. Гвинее и ряде др. о-вов. Наземные формы передвигаются прыжками. Большинство видов насекомоядны. Один раз в год рождают 2—8 детёнышей. У Б. самая короткая среди млекопитающих беременность — 12,5 сут. Некоторые Б. служили объектом промысла (ради шкурки и мяса). 2 вида в Красной книге МСОП. См. также рис. 14, 15 в табл. 49.

БАНКИ́ВСКИЙ ПЕТУ́Х (*Gallus gallus*), птица сем. фазановых; один из четырёх известных видов диких кур. У петуха голова, шея и грудь золотисто-рыжие, хвост скрывают удлинённые чёрно-зелёные перья надхвостья. Курица по окраске походит на серовато-бурых беспородных кур. Дл. ок. 66 см. Распространён в Индии и Юго-Вост. Азии. В одомашненном состоянии завезён на Яву, Филиппины, Нов. Гвинею и о-ва Полинезии, где местами вновь одичал. Обитает в равнинных и горных джунглях, держится скрытно. Кормится на земле, ночует на деревьях. От Б. п., одомашненного в Индии и завезённого впоследствии в Европу, произошли многочисл. породы домашних кур. См. рис. 3 при ст. *Фазановые*.

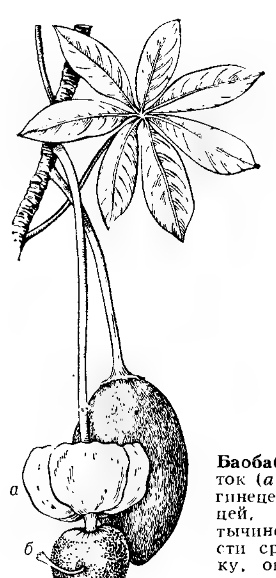
БАНТЕ́НГ (*Bos javanicus*), млекопитающее рода быков. Иногда выделяют с гауром и купреем в род *Bibos*. Дл. тела ок. 2 м, выс. в холке ок. 1,5 м. Рога дл. 40—50 см, загнуты вверх в виде полумесяцев. Ареал — Бирма, п-ова Индокитай, Малакка, о-ва Суматра, Ява, Бали, Калимантан. Многочислен. В диком состоянии сохранился (к 70-м гг. 20 в.) лишь на о-вах Ява и Калимантан. В Красной книге МСОП. Б. одомашнен 6—5 тыс. лет назад. Домашняя форма — балийский скот.

БАНЬЯ́Н, фикус бенгальский (*Ficus benghalensis*), дерево из рода фикус. Начинает своё развитие как эпифит, образует многочисленные возд. корни,

Баньян (одно дерево).

к-рые достигают земли, укореняются и приобретают облик и функцию стволов, крона сильно разрастается, а дерево-хозяин гибнет. В итоге образуется необычное дерево-роща. С предгорий Гималаев широко распространился по всей Индии, где в течение веков выращивается в деревнях ради густой тени. Считается священным, т. к. предание связывает это дерево с Буддой. Б. наз. ещё неск. видов фикуса, отличающихся крупными размерами и толстыми возд. корнями.

БАОБА́Б (*Adansonia digitata*), дерево сем. бомбаксовых. Ствол выс. до 20 м, очень толстый (диам. 4—10 м). Листья пальчатосложные, опадающие в жаркий сезон. Цветки крупные, диам. 12—20 см, белые, ароматные, одиночные, свисающие вниз на длинных цветоножках; опыляются летучими мышами. Плод — продолговатая коробочка дл. до 40 см; плоды распространяют обезьяны и антилопы. Б.— характерное растение африканских саванн, интродуцирован на Мадагаскар и в засушливые районы Азии. Живёт до 4—5 тыс. лет. Древесина рыхлая, содержащая большой запас воды, часто загнивает, отчего ствол



Баобаб, плод и цветок (*а* — венчик, *б* — гинецей, *в* — андроцей, длинные нити тычинок в нижней части срослись в трубку, окружающую гинецей).

Б. обычно полый. Из коры Б. получают волокно для изготовления верёвок, рыболовных сетей, тканей для одежды; из мякоти плодов приготовляют прохладит. напитки. Интродуцирован во мн. тропич. странах. Др. виды рода *Adansonia* (всего 9) растут преим. на Мадагаскаре, а также в Сев. Австралии.

БАРАБА́ННАЯ ПЕРЕПО́НКА (membrana tympani), тонкая соединительнотканная мембрана в ухе наземных позвоночных, отграничивающая наружный слуховой проход от барабанной полости. Отсутствует у хвостатых и безногих земноводных, роющих змей. Звуковые волны, достигая Б. п., вызывают её колебания, к-рые передаются преим. посредством слуховых косточек во внутр. ухо. См. рис. при ст. *Ухо*.

БАРАБА́ННАЯ ПО́ЛОСТЬ (cavum tympani), полость среднего уха у наземных позвоночных. Развивается из полости жаберной щели (см. *Брызгальце*). У хвостатых и безногих земноводных, нек-рых змей утрачена. Заполненная воздухом Б. п. вмещает слуховые косточки и сообщается с полостью глотки евстахиевой трубой. У нек-рых позвоночных, особенно у млекопитающих, наблюдается разрастание Б. п. и усиление её функций за счёт формирования слуховых барабанов и дополнит. слуховых полостей в прилежащих отделах черепа. Развитие в этих отделах губчатой костной ткани способствует обострению «пространственного слуха» особенно у части водных и подземных животных, а также верблюдов и нек-рых обезьян. Соединение Б. п. с резонансными камерами, настроенными на наиболее важные в жизни животных звуковые частоты (коммуникативные сигналы, звуки, издаваемые хищными животными и их жертвами), повышает избират. чувствительность органов слуха. См. рис. при ст. *Ухо*.

БАРАСИ́НГА, болотный олень (*Cervus duvauceli*), млекопитающее рода оленей. Окраска янтарно-жёлтая или золотисто-коричневая. У самцов своеобразные рога с длинными надглазничными отростками, изогнутым стволом и кроной отростков на вершине. Дл. тела ок. 180 см, масса 280 кг. Распространён в центр. и сев.-вост. частях Индии, в Непале. Завезён в Австралию. Обитает в болотистых саваннах (шерсть не намокает, копыта хорошо раздвигаются). Под угрозой исчезновения, в Красной книге МСОП.

БАРБАРИ́С (*Berberis*), род растений сем. барбарисовых порядка лютиковых. Вечнозелёные или листопадные кустарники, иногда небольшие деревья. Листья на длинных побегах превращены в колючки, в пазухах к-рых развиваются укороченные побеги с пучком зелёных листьев. Цветки в кистях, обоеполые, правильные, мелкие, жёлтые. Плоды ягодообразные, красные или чёрные. Ок. 500 видов, в Евразии, Сев. Африке и Америке; в СССР — 17 видов, гл. обр. в Ср. Азии и на Кавказе. Наиболее распространён Б.обыкновенный (*B. vulgaris*); опыляется шмелями и пчёлами, плоды распространяют птицы и млекопитающие. Медонос; лекарств. растение; плоды используют в кондитерской пром-сти и в качестве приправы. Этот и мн. др. виды разводят как декоративные. 2 казахстанских вида — Б. каркаралинский (*B. Karkaralensis*) и Б. илийский (*B. iliensis*) — в Красной книге СССР.

БА́РБУСЫ, 1) то же, что *усачи*; 2) ок. 50 видов аквариумных рыб сем. карповых, близких к усачам родов: *Puntius* (безусые), *Capoeta* (пара усиков) и *Barbodes* (2 пары усиков). Некрупные, ярко окрашенные стайные рыбки из пресных водоёмов Юж. и Юго-Вост. Азии, Африки. Половозрелость в возрасте ок. года. Плодовитость до неск. сотен икринок. Живут 3—4 года. Выведено много декор. форм.

БАРИБА́Л, чёрный медведь (*Ursus americanus*), млекопитающее сем. медвежьих; иногда выделяют в отд. род *Euarctos*. Дл. тела в среднем 1,75 м, выс. в холке ок. 1 м; масса до 150 кг. Окраска обычно чёрная, реже палево-серая, конец морды светло-жёлтый. Обитает в лесах Сев. Америки. Преим. растительнояден, иногда нападает на диких копытных и на домашних животных. На зиму залегает в берлогу. Детёныши (обычно 2—3) рождаются в январе — феврале. Объект спорт. охоты. В ряде мест истреблён, в нац. парках и заповедниках США многочислен. См. рис. 6 при ст. *Медвежьи*.

БАРОТОЛЕРА́НТНЫЕ БАКТЕ́РИИ (от греч. báros — тяжесть и лат. tolerans — выдерживающий), способны расти при давлении в неск. сотен (до 1400) атмосфер. Нек-рые виды Б. б., т. н. факультативные барофилы, предпочитают давления в 100—350 атм. Облигатные барофилы (не размножаются при 1 атм) представлены единичными формами. Обитают Б. б. преим. в морях и океанах на больших глубинах, в нефтяных скважинах, но встречаются и в почве.

● Жизнь микробов в экстремальных условиях, пер. с англ., М., 1981.

БАРОХО́РИЯ (от греч. báros — тяжесть и *...хория*), самопроизвольное осыпание зрелых диаспор под действием силы тяжести. Обычна у сорных растений (крестоцветные, маревые, амарант, щетинник, пырей). У специализированных засорителей имеются особые участки отделительной ткани, облегчающие опадение зрелых плодов (виды овсюга, гумая, эгилопса, конопля сорная, горец льняной и др.). Б. свойственна видам с высокой плодовитостью и длит. жизнеспособностью семян; нередко эти виды обладают и гетерокарпией.

БАРРАКУ́ДОВЫЕ, морские щуки (Sphyraenidae), семейство рыб отр. кефалеобразных. Дл. до 3 м (обычно ок. 1 м). Форма тела щуковидная. Рот большой, зубы мощные, передние — клыковидные. 1 род — барракуды (*Sphyraena*), ок. 20 видов, в тропич. и субтропич. водах Атлантич., Тихого и Индийского океанов; в СССР — 2 вида (оба редки): мелкочешуйная сфирена (*S. sphyraena*), в Чёрном м., и *S. pinguis*, в Японском м. Хищники; образуют небольшие стаи. Половая зрелость в 2—4 года (в тропич. морях). Нерест порционный, икра пелагическая. Крупные Б. опасны для человека. Объект промысла. См. рис. 1 при ст. *Кефалеобразные*.

БАРСУ́К (*Meles meles*), млекопитающее сем. куньих. Единств. вид рода; иногда выделяют 3 вида. Дл. тела 60—90 см, хвоста 12—24 см. Окраска спины и боков серебристо-серая, низ черноватый; по бокам головы обычно тёмные полосы, тянущиеся от носа к ушам. Конечности стопоходящие, пальцы удлинённые, когти большие, изогнутые. Обитает в Евразии, в смешанных и таёжных лесах, степях, полупустынях. Живёт в подземных норах по склонам песчаных холмов, оврагов и балок. В сев. р-нах впадает в зимний сон. Детёнышей 1—6, чаще 2. Всеяден (корневища, ягоды, орехи, грибы, мелкие позвоночные и беспозвоночные). Промысловое значение невелико (мех малоценен, волос используется для кистей, сало считается целебным). См. рис. 9 при ст. *Куньи*.

БАРХА́ННАЯ КО́ШКА (*Felis margarita*), млекопитающее рода кошек. Один из самых мелких представителей семейства — дл. тела 43—57 см, хвоста 28—35 см. Уши низко поставлены, треугольной формы; подошвы густо покрыты волосами. Шерсть мягкая, зимой пушистая. Окраска бледно-серая, однотонная. Распространена в Сев. Африке, Азии (Синайский п-ов, п-ов Аравия, Передняя и Ср. Азия); в СССР — в Ср. Азии, на Ю.-З. Казахстана. Придерживается песчаных пустынь. Активна днём. Роет норы или использует норы др. зверей. Питается грызунами (полезна) и птицами. Б. ч. года может обходиться без воды. 1 подвид в Красной книге МСОП.

БА́РХАТ, бархатное дерево, то же, что *феллодендрон*.

БА́РХАТЦЫ (*Tagetes*), род трав сем. сложноцветных. Растения с характерным запахом, обусловленным эфирными маслами, к-рые образуются желёзками, расположенными на листочках обёртки и листьях. Ок. 35 видов, только в Америке. Неск. однолетних видов — мексиканские Б. прямостоячие (*T. erecta*), Б. тонколистные (*T. tenuifolia*) и Б. отклонённые (*T. patula*) — широко используются в цветоводстве; обильно цветут до глубокой осени. На своей родине мн. виды Б. используются как лекарств. и ритуальные растения.

БАТА́Т, сладкий картофель (*Ipomoea batatas*), многолетнее (в культуре часто однолетнее) растение из рода ипомея. Вероятно, происходит от дикого вида ипомеи трёхлопастной (*I. trifida*), распространённой в долинах от Мексики до Боливии (предполагаемая родина Б.). Многочисл. сорта с древности возделывают в тропиках и субтропиках. В Африку завезён португальцами, в Европу доставлен Х. Колумбом с о. Гаити, в Сев. Америку — испанцами. Особенно широко выращивают Б. в Индонезии, Китае, Японии, на юге США. Клубни Б. используют в пищу, на корм скоту, для технич. целей (спирт, патока). Стебли Б. ползучие или лазящие, дл. 1—5 м, легко укореняются в узлах. Цветение в умеренных широтах редкое, в тропиках частое, но семена обычно не образуются, поэтому размножают гл. обр. стеблевыми черенками. Иногда бататом неправильно наз. виды ямса.

БАТИА́ЛЬ (от греч. bathýs — глубокий), зона мор. дна, соответствующая континентальному склону (от 200—500 до 3000 м). Верх. граница Б. зависит от глубины, на к-рой пологий шельф переходит в сравнительно крутой склон. Б. окаймляет все материки и занимает ок. 15% площади дна океана. Б.— зона сноса и перемещения донных осадков с мелководий к ложу океана. Характеризуется быстрым нарастанием глубины и гидростатич. давления, практически полным отсутствием света, постепенным понижением темп-ры. Фотосинтезирующих растений нет, есть только бактерии и грибы. Животные существуют только за счёт органич. веществ, получаемых из поверхностного слоя моря. Исключение составляют обнаруженные в 1979 «оазисы» жизни вблизи подводных выходов термальных вод в р-нах рифтовых разломов на глубинах 2500—3000 м. В этих водах бурно развиваются автотрофные хемосинтезирующие бактерии, за счёт к-рых существует богатая и своеобразная донная

фауна (напр., погонофоры — вестиментиферы с трубками дл. до 3 м и толщиной до 5 см) с биомассой до неск. кг/м². Для Б. характерны мн. виды плеченогих, нек-рые морские перья, десятиногие ракообразные, моллюски, иглокожие и др.; из придонных рыб обычны долгохвосты, угольная рыба. В целом, на протяжении Б. облик фауны изменяется с мелководного на глубоководный. Биомасса донной фауны обычно составляет граммы, иногда десятки г/м². См. схему 1 в ст. *Экологическая зональность водоёмов*.

БАТИНЕЛЛА́ЦЕИ (Bathynellacea), отряд высших раков. Тонкое червеобразное тело (дл. до 5,4 мм) и короткие конечности позволяют Б. передвигаться по узким ходам между частицами грунта. Карапакса и глаз нет. Все грудные сегменты свободны, их конечности двуветвисты, а отростки (эпиподиты) принимают участие в дыхании. Брюшные сегменты не отличаются от грудных. Брюшные ноги на 1—2-м сегментах редуцированы или их нет. Уроподы двуветвистые, хорошо развиты. Ок. 70 видов. Обитают гл. обр. в подземных водах. См. рис. 10 при ст. *Ракообразные*.

БАТМОГЕНЕ́З (от греч. bathmós — ступень и *...генез*), идеалистическая эволюц. концепция Э. Копа (1871), согласно к-рой в основе прогрессивного развития живых существ лежит внутр. стремление к самосовершенствованию — сила роста, или батмизм. Концепция Б. исходит из того, что развитие низших организмов происходит под влиянием физико-химич. факторов среды, а у более высокоразвитых организмов гл. значение приобретает употребление и неупотребление органов (ср. *Ламаркизм*). Коп считал, что с появлением разума эволюц. преобразования осуществляются путём сознательного выбора. Именно сознательный выбор на основе присущей, согласно Б., всему живому силы роста создаёт новые адаптации организмов, а естеств. отбор лишь сохраняет или уничтожает их. Концепция Б. автогенетична, во многом сходна с учением Ламарка и лежит в основе психоламаркизма. См. также *Неоламаркизм*.

● Филипченко Ю. А., Эволюционная идея в биологии, 3 изд., М., 1977; Cope E. D., The primary factors of organic evolution, Chi., 1904.

БАТРАХОЗА́ВРЫ, лягушкоящеры, рептилиоморфы (Batrachosauria, Reptiliomorpha), подкласс вымерших земноводных. Известны из девона — перми Сев. полушария, гл. обр. из Сев. Америки и Вост. Европы. Б.— самостоят. эволюц. ветвь, отделившаяся от архаичных лабиринтодонтов. Для Б. характерены тропибазальный череп, пятипалая кисть, фаланговая формула рептилийного типа; на спине у многих панцирь из костных пластинок. К низшим Б. относят отр. антракозавров, или эмболомеров (Anthracosauria, или Embolomeri),— активных водных хищников с удлинённым телом и хвостом. В отряд включают 5 сем. и до 20 родов. У высших Б.— отр. сеймуриаморфов (Seymouriamorpha) — тело относительно укороченное, с хорошо развитыми конечностями. Занимают промежуточное положение между архаичными лабиринтодонтами и древнейшими пресмыкающимися. 10 сем., ок. 25 родов, типичные представители — сеймурии, котлассия. Иногда сеймуриаморфов объединяют с частью котилозавров (проколофонами и парейазаврами) и черепахами в класс парарептилий (Parareptilia). Б.— руководящие ископаемые континентальных отложений карбона и перми.

БАТРАХООБРА́ЗНЫЕ (Batrachoidiformes), отряд костистых рыб. Известны с миоцена. Специализированная группа, родственная удильщикообразным, присоскообразным и, вероятно, пегасообразным. Первый спинной позвонок слит с черепом. Верхнеушных костей и рёбер нет. Три жаберные дуги, жаберные отверстия узкие. Брюшные плавники на горле. Колючки первого спинного плавника мощные. Одно совр. сем.— жабы-рыбы.

БАТРАХОСПЕ́РМУМ (*Batrachospermum*), род флоридеевых водорослей. Слоевища выс. до 10 см, фиолетового или сине-зелёного цвета, разветвлённые, с чётковидными побегами, несущими органы полового размножения. Карпоспоры развиваются в мелкие слоевища (5—10 мм) с ветвями (из одного ряда клеток), на к-рых образуются моноспоры; вершины ветвей развиваются в макроскопич. слоевища. Ок. 50 видов, широко распространены в пресных водах.

БАТРАХОТОКСИ́Н, стероидный алкалоид, содержащийся в яде нек-рых видов короткоголовых лягушек из рода листолазов (*Phyllobates*). Один из наиболее сильных природных небелковых токсинов. Специфически блокирует процесс нервно-мышечной передачи (вызывая деполяризацию мембран вследствие увеличения их проницаемости для ионов Na^+), нарушает проводимость сердечной мышцы. Действие Б. антагонистично действию тетродотоксина, блокирующего эффекты Б. Одно животное содержит ок. 50 мг Б.

БАЦИ́ЛЛЫ (от лат. bacillum — палочка), любые бактерии палочковидной формы. В узком смысле Б.— аэробные и факультативно анаэробные грамположит. палочковидные бактерии рода *Bacillus*, образующие термоустойчивые эндоспоры.

БАШМАЧО́К (*Cypripedium*), род растений сем. орхидных. Цветки крупные, разнообразной окраски. Один из листочков околоцветника в виде башмачка (отсюда назв.). Размножаются вегетативно за счёт боковых спящих почек, реже — семенами. Ок. 50 видов, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР —4 вида. В хвойных и широколиств. лесах Европ. части, Сибири и Д. Востока — Б. настоящий, или венерин башмачок (*C. calceolus*), Б. крупноцветковый (*C. macranthon*) и Б. пятнистый (*C. guttatum*); Б. Ятабе (*C. jatabeanum*) — на Д. Востоке. Нек-рые виды выращивают как декоративные; в оранжереях под этим назв. культивируют тропич. орхидеи из родов *Paphiopedilum* и *Phragmipedilum*. Б. настоящий — первая орхидея умеренного пояса, взятая под охрану (с 1878 в Швейцарии), ныне охраняется во всех европ. странах, в Красных книгах МСОП и СССР. Б. крупноцветковый также в Красной книге СССР.

БДЕЛЛОВИБРИО́НЫ (*Bdellovibrio*), род подвижных изогнутых бактерий, к-рые питаются др. живыми грамотрицательными бактериями (в т. ч. возбудителями опасных болезней). Аэробы. Прикрепляются к клетке жертвы и проникают в пространство между клеточной стенкой и мембраной. Жертва лизируется, а размножившиеся клетки Б. выходят наружу. Б. имеют важное значение для самоочищения загрязнённых вод.

БЕГЕМО́ТОВЫЕ (Hippopotamidae), сем. нежвачных парнокопытных. Кожа толстая, с редкими волосами; конечности короткие; морда расширена на конце; желудок из трёх отделов; нижние резцы и клыки (бивни) с постоянным ростом. 2 монотипных рода. У обыкновенного бегемота (*Hippopotamus amphibius*), или гиппопотама (от греч. hippopótamos — речная лошадь), дл. тела 4,0—4,5 м, хвоста 35—50 см, масса 1,3—3,2 (до 4,5)т. Туловище вытянутое, голова крупная, тяжёлая, с сильно выступающими глазами (может долго находиться в воде, выставляя над её поверхностью глаза, уши, ноздри). Кожные железы продуцируют красноватый секрет — «кровавый пот». Распространён южнее Сахары, исключая юг материка. Сохранился преим. в национальных парках. Держится стадами. Продолжительность жизни 40—50 лет. У карликового бегемота (*Choeropsis liberiensis*) дл. тела 170—185 см, хвоста — 15—17 см, масса 250—275 кг. Тело бочкообразное, приземистое, голова сравнительно маленькая, короткая. Секрет кожных желёз прозрачный. Распространён в Либерии, Гвинее, Сьерра-Леоне, Нигерии. Встречается поодиночке и парами. Продолжительность жизни ок. 35 лет. Бегемоты населяют разл. водоёмы с заводями и болотистыми берегами. Хорошо плавают и ныряют (обыкновенный бегемот в большей степени приспособлен к водному образу жизни, чем карликовый, и в поисках пищи не удаляется далеко от воды). Активны ночью. Растительноядны. Самки рождают одного детёныша (у обыкновенного — в воде). Охота запрещена. Являются объектом браконьерства (ради мяса и кожи). Карликовый бегемот малочислен, в Красной книге МСОП.

БЕГО́НИЕВЫЕ, порядок (Begoniales) и семейство (Begoniaceae) двудольных растений. Травы, нередко кустарники и деревья. Листья очерёдные, б. ч. простые, с прилистниками или без них. Цветки однополые, в пазушных соцветиях. Тычинки обычно многочисленные. Гинецей паракарпный; завязь б. ч. нижняя. Семена с прямым зародышем, в осн. без эндосперма. 2 сем.: датисковые (Datiscaceae) и Б. Сем. Б. включает суккулентные травы, редко низкие кустарники и лианы. Листья, как правило, асимметричные, пальчатолопастные, с крупными прилистниками. Цветки часто ярко окрашенные, б. ч. несколько неправильные, однодомные. Плод — коробочка. 5 родов, св. 900 видов, во влажных тропиках и субтропиках, гл. обр. в Юж. Америке. Наиболее крупный род в сем.— бегония.

БЕГО́НИЯ (*Begonia*), род растений сем. бегониевых. Многолетние травы с толстым корневищем или клубнями, редко кустарники или лианы, цепляющиеся при помощи корней. Листья разнообразной окраски, часто с ярким опушением; в пазухах листьев часто развиваются луковички, служащие для вегетатив. размножения. Ок. 900 видов, в тропиках и субтропиках. Мн. виды и их гибриды широко разводят как декор. растения.

БЕГУНКО́ВЫЕ (Cursoriidae), семейство ржанкообразных. Иногда Б. считают подсемейством или только родом сем. тиркушковых. Ноги длинные, трёхпалые. 4 рода, 10 видов, в Африке, Юго-Зап. Азии и в Австралии; в СССР 1 вид — бегунок (*Cursorius cursor*), в Юж. Туркмении. Б.— обитатели пустынных засушливых мест. Кормятся на земле. В кладке 2—3 яйца. Африканский бегунок (*Rhinoptilus africanus*) откладывает одно яйцо, к-рое зарывает наполовину в песок, увлажняя его отрыгиваемой водой; в жаркое время дня самка и самец поочерёдно стоят над ним и потом над птенцом, защищая его от перегрева.

БЕ́ДРЕНЕЦ (*Pimpinella*), род растений сем. зонтичных. Многолетние, редко дву-

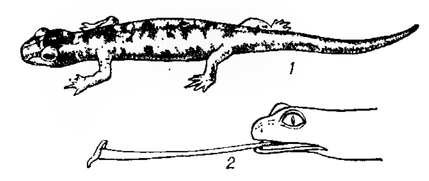
или однолетние травы с перистыми листьями. Цветки белые. Плоды яйцевидно шаровидные, слегка сжатые с боков. Ок. 150 видов, в Евразии и Африке, неск. видов в Америке; в СССР — 25 видов, гл. обр. на Кавказе. Широко распространён Б. камнеломковый (*P. saxifraga*), растёт на лугах, лесных опушках, вдоль дорог и полей. Молодые листья его пригодны для салатов, корни используют как приправу к пище, плоды — как пряность. Медонос. Пастбищный корм для скота (как и нек-рые другие виды Б.).

БЕДРО́ (femur) у членистоногих, третий или четвёртый от основания членик ноги, подвижно сочленённый мышелком с соседними. У позвоночных — верх. отдел тазовой конечности (от тазобедренного до коленного сустава) со всеми тканями, лежащими в области бедренной кости. Для Б. человека в связи с прямохождением характерно сильное развитие т. н. шероховатой линии (у человекообразных обезьян отсутствует), к-рая образует гребень (пилястр), укрепляющий кость и служащий местом прикрепления мышц. См. рис. при ст. *Скелет*.

БЕЗВРЕ́МЕННИК, зимовник (*Colchicum*), род многолетних трав сем. мелантиевых (Melanthiaceae) порядка лилейных. Растения с коротким стеблем и клубнелуковицей. Цветки (1—8) крупные, разл. окраски. Растения нек-рых видов цветут поздней осенью, плоды же (коробочки) образуются след. весной (отсюда назв.). Ок. 60 видов, гл. обр. в странах Средиземноморья, в Иране и на В.— до Сев. Индии; в СССР — 11 видов, б. ч. в предгорьях и горах Кавказа, нек-рые в Крыму, Ср. Азии. Все части растений очень ядовиты, т. к. содержат алкалоиды (в т. ч. колхицин). Б. великолепный (*C. speciosum*), Б. осенний (*C. autumnale*) и др. разводят как декоративные. Эндемик СССР (Молдавия, Одесская обл.). Б. Фомина (*C. fominii*) — в Красной книге СССР.

БЕЗЗУ́БКИ (*Anodonta*), род пресноводных двустворчатых моллюсков сем. Unionidae. Раковина (дл. до 20 см) обычно тонкостенная, внутри с перламутром. Замковых зубов нет (отсюда назв.). Раздельнополы, встречаются популяции гермафродитов. Из оплодотворённых яиц, к-рые самка вынашивает в жабрах, выходят личинки — глохидии (до 600 тыс.). Выброшенные из материнского организма глохидии нек-рое время парят в воде, а затем прикрепляются к покровам и жабрам рыб, где до превращения во взрослую особь ведут паразитич. образ жизни. Ок. 15 видов, в Европе, Передней и Ср. Азии и в Сибири; в СССР — 10 видов. Обитают в стоячих или медленно текущих водах, ползают по илистому или песчаному грунту. Фильтраторы. Личинки и молодь поедаются рыбами. Мясо и раковина Б. идут на корм домашним животным.

БЕЗЛЁГОЧНЫЕ САЛАМА́НДРЫ (Plethodontidae), семейство хвостатых земноводных. Дл. 5—15 см. Лёгкие редуцированы (отсюда назв.), сердце двухкамерное; газообмен осуществляется через кожу и слизистые оболочки ротовой полости. 22 рода, 215 видов, в Америке и Юж. Европе. Большинство Б. с.— постоянноводные формы (обитают в горных ручьях, лесных и пещерных водоёмах, колодцах), есть и наземные, среди к-рых — роющие (*Batrachoseps*) и лазающие по деревьям



Пещерная саламандра (*Hydromantes genei*): *1* — общий вид; *2* — стебельчатый язык с хлопушкой на конце.

(*Aneides*). Питаются мелкими беспозвоночными. Пещерные Б. с. (*Hydromantes*) ловят насекомых длинным языком, к-рый они выбрасывают на расстояние, равное почти половине длины животного. Яйца и личинки развиваются в воде или на суше (под камнями, во влажной почве, в дуплах, норах грызунов). В наземных условиях самка обычно оберегает кладку яиц, обвивая её своим телом. Развитие с метаморфозом или из яиц сразу появляются вполне развитые особи. Иногда пожизненно сохраняются личиночные признаки (частичная неотения). Нек-рые живородящи. 2 вида в Красной книге МСОП.

БЕЗНО́ГИЕ ЗЕМНОВО́ДНЫЕ (Apoda, Gymnophiona), отряд земноводных. Дл. 30—120 см. Своеобразные животные, характеризующиеся как крайней специализацией, так и примитивностью строения. В связи с приспособлением к подземному, роющему образу жизни тело Б. з. приобрело червеобразную, удлинённую форму с многочисл. кольцевидными складками голой кожи (до 400), обильно покрытой слизью многочисл. желёз. Конечностей нет, общее число позвонков 200—300, рёбра и хвост короткие. Голова слабо отграничена от туловища, рот сдвинут вниз, глаза недоразвиты, обычно скрыты под кожей или просвечивают через неё, иногда перекрыты костями. Барабанной перепонки и среднего уха нет, но хорошо развиты обоняние и осязание; характерно маленькое втяжное щупальце на голове. В связи с наземным образом жизни возникло внутр. осеменение. Примитивными морфологич. признаками служат мелкие костные чешуйки в коже у нек-рых Б. з. (напр., у рыбозмеев, настоящих и водных червяг — единств. случай развития кожного скелета у совр. земноводных), а также хорошо развитые покровные кости черепа. 3 семейства, 37 родов, ок. 170 видов, во влажных тропиках Африки, Азии, Америки. Большинство Б. з. обитает во влажной почве (нек-рые — в воде), по берегам рек, озёр. Движение осуществляется посредством змееобразных изгибаний тела. Питаются почвенными и др. беспозвоночными. Большинство Б. з. откладывает от 5 до 30 богатых желтком яиц, из к-рых у одних видов выводятся личинки, заканчивающие метаморфоз в воде, у других — развитие завершается в яйце; водные виды живородящи.

БЕЗУСЛО́ВНОЕ ТОРМОЖЕ́НИЕ, внешнее торможение, форма торможения (подавления, ослабления) текущей условнорефлекторной деятельности безусловным, напр. ориентировочным, рефлексом при действии постороннего раздражителя. Б. т. обеспечивает выполнение элементарных поведенч. адаптаций и присуще всем представителям животного мира с развитой ЦНС. Понятие «Б. т.» введено И. П. Павловым, к-рый относил его к врождённому свойству нервной системы. Он выделял гаснущее Б. т., постепенно затухающее при ослаблении ориентировочного рефлекса, и постоянное Б. т., возникающее при патологич. процессах в организме. К Б. т. также относится запредельное торможение (нейроны имеют предел работоспособности — отсюда назв.), образующееся в ответ на очень сильные раздражители и имеющее, по Павлову, охранит. значение. Б. т. составляет физиол. основу отвлечения внимания и его переключения. Биол. значение Б. т. велико, ибо оно способствует сохранению жизни организма, начиная с самых ранних этапов онтогенеза. Б. т. относят к *центральному торможению*.

БЕЗУСЛО́ВНЫЕ РЕФЛЕ́КСЫ, видовые рефлексы, относительно постоянные, стереотипные, генетически закреплённые реакции организма на внутренние и внешние раздражители (стимулы), осуществляемые при посредстве ЦНС. Термин «Б. р.» введён И. П. Павловым для обозначения рефлексов, безусловно возникающих при действии соответствующих раздражителей на рецепторы (выделение слюны при попадании пищи в рот, отдёргивание руки при уколе пальца и др.). Возбуждение от рецептора передаётся эффектору по пути, наз. *рефлекторной дугой*. Любой Б. р. обеспечивается мн. отделами ЦНС, но в осн. он связан с деятельностью низших её этажей (ганглии, спинной мозг, ствол головного мозга и др.). Важная роль в механизме Б. р. принадлежит обратной афферентации — информации о результатах и степени успешности совершённого действия. В целом Б. р. обеспечивают приспособит. поведение животного к постоянным, привычным для него условиям среды.

Б. р. изменяются в ходе фило- и онтогенеза, зависят от влияния на них др. рефлексов, состояния ЦНС, эндокринной системы и др. факторов. Б. р. в «чистом виде» — сосательный рефлекс у новорождённых, к-рый с возрастом утрачивается. По мере созревания организма появляются новые Б. р., напр. половые. У взрослых животных «чистые» Б. р. практически не обнаруживаются — все они «обрастают» *условными рефлексами*. Различия между Б. р. и условными рефлексами носят относит. характер. И. П. Павлов и А. А. Ухтомский считали, что нек-рые условные рефлексы при определённых условиях могут закрепляться в процессе эволюции, однако этот вопрос остаётся дискуссионным. Поэтому классификация Б. р. весьма затруднена. В соответствии с характером действующего раздражителя и биол. смыслом ответной реакции в школе Павлова различали пищевые, половые, оборонительные, ориентировочные и др. Б. р. В особую группу врождённых стереотипных сложнорефлекторных актов выделяют инстинкты.

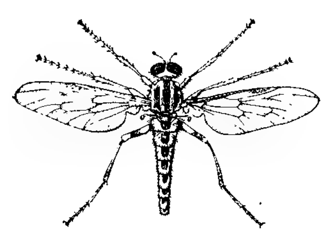
БЕЗУ́ХИЕ ВАРА́НЫ (Lanthanotidae), семейство ящериц. Единств. представитель — калимантанский варан (*Lanthanotus borneensis*). Дл. до 40 см, тело покрыто мелкой чешуёй; вдоль спины и короткого хвоста неск. рядов роговых конич. бугорков. От варанов отличаются отсутствием верх. височной дуги и наличием зубов на нёбных и крыловидных костях. Язык способен втягиваться в особое влагалище. Наруж. ушные отверстия отсутствуют (отсюда назв.). В подвижном ниж. веке — круглое прозрачное окно. Образ жизни Б. в. почти не изучен. Встречаются только на С.-З. о. Калимантан.

БЕЗЪЯЗЫ́ЧНЫЕ (Aglossa), подотряд бесхвостых земноводных. Язык редуцировался в связи с постоянным обитанием в воде и способом захвата пищи.

К Б. относят 1 сем.— пиповых (Pipidae), к-рое объединяет подсем. когтистых лягушек и пип.

БЕЙРА (*Dorcatragus megalotis*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела ок. 90 см, высота в холке ок. 60 см. Сходна с дикдиком, иногда их объединяют в один род. Распространена в Сомали и Эфиопии, в гористых местностях. В Красной книге МСОП.

БЕКАСНИЦЫ (Rhagionidae), семейство двукрылых насекомых подотр. прямошовных короткоусых. Дл. 4—15 мм. Ок. 500 видов, распространены широко. В СССР — ок. 100 видов, обычен род *Rhagio*, гл. обр. в лесах. Хищники. Питаются мелкими насекомыми, дождевыми



Бекасница обыкновенная (*Rhagio scolopaceus*).

червями. Мухи сидят обычно на стволах и листьях деревьев головой вниз, самки нек-рых видов сосут кровь позвоночных (в СССР такие Б. не встречаются). Личинки живут во влажной почве, лесной подстилке, отмирающей древесине, нек-рые (*Vermileo*, *Vermitiges*) строят в сухом песке ловушки-воронки, подобно личинкам муравьиных львов.

БЕКАСЫ (*Gallinago*), род ржанковых. Клюв длинный, в вершинной части его многочисл. ячейки с осязат. органами, помогающими находить добычу при зондировании грунта. 13 видов, распространены широко, кроме Австралии. В СССР — 6 видов: бекас (*G. gallinago*), распространённый широко, дупель, лесной дупель (*G. megala*) и др. Мн. Б. полигамы. Для Б. характерны токовые полёты, во время к рых боковые рулевые перья издают своеобразные звуки (у бекаса они напоминают блеяние овцы). Б.— объект охоты. Японский бекас (*G. hardwickii*) — в Красной книге СССР.

БЕККРОСС (от англ. back — назад, обратно и cross — скрещивание), возвратное скрещивание, скрещивание гибрида первого поколения с одной из родительских форм или аналогичной ей по генотипу формой. В узком смысле Б.— скрещивание гетерозиготного по определённым генам организма с особями, гомозиготными по этим генам. Б. используется для выявления генотипич. структуры особи (см. *Анализирующее скрещивание*), а также для преодоления стерильности отдалённых гибридов первого поколения.

БЕКМАНИЯ (*Beckmannia*), род растений сем. злаков. Многолетние или однолетние травы с линейными листьями. Колоски с 1—2 обоеполыми анемофильными цветками, собраны в густые односторонние метёлки. Зерновки опадают вместе с колосками, распространяются ветром или водными потоками. 2 вида — Б. обыкновенная (*B. eruciformis*) и Б. восточная (*B. syzigachne*), в умеренном, частично в субтропич. поясах Евразии и Сев. Америки, в СССР — почти всюду, кроме Крайнего Севера. Обитают на влажных лугах, галечниках, по берегам рек и водоёмов, на засолённых почвах. Пастбищные и сенокосные растения, введены в культуру.

БЕЛАЯ КУРОПАТКА (*Lagopus lagopus*), птица сем. тетеревиных. Дл. до 46 см, масса 400—870 г. Оперение летом буро-коричневое, зимой белое. Пальцы оперены, особенно густо зимой. Распространена на С. Евразии и Сев. Америки, в СССР — в тундрах, на моховых болотах в лесах, берёзово-осиновых рощах с кустарником в зоне лесостепи и в кустарниковых горных тундрах в Сибири; ареал в лесной зоне сокращается. Зимой из сев. р-нов тундры бо́льшая часть Б. к. откочёвывает в лесную зону, держась в это время стаями. Преим. растительноядные, зимой осн. корм — ивовые почки. В кладке 8—12 яип. В сев. р-нах Б. к.— объект промысла.

БЕЛАЯ СОВА, полярная сова (*Nyctea scandiaca*), птица сем. совиных. Дл. 53—66 см, масса до 2 кг. Самцы заметно мельче самок. Пальцы оперённые. Старые самцы почти белые, самки и молодые — с коричневато-бурыми поперечными пестринами. Гнездится в тундрах Евразии и Сев. Америки, зимой откочёвывает к Ю. Гнёзда на земле, в кладке 3—11 яип, число к рых зависит от обилия осн. корма — леммингов. См. рис. 3 при ст. *Совообразные*.

БЕЛЁК, новорождённый детёныш нек-рых тюленей, напр. дальневост. подвида обыкновенного тюленя — ларги.

БЕЛЕМНИТЫ (Belemnitida), отряд вымерших головоногих моллюсков. Жили с карбона до палеогена, расцвет в юре — мелу, когда были распространены по всему земному шару. Ок. 70 родов. Внешне, по-видимому, близки к кальмарам. Имели внутр. раковину, состоящую из камерной части (фрагмокона), редуцированной части жилой камеры пластинчатой формы (проостракума) и сигарообразного или ланцетовидного тела дл. до 40 см (ростра). Широко встречающиеся в отложениях ростры Б. наз. «чёртовыми пальцами». Обитали в морях. Хищники. Руководящие ископаемые. См. рис. 6 при ст. *Моллюски*.

● Найдин Д. П., Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов, М., 1969.

БЕЛЕНА (*Hyoscyamus*), род трав сем. паслёновых. Цветки в олиственных кистеобразных или колосовидных соцветиях-извилинах. Ок. 20 видов, в Евразии, Африке и на Канарских о-вах; в СССР — ок. 10 видов. Б. чёрная (*H. niger*), растущая на пустырях, вдоль дорог, на паровых полях и залежах почти по всему СССР,— сорное, ядовитое и лекарств. растение; содержит алкалоиды (гиосциамин и др.).

БЕЛИЧЬИ (Sciuridae), семейство грызунов. Известны с миоцена. Дл. тела 6—60 см. 25 родов (по др. системам, до 39): белки, тонкопалые суслики (единств. вид), бурундуки, суслики, сурки, луговые собачки и др. Ок. 230 видов, в умеренном, субтропич. и тропич. поясах Евразии, Африки, Сев. Америки и на С. Юж. Америки; в лесах, на открытых равнинах, а также в тундре и на высокогорьях до выс. 3800 м. В СССР — 5 родов, 22 вида. Образ жизни древесный (белки), полудревесный (бурундуки) и наземный (сурки, суслики). Большинство активны днём. Зимой многие впадают в спячку. Осн. пища — растительная, нек-рые делают запасы. Размножаются 1—3 раза в год. 6 видов в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 1 — 6 при ст. *Грызуны*.

● Громов И. М. [и др.], Наземные беличьи (Marmotinae), М.— Л., 1965 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, в. 2).

БЕЛКИ (*Sciurus*), род беличьих. Дл. тела 20—31 см. Хорошо лазают и передвигаются по деревьям. Длинный (20—30 см) пышный хвост служит рулём при прыжках. Ок. 40 видов, в Сев. полушарии и на С. Юж. Америки, в горных и равнинных лесах, включая островные леса, лесостепи и лесотундры. В СССР — обыкновенная Б. (*S. vulgaris*) и кавказская, или персидская (*S. anomalus*). Обыкновенная Б. акклиматизирована в Крыму, на Тянь-Шане и Кавказе. Б. активны утром и вечером. Живут в дуплах и гнёздах. Питаются семенами, почками, ягодами и грибами. Обыкновенная Б. 2 раза в год рождает по 3—10 голых слепых детёнышей. Численность резко колеблется в разные годы в зависимости от урожая кормов (гл. обр. семян ели и др. хвойных). Нек-рые виды иногда совершают дальние миграции, переплывая реки, озёра. Обыкновенная Б.— один из осн. объектов пушного промысла СССР. См. рис. 1 при ст. *Грызуны*.

● Кирис И. Д., Белка, Киров, 1973.

БЕЛКИ, протеины, высокомолекулярные органич. соединения, построенные из остатков аминокислот. Играют первостепенную роль в жизнедеятельности, выполняя многочисл. функции в их строении, развитии и обмене веществ. Мол. м. Б. от ~ 5000 до мн. миллионов. Бесконечное разнообразие белковых молекул (в Б. входят, как правило, 20 α-L аминокислот), обусловленное разл. последовательностью аминокислотных остатков и длиной полипептидной цепи, определяет различия их пространств. структуры, химич. и физич. свойств. Б. обладают амфотерными свойствами и не проникают через полупроницаемые мембраны. Единой классификации Б. не существует. В зависимости от формы белковой молекулы различают фибриллярные и глобулярные Б., от выполняемой ими функции — структурные, каталитические (ферменты), транспортные (гемоглобин, церулоплазмин), регуляторные (нек-рые гормоны), защитные (антитела, токсины) и др.; от состава — простые Б. (протеины, состоят только из аминокислот) и сложные (протеиды, в состав к-рых наряду с аминокислотами входят углеводы — гликопротеиды, липиды — липопротеиды, нуклеиновые к-ты — нуклеопротеиды, металлы — металлопротеиды и т. д.); в зависимости от растворимости в воде, растворах нейтральных солей, щелочах, кислотах и органич. растворителях — альбумины, глобулины, глютелины, гистоны, протамины, проламины. Биол. активность Б. обусловлена их необыкновенно гибкой, пластичной и в то же время строго упорядоченной структурой, позволяющей решать проблемы узнавания на уровне молекул (см. *Комплементарность*), а также осуществлять тонкие регулирующие воздействия. Различают следующие уровни структурной организации Б.: первичную структуру (последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи); вторичную (укладку полипептидной цепи в α спиральные участки и β структурные образования); третичную (трёхмерную пространственную упаковку полипептидной цепи) и четвертичную (ассоциацию неск. отдельных полипептидных цепей в единую структуру). Четвертичную структуру имеют не все Б.— чаще всего регуляторные. Иногда разл. Б. образуют надмолекулярные структуры, функционирующие как единое целое. Наиб. устойчива первичная структура Б., остальные легко

разрушаются при повышении темп-ры, резком изменении pH среды и др. воздействиях. Такое нарушение наз. денатурацией и, как правило, сопровождается потерей биол. свойств. Первичная структура Б. определяет вторичную и третичную, т. е. самосборку белковой молекулы. Такая возможность показана при искусств. синтезе белка — фермента рибонуклеазы. Б. в клетках организмов постоянно обновляются. Необходимость их постоянного обновления лежит в основе обмена веществ. Решающая роль в биосинтезе Б. принадлежит нуклеиновым к-там. Б.— первичные продукты генов. Последовательность аминокислот в Б. отражает последовательность нуклеотидов в нуклеиновых кислотах (см. *Генетический код*, *Транскрипция*, *Трансляция*). Поэтому Б.— важнейшие маркёры для изучения процессов эволюции и экспрессии генов.

Б.— один из осн. продуктов питания человека и животных. Недостаток Б. в пище приводит к ряду тяжёлых нарушений азотистого обмена.

● Основы биохимии, пер. с англ., т. 1, М., 1981.

БЕ́ЛЛА — МАЖАНДИ́ ЗАКО́Н (по имени Ч. Белла и Ф. Мажанди), закономерность распределения двигат. и чувствит. волокон в корешках спинномозговых нервов позвоночных. Согласно Б.— М. з., в спинной мозг афферентные волокна вступают в составе задних корешков, а эфферентные — выходят из спинного мозга в составе передних корешков. Такое распределение волокон между корешками не является абсолютным — на ранних этапах эволюции (ланцетник, круглоротые) задние корешки являются смешанными. Описаны исключения из Б.— М. з. и для передних корешков. См. *Спинной мозг*.

БЕЛОБО́ЧКА, обыкновенный дельфин (*Delphinus delphis*), морское млекопитающее подсем. дельфинов. Дл. до 2,6 м (в Чёрном м.— до 2,1 м). Спина и плавники тёмные, бока серые с белыми участками и 1—3 узкими полосами (у тихоокеанских Б. отсутствуют). Один из самых широко распространённых дельфинов (отсутствует в Арктике и Антарктике). Держится большими стадами. Питается косяковой рыбой. Беременность 11 мес. Живёт до 30 лет. Черномор. Б. выделяют в самостоят. подвид *D. d. ponticus*. В СССР промысел запрещён (с 1966). См. рис. 12 в табл. 39.

БЕЛОГЛА́ЗКОВЫЕ (Zosteropidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 10—14 см. Спинная сторона обычно оливково-зелёная, низ тела белый с жёлтым, серым или коричневым; темя иногда чёрное; вокруг глаза белое кольцо (отсюда назв.). 12 родов, 80 видов, в Африке (к Ю. от Сахары), Юж. и Вост. Азии, Австралии, Нов. Зеландии и к В.— до о-вов Фиджи. В СССР — 1 род, 2 вида: в Приамурье и Приморском крае — буробокая белоглазка (*Zosterops erythropleura*), на Ю. Сахалина — японская белоглазка (*Z. japonica*). Древесные, часто стайные птицы. У многих звучная песня. В кладке 2—4 яйца. Питаются насекомыми и мелкими плодами. 4 вида и 3 подвида в Красной книге МСОП.

БЕЛОГРУ́ДЫЙ МЕДВЕ́ДЬ, гималайский медведь, чёрный медведь [*Ursus* (*Selenarctos*) *thibetanus*], млекопитающее сем. медвежьих; иногда выделяют в отд. род *Selenarctos*. Дл. тела самцов до 1,7 м, выс. в холке ок. 0,8 м, масса до 150 кг; самки мельче. Мех короткий, чёрный, на груди серповидное белое пятно. Распространён в лесах Юго-Вост. Азии, в Японии, Гималаях и Центр. Азии (Афганистан), в СССР — в юж. части Д. Востока. В горы поднимается до выс. 4000 м. Хорошо лазает по деревьям за желудями, орехами и плодами. На С. ареала на зиму залегает в дуплах. Гон в Приморье в июне—августе. Детёныши (1—2) рождаются в январе — феврале. Промысловое значение невелико. Численность сокращается, в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 3 при ст. *Медвежьи*.

БЕЛОЗУ́БКИ (*Crocidura*), род землеройковых. Дл. тела 4—15 см; хвост (4—10 см) покрыт короткими волосами и редкими удлинёнными щетинками. Коронки зубов белые (отсюда назв.). В каждой половине верх. челюсти три одновершинных зуба, первый значительно крупнее. Систематика разработана плохо; очевидно, ок. 150 видов, в Африке, Юж. и Ср. Европе, в Азии. В СССР — 6—8 видов, на Ю. Европ. части, на Кавказе, Ю. Сибири, в Казахстане, Ср. Азии и в Приморье. Истребляют вредных беспозвоночных.

Белобрюхая белозубка (*Crocidura leucodon*) **с выводком.**

БЕЛОКОПЫ́ТНИК, подбел (*Petasites*), род многолетних корневищных трав сем. сложноцветных. Цветоносные стебли только с чешуевидными листьями (видоизменённые черешки). Прикорневые листья (часто развиваются после цветения) иногда до 1,5 м в поперечнике (греч. pétasos — широкополая шляпа, отсюда лат. назв. рода). Преим. двудомные. 20 видов, в умеренном и холодном поясах Сев. полушария, в СССР — 10—12 видов. Нек-рые виды, напр. Б. холодный (*P. frigidus*), заходят далеко на С., в тундру. На песчаных отмелях, по галечникам горных рек обычны заросли Б. ложного (*P. spurius*). Виды Б. с некрупными прикорневыми листьями, щитовидным (а не колосовидным) общим соцветием и нек-рыми др. признаками, растущие преим. в тундре и высокогорном поясе, нередко выделяют в особый род — нардосмия (*Nardosmia*).

БЕЛОКРЫ́ЛЬНИК, калла (*Calla*), род многолетних травянистых растений сем. аронниковых. 1 вид — Б. болотный (*C. palustris*), в умеренном и субарктич. поясах Сев. полушария, в СССР — почти повсеместно (кроме Ср. Азии). Корневище толстое, ползучее. Листья длинночерешчатые, овально-сердцевидные. Цветки обоеполые, без околоцветника, в початке, окружённом белым покрывалом. Плоды — сочные красные ягоды, собраны в густые соплодия. Растёт по топким берегам водоёмов, болотам, ольшаникам, на сфагновых сплавинах. Ядовит. Под назв. «калла» в оранжереях и теплицах разводят нек-рые виды рода зантедесхия (*Zantedeschia*) из Юж. Африки.

Белокрыльник: *а* — цветок; *б* — плоды с кроющим листом.

БЕЛОЛО́БЫЙ ГУСЬ, белолобая казарка (*Anser albifrons*), птица сем. утиных. Дл. тела до 70 см. Лоб белый, ноги оранжевые. Обитает в тундрах Сев. Америки и Гренландии, в СССР от п-ова Канина до Чукотского п-ова и на о-вах Арктики. Гнездится близ водоёмов в кустарниковой тундре. Важный объект промысла. 1 подвид в Красной книге МСОП.

БЕЛОРЫ́БИЦА (*Stenodus leucichthys*), проходная рыба сем. сиговых. Единств. вид рода, 2 подвида: нельма и Б. (*S. l. leucichthys*). У Б. рот большой, чешуя крупная. Бока серебристые, без пятен. Зубов на челюстях нет. Длина может достигать св. 1 м, масса до 20 кг, самки крупнее самцов. Эндемик СССР, обитает в Каспийском м., на нерест идёт в рр. Волга и Урал. До зарегулирования стока Волги поднималась высоко против течения. Половая зрелость на 5—7 м году жизни. Нерест в сентябре — ноябре, 1—2 раза в жизни (через 2—3 года). Брачный наряд почти не выражен. Плодовитость св. 250 тыс. донных слабоклейких икринок. Хищник, во время хода на нерест не питается. После нереста взрослые рыбы скатываются в море. Двухмесячная молодь начинает хищничать. Ценная рыба; промысловое значение потеряла в связи с гидростроительством на Волге. Естеств. воспроизводство Б. идёт на основе её стада в р. Урал. См. рис. 1 в табл. 37А.

БЕЛОУ́С (*Nardus*), род растений сем. злаков. Невысокие многолетние травы, образующие густые дерновины. Единств. вид — Б. торчащий (*N. stricta*), в теплоумеренном поясе Евразии, в СССР — в Европ. части, горах Кавказа, Прибайкалье. Занесён в Сев. Америку. Растёт на лесных полянах с подзолистыми, часто песчаными почвами, на окраинах болот, нередко образует луга — белоусники, способствует заболачиванию. Пастбищное растение низкого качества. Отмершие листья сохраняются неск. лет, образуя светлую «гриву» вокруг живых побегов (отсюда назв.).

БЕЛОЦВЕ́ТНИК (*Leucojum*), род растений сем. амариллисовых. Многолетние луковичные травы с розеткой листьев и безлистным цветоносом. Цветки белые, одиночные или в малоцветковых завитках. Плод — коробочка. Ок. 10 видов, на Ю. Европы, на Кавказе и в Сев. Африке. В СССР — 2 вида: Б. летний (*L. aestivum*), растёт б. ч. по сырым лугам в Карпатах, Молдавии, на Ю. Украины и в Зап. Закавказье, и Б. весенний (*L. vernum*), в Карпатах по листв. лесам и опушкам. Оба вида широко культивируют как декор. растения. В Красной книге СССР.

БЕЛУ́ГИ (*Huso*), род проходных и полупроходных рыб сем. осетровых. Жаберные перепонки сращены. Рыло короткое, заострённое. Рот большой, полулунный. Ниж. губа посредине прервана. 2 вида: белуга (*H. huso*) и калуга. Белуга — проходная рыба басс. Каспийского, Чёрного, Азовского и Адриатического морей.

Есть озимые и яровые формы. Одна из крупнейших рыб в водах СССР — дл. тела обычно до 4—5 м, масса до 1,5 т. Питается рыбой, молодь — донными беспозвоночными. Нерест раз в неск. лет. Плодовитость от 200 тыс. до 8 млн. более крупных, чем у др. осетровых, икринок. Половозрелость самцов в 12—14 лет, самок — в 16—18. Живёт св. 100 лет. Образует естеств. и эксперим. гибриды с осетрами, стерлядью (бестер), шипом, севрюгой. Ценная промысловая рыба. Численность сократилась. Объект разведения. См. рис. 1 в табл. 37Б.

БЕЛУ́ХА (*Delphinapterus leucas*), млекопитающее подсем. белух сем. дельфиновых. Единств. вид рода. Дл. до 6 м, масса до 2 т. Голова округлая, небольшая. Окраска тела меняется с возрастом: у новорождённых (дл. 1,5—1,6 м) светло серая, вскоре темнеет, затем снова серая и, наконец, у взрослых — белая. Распространена в морях Арктики, а также Чукотском, Беринговом и Охотском, изредка встречается и южнее. Питается рыбой и ракообразными. Совершает регулярные миграции, летом держится близ берегов и в открытом море, может зимовать в полыньях. В погоне за рыбой заходит в реки на сотни километров. Хорошо переносит неволю. Объект ограниченного промысла.

БЕ́ЛЫЕ ЦА́ПЛИ (*Egretta*), род цаплевых. Дл. 55—88 см. Оперение белое. В брачный период на спине и груди развиваются украшающие перья (эгретки). 8 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках. В СССР — 2 вида: малая Б. ц. (*E. garzetta*) и большая Б. ц. (*E. alba*), на Ю. Европ. части СССР и в Ср. Азии, большая Б. ц., кроме того, и в юж. Приморье. 2 вида залётные (Приморский край): средняя Б. ц. (*E. intermedia*) и желтоклювая цапля (*E. eulophotes*). Перелётные. Колонии — в прибрежных зарослях, гнёзда большой Б. ц. на заломах камыша, малой — на деревьях. Кормятся на мелководье на открытых местах. Одно время нек-рые Б. ц. были объектом промысла ради эгреток. В СССР промысел большой Б. ц. запрещён. Желтоклювая Б. ц. — в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 1 при ст. *Цаплевые*.

БЕ́ЛЫЙ А́ИСТ (*Ciconia ciconia*), птица сем. аистовых. Выс. ок. 1 м. Окраска белая с чёрным; клюв и ноги красные. Распространён в Европе, Сев. Африке и Юго-Зап. Азии. Зимует в Африке и Юго-Зап. Азии. На зимовку из Европы летит в обход Средиземного и Чёрного морей, через Гибралтар и Босфор, т. к. из-за парящего полёта не может лететь над большими водными пространствами. В СССР был распространён на Ю.-З. Европ. части, в Закавказье, Юж. Казахстане и Ср. Азии; с сер. 19 в. ареал в Европ. части начал расширяться к С., захватив ряд областей (включая Ленинградскую). Часто гнездится близ жилья (на строениях, на специально выставленных колёсах или площадках на высоких столбах, на опорах высоковольтных линий, а также на деревьях), иногда колониями. В кладке 3—5 яиц. Численность в ряде стран сокращается в результате осушения земель, химизации и пр. В СССР находится под охраной (охота запрещена).

Белые аисты на гнезде.

БЕ́ЛЫЙ АМУ́Р (*Ctenopharyngodon idella*), пресноводная рыба сем. карповых. Дл. 70—80 см, иногда св. 1 м, масса до 32 кг. Тело удлинённое, светлой окраски, чешуя крупная. Обитает в равнинных реках Вост. Азии, в СССР — в ср. и ниж. течении р. Амур. Половая зрелость в 6—8 лет. Нерест летом, во время паводка. Плодовитость ок. 1 млн. пелагич. икринок. Молодь питается зоопланктоном, взрослые растительноядны. Растёт быстро. Акклиматизирован в водоёмах Ю. Европ. части СССР и в Ср. Азии, во мн. странах Зап. Европы и Сев. Америки. Объект промысла и разведения. Используется для борьбы с зарастанием водоёмов и оросит. каналов. См. рис. 9 в табл. 33.

БЕ́ЛЫЙ ГРИБ, боровик (*Boletus edulis*), гриб сем. болетовых. Шляпка диам. 10—20 (иногда до 50) см, от светло- до тёмно-бурой, сухая, голая или бархатистая, снизу сначала белая, затем зеленовато-жёлтая. Ножка дл. до 17 см, толщиной 4—6 см, светло-желтовато-буроватая, со светлым сетчатым рисунком. Мякоть белая, на изломе не изменяющая цвет, плотная, с приятным грибным запахом. Масса до 2 (в отд. случаях до 4) кг. Растут с июня (иногда с мая) по октябрь в лиственных, хвойных и смешанных лесах Сев. полушария; в СССР — гл. обр. в Европ. части, Зап. Сибири и на Кавказе. Самый ценный из съедобных грибов, содержит много белков. Б. г. имеет ок. 20 форм, отличающихся гл. обр. окраской и микоризной приуроченностью к той или иной древесной породе (берёза, дуб, бук, граб, сосна, ель). Без участия корней деревьев грибница может развиваться, но плодовые тела обычно не образуются. Этим объясняются неудачи попыток искусств. разведения Б. г. В плодовых телах Б. г. обнаружены антиканцерогенные вещества.

БЕ́ЛЫЙ МЕДВЕ́ДЬ, ошкуй [*Ursus* (*Thalarctos*) *maritimus*], млекопитающее сем. медвежьих; иногда выделяют в отд. род *Thalarctos*. Дл. тела 2—2,5 м, как исключение до 3 м, выс. в холке до 1,5 м, масса до 800 кг. Мех белый, иногда с лимонным или серым оттенком, густой. Ниж. поверхность кистей и стоп покрыта волосами. Типичный представитель арктич. фауны: населяет область плавучих льдов и побережья Сев. Ледовитого ок. (в позднем плейстоцене встречался южнее — до Великобритании, Дании и Ньюфаундленда). Хорошо плавает и ныряет. Осн. пища — тюлени. Адаптирован к низким темп-рам (подкожный жир может достигать 40% массы животного), уровень метаболизма выше, чем у бурого медведя (даже при темп-ре окружающей среды — 50 °С интенсивность газообмена не повышается, т. е. не происходит дополнит. затрат энергии на терморегуляцию). Гон обычно в марте — апреле. Беременные самки залегают на зиму в снежные берлоги (зимний сон), расположенные на арктич. о-вах. Медвежата (1—3) рождаются раз в два года в декабре — январе слепыми и беспомощными. В марте — апреле самка покидает с ними берлогу и переходит к бродячему образу жизни. Медвежата остаются при самке ок. полутора лет. Б. м. добывали ради шкуры и мяса. С 1956 в СССР охота полностью запрещена. С 1976 находится под междунар. охраной, в Красных книгах МСОП и СССР. Общая численность Б. м., по разл. оценкам, от 10 до 20 тыс. особей, в СССР 5—6 тыс. См. рис. 2 при ст. *Медвежьи*.

● Экология и морфология белого медведя, М., 1973; Успенский С. М., Белый медведь, М., 1977 (лит.).

БЕЛЬДЮ́ГИ (*Zoarces*), род рыб сем. бельдюговых (Zoarcidae) отр. окунеобразных. Иногда это семейство относят к отр. трескообразных. Дл. до 1 м (обычно до 50—60 см). Тело удлинённое, покрыто слизью. Мелкие чешуи погружены в кожу. Хвостовой плавник не развит, спинной и анальный доходят до конца тела. 3 вида: европейская Б. (*Z. viviparus*) в басс. Сев. Ледовитого ок. и Балтийского м.; восточная Б. (*Z. elongatus*) в Охотском м. и сев. части Японского м.; американская Б. (*Z. americanus*) в сев.-зап. части Атлантич. ок. Европейская Б. обитает у берегов на глуб. до 20—30 м, заходит в опреснённые воды. При отливе может находиться вне воды. Питается беспозвоночными, икрой и молодью др. рыб. Живёт 4—5, редко до 9 лет. Созревает на втором году. Европейская и восточная Б. живородящи, вымётывают от 10 до 400 мальков дл. 3—4 см. Американская Б. — икромечущая, плодовитость её 1300—4000 икринок. В СССР европейская Б. — объект местного промысла.

БЕЛЯ́К (*Lepus timidus*), млекопитающее сем. зайцевых. Дл. тела 45—75 см, масса 2,5—5,5 кг. Уши короче, чем у русака. Б. свойственна сезонная смена окраски меха. Обитает в лесах и тундрах Евразии, на С. Сев. Америки, юж. и зап. побережье Гренландии, в СССР — на всей территории тундр и лесов. Типичные местообитания — окраины лесов, кустарниковые заросли. Два раза в год (на Ю. — три) рождает от 1 до 10 детёнышей, обычно 3—4. Характерны сезонные кочёвки и резкие колебания численности. Объект промысла. Изредка встречается гибрид с русаком — заяц тумак.

БЕЛЯ́НКА (*Lactarius pubescens*), гриб рода млечников. Шляпка диам. 4—6 см, у молодого гриба выпуклая, затем широковоронковидная, белая с бледным розово-палевым оттенком. Пластинки приросшие или слабонисходящие, узкие, частые. Ножка дл. 2—4 см, толщиной 1,5—2 см, ровная или суженная книзу, беловато-розово-палевая. тонко пушистоволокнистая, затем голая, полая. Мякоть белая, под кутикулой слегка розовая. Млечный сок белый, едкий. Б. распространена в Евразии, в СССР — в Европ. части, на Сев. Кавказе, в Сибири. Растёт в молодых берёзовых и смешанных лесах и на опушках с августа по сентябрь. Съедобна после вымачивания и вываривания.

БЕЛЯ́НКИ (Pieridae), семейство дневных бабочек. Крылья в размахе до 8 см, окраска чаще белая, жёлтая или оранжевая, с чёрным рисунком. Гусеницы зе-

лёные или пёстрые, обычно покрыты короткими волосками. Куколки располагаются головой вверх, прикрепляясь к субстрату пояском из шелковины. Ок. 500 видов, распространены широко; в СССР — ок. 80 видов. Развиваются гл. обр. на крестоцветных (*Pieris* и мн. близкие роды) и бобовых (*Colias*, *Leptidia*), нек-рые Б. живут на крушиновых, розовых и др. Ряд Б. повреждает с.-х. культуры, в т. ч. капустная Б., репница, боярышница, крушинница. 14 видов в Красной книге СССР. См. рис. 3—6 в табл. 26.

БЕ́МБЕКСЫ, бембиксы (*Bembix*), род роющих ос. Дл. до 25 мм. Ок. 330 видов, распространены широко; в СССР — св. 20 видов. Гнездятся в земле, выкармливая личинок убитыми мухами. См. рис. 11 в табл. 25.

БЕННЕТТИ́ТОВЫЕ, пикадеоидеи (Bennettitales Cycadeoideales), порядок ископаемых древовидных голосеменных растений. Известны с триаса до мела. По внеш. виду были сходны с саговниковыми, но отличались от них строением органов размножения (у нек-рых Б. были обоеполые стробилы) и рядом др. признаков. Были распространены преим. в тропич. и субтропич. флорах. Происходили, по-видимому, от птеридоспермовых. Нек-рые считают Б. возможными предками покрытосеменных. Ок. 20 родов. Руководящие ископаемые. См. рис. в табл. 5 А.

БЕНТА́ЛЬ (от греч. bénthos — глубина), дно водоёмов, заселённое микроорганизмами, растениями и животными, обитающими на его поверхности или в толще грунта. Совокупность населяющих Б. организмов наз. *бентосом*. Б. противопоставляется *пелагиали*. Б. морей и океанов подразделяется по вертикали на неск. зон. Подробнее см. *Экологическая зональность водоёмов*.

БЕНТОЗУ́ХИ (*Benthosuchus*), род вымерших земноводных из группы стереоспондильных лабиринтодонтов. Известны из ниж. триаса Вост. Европы (север Европ. части СССР). Дл. до 2,5 м. Череп клиновидный (дл. до 20—25 см) с удлинённым предглазничным отделом, желобки боковой линии хорошо выражены, позвоночник иногда с неокостеневающими плевроцентрами. Пресноводные придонные пассивные хищники. 5 видов. Руководящие ископаемые нижнетриасовых отложений.

БЕ́НТОС (от греч. bénthos — глубина), совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте морских и континентальных водоёмов. Б. делят на растительный (фитобентос) и животный (зообентос). В зообентосе различают животных, обитающих в толще грунта — инфауна (гл. обр. многие многощетинковые черви и двустворчатые моллюски, эхиуриды, сипункулиды, нек-рые иглокожие и др.), передвигающихся по поверхности грунта — онфауна (многощетинковые черви и моллюски, большинство иглокожих, разл. ракообразные), прикрепляющихся к субстрату — эпифауна (губки, гидроиды, актинии и разл. кораллы, мшанки, морские жёлуди, нек-рые двустворчатые моллюски и др.), а также плавающих вблизи дна и лишь периодически опускающихся на дно — нектобентос (креветки, мизиды, нек-рые голотурии, придонные рыбы и др.). По размерам среди организмов Б. различают макробентос — от 5—10 мм и крупнее (подавляющее большинство донных животных), мейобентос — от 0,5 до 5—10 мм (население самого верх. слоя грунта) и микробентос — менее 0,5 мм (бактерии и др. одноклеточные организмы). Основу мелководного фитобентоса в морях составляют макрофиты (водоросли и мор. травы); значит. роль могут также играть скопления донных диатомовых водорослей. В глубинах кроме животных обитают только бактерии и низшие грибы.

Биомасса Б. в морях убывает с глубиной: на литорали и в верх. сублиторали — до 5—10 кг/м² и более, глубже, в сублиторали,— сотни и десятки г/м², в батиали — граммы, в абиссали — обычно не более 1 г/м², а в бедных жизнью центр. р-нах океанов — 0,01 г/м² и менее. На долю расположенных вблизи материков мелководий (до 200 м), занимающих менее 8% площади дна океана, приходится ок. 60% биомассы всего океанич. Б., а на долю абиссали (глубже 3000 м), занимающей 3/4 площади дна,— лишь менее 10%. Суммарная биомасса Б. в океане оценивается в 10—12 млрд. т. В нек-рых р-нах вост. части Тихого ок. на глуб. 2,5—3 км обнаружили (в 1979) т. н. оазисы жизни вблизи выходов горячих подземных вод (гидротерм). В этих участках биомасса Б. достигает неск. кг/м²; их фауна включает многие ранее неизвестные виды животных: гигантских двустворчатых моллюсков и представителей погонофор.

В пресных водоёмах Б. качественно и количественно беднее, чем в морских. Из животных в него входят простейшие, губки, круглые черви, малощетинковые черви, пиявки, моллюски, ракообразные и личинки мн. водных насекомых. Фитобентос представлен гл. обр. водорослями (особенно синезелёными и харовыми) и разл. цветковыми растениями (рдесты, кувшинки, рогоз, тростник и мн. др.). Б. служит пищей для мн. рыб, а в морях также для нек-рых ластоногих. Мн. виды мелководного мор. Б.— объект промысла и аквакультуры.

● Биология океана, т. 1—2, М., 1977; Жизнь пресных вод СССР, т. 1—2, М.— Л., 1940—49; Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. Тр. ин-та океанологии, т. 119, М., 1984.

БЕРА́РДИУСЫ, плавуны (*Berardius*), род китов сем. клюворылых. Окраска тёмно-бурая, на брюхе немного светлее. Дл. до 12,5 м. Самки крупнее самцов. Жировая подушка образует лобный выступ. Клюв вытянутый. Зубов две пары (только на ниж. челюсти), резко уплощены; первая пара сдвинута вперёд наружу (не прикрывается верх. челюстью), задняя не всегда прорезается. 2 вида: северный Б. (*B. bairdi*), в сев. части Тихого ок., в СССР — в Японском, Беринговом и Охотском морях, и южный Б. (*B. arnouxi*), в Юж. полушарии. См. рис. 8 в табл. 39.

БЕРБЕРИ́Н, алкалоид, содержащийся в листьях растений сем. барбарисовых, лютиковых, луносемянниковых, рутовых и др.; производное изохинолина. Оказывает многостороннее действие на организм: снижает артериальное давление, замедляет сердечную деятельность, вызывает сокращения мускулатуры матки, после первоначального возбуждения угнетает дыхат. центр; усиливает отделение жёлчи. Применяется в медицине.

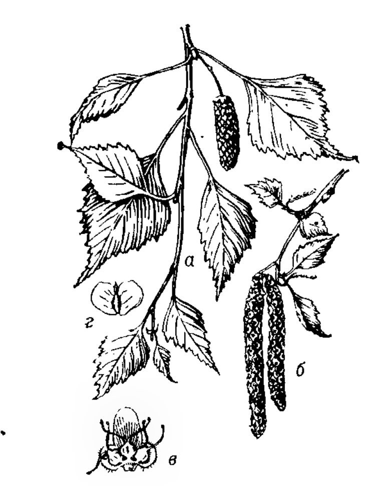
БЕ́РГМАНА ПРА́ВИЛО, закономерность изменения размеров гомойотермных (теплокровных) животных в связи с изменением температурного фактора. Согласно Б. п., у животных одного вида или группы близких видов размеры тела больше в холодных частях ареала и меньше в более тёплых его частях (размер тела увеличивается с широтой). Так, у волка с Таймыра дл. тела до 137 см, масса до 49 кг, а у монгольского — до 120 см и до 40 кг; у среднерусской лисицы дл. тела до 90 см, масса до 10 кг, а у туркменской — до 57 см и до 3,2 кг. Правило отражает адаптацию животных к поддержанию постоянной темп-ры тела в разл. климатич. условиях: у более крупных животных отношение поверхности тела к его объёму меньше, чем у мелких, поэтому обычно и меньше расход энергии для поддержания той же темп-ры, что важно при низких темп-рах окружающей среды. Правило установлено К. Бергманом (1847). В целом Б. п. справедливо и для изменения размеров тела с высотой местности. Поскольку взаимосвязи между размером тела, характером пищи, двигат. активностью и энергетикой обмена веществ животного сложны и многообразны, существует много исключений из Б. п. Так, роющие млекопитающие почти не подчиняются Б. п., т. к. хорошо защищены от холода, и для них решающим фактором, влияющим на размер тела, служит, по-видимому, кол-во доступной в зимнее время пищи. Для пойкилотермных животных обычна обратная закономерность.

БЕРЕГОВА́Я ЛА́СТОЧКА, береговушка (*Riparia riparia*), птица сем. ласточковых. Дл. тела в среднем 12 см. Оперение буроватое с более светлым брюшком и горлом. Распространена в Евразии, Сев.-Зап. Африке и Сев. Америке, в СССР — на всей территории, кроме Крайнего Севера. Гнездится колониями, иногда в сотни и даже тысячи пар, в норах, вырытых в обрывах по берегам рек, на песчаных карьерах и т. п. Дл. нор доходит до 1,5 м. См. рис. 1 при ст. *Ласточковые*.

БЕРЕГОВУ́ШКИ (Ephydridae), семейство двукрылых подотр. круглошовных короткоусых. Дл. 0,5—7 мм. Ок. 1800 видов, распространены широко. В СССР — ок. 300 видов. Мухи держатся по берегам пресных водоёмов и морей (отсюда назв.), на растениях или (*Ephydra*) на поверхности воды; хищники или растительноядные, питаются микроскопич. водорослями, а также цианобактериями и др. бактериями. Личинки водные или полуводные, сапрофаги, растительноядные, реже хищники; нек-рые (*Hydrellia*) минируют листья или стебли растений, из них ячменный минёр (*H. griseola*) вредит рису, ячменю, пшенице; нек-рые водные личинки имеют дыхат. трубку на заднем конце тела и используют воздух из проводящих путей водных растений. Ряд видов — обитатели горячих и серных источников, солёных водоёмов (в аридных р-нах), нефтяных луж.

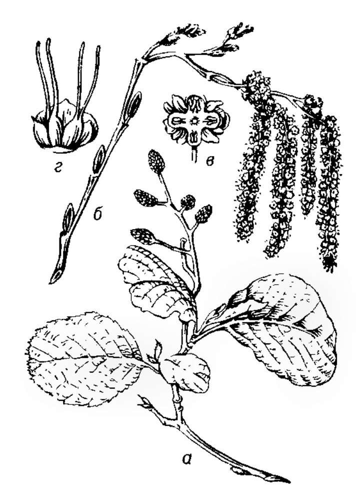
БЕРЁЗА (*Betula*), род деревьев и кустарников (иногда кустарничков) сем. берёзовых. Ок. 70 (по др. данным, более 100) полиморфных видов, в Сев. полушарии; в СССР — ок. 20 видов (по др. данным, св. 70). Б. светолюбивы, хотя нек-рые, напр. дальневосточная Б. ребристая (*B. costata*), очень теневыносливы. Растут Б. как на сильно заболоченных, так и на сухих каменистых почвах. Цветут ранней весной, почти одновременно с развёртыванием листьев. Мн. Б.— важнейшие лесообразующие породы. Они первыми заселяют пожарища, вырубки и др. пустующие земли. Играют важную роль при возобновлении хвойных лесов (особенно еловых), к-рые лучше развиваются под пологом Б. В Евразии распространена Б. повислая, или Б. бородавчатая (*B. pendula*, или *B. verrucosa*), в чистых

насаждениях и в смешанных лесах. В более сырых местообитаниях обычна Б. пушистая (*B. pubescens*). В Вост. Сибири и на Д. Востоке растёт Б. Эрмана, или каменная (*B. ermanii*), с крепкой древесиной; особенно прочна древесина дальневосточной Б. Шмидта, или железной (*B. schmidtii*). Эти 4 вида — деревья выс. до 20—25 м. На заболоченных местах часто встречается Б. кустарниковая (*B. fruticosa*), в тундре и лесотундре обычна мелколистная кустарничковая Б. карликовая (*B. nana*). В альп. поясе гор Алтая и Саян обширные заросли образует низкорослая Б. круглолистная (*B. rotundifolia*). Древесина крупноствольных видов Б. ценится в мебельном произ-ве. Листья, почки и растущий на Б. гриб (чага) используют в медицине. Вытекающая из надрезов стволов пасока — напиток, т. н. берёзовый сок. Мн. виды Б. культивируют в садах и парках. Редкие виды — Б. Шмидта, Б. Максимовича (*B. maximowicziana*), реликтовые эндемики Б. Медведева (B. medwedewii) и Б. Радде (*B. raddeana*), а также ещё 1 вид — в Красной книге СССР. См. рис. при ст. *Берёзовые.*

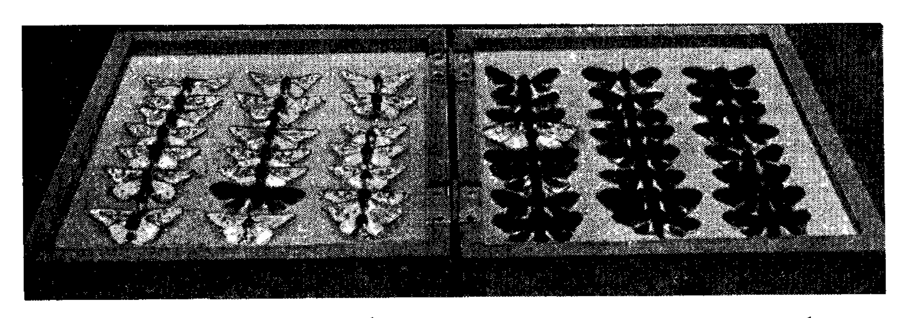


Берёза повислая (*Betula pendula*): *а* — ветвь с женской серёжкой, *б* — мужские серёжки, *в* — трёхцветковый женский дихазий, *г* — плод.

БЕРЁЗОВАЯ ПЯДЕ́НИЦА (*Biston betularia*), бабочка сем. пядениц. Распространена в Евразии, в СССР — в Европ. части, на Кавказе, Ю. Сибири и Д. Востоке. Крылья в размахе 45—52 мм. Гусеницы дл. до 60 мм, их тело уплощённое, окраска сильно варьирует; на 5-м и 8-м брюшных сегментах имеются белые бородавки; живут на лиственных деревьях (берёза, тополь, дуб, липа, ильмовые, ясень, акация и др.), кустарниках и кустарничках (черника, полынь, дрок). Лёт в мае — июле. Б. п. — классич. пример индустриального *меланизма* и действия естеств. отбора в совр. условиях. До сер. 19 в. в Англии преобладала светлая форма бабочек, имитирующая пятна лишайников на стволах берёз. Резкое усиление выброса сажи и дыма в пром. р-нах в течение последующих 50 лет привело к отмиранию лишайников и потемнению стволов деревьев, т. е. к изменению мест укрытия бабочек. В результате за такой относительно короткий срок тёмная форма бабочек стала преобладающей, т. к. черноватая окраска оказалась защитной (в новых условиях чаще склёвываются птицами светлые особи).



Ольха чёрная (*Alnus glutinosa*): *а* — ветвь с плодущими шишечками, *б* — ветвь с мужскими серёжками и женскими соцветиями, *в* — трёхцветковый дихазий (тычиночный), *г* — двухцветковый дихазий (пестичный).



Коллекции берёзовой пяденицы, собранные в районе г. Манчестер (Великобритания) в 1850 (слева) и в 1900 (справа).

БЕРЁЗОВЫЕ (Betulaceae), семейство растений порядка буковых. Однодомные листопадные деревья, кустарники и кустарнички. Тычиночные цветки в длинных цилиндрич. серёжках, повислых во время цветения, пестичные — чаще также в серёжках. 6 родов, ок. 150 видов (не считая гибридных форм), в умеренном и холодном поясах Сев. полушария; немногие (гл. обр. в горах) — в Юж. Азии и Юж. Америке. Для Б. характерна микориза. Б. — один из основных компонентов растительного покрова в лесах, в т. ч. на верхней (в горах), сев. и юж. границах лесной зоны, а также в тундре. Роды Б. — берёза, ольха, лещина, часто выделяемая в отдельное сем. лещиновых (Corylaceae); граб, хмелеграб и остриопсис (*Ostryopsis*) иногда выделяются в особое сем. грабовых (Carpinaceae) или включаются в сем. лещиновых.

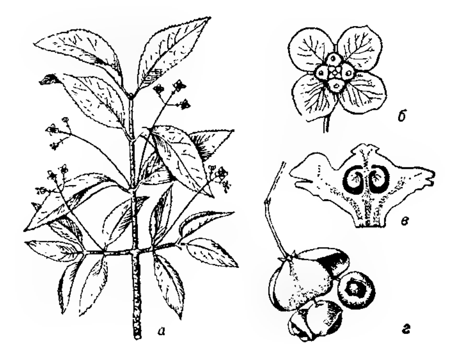
БЕРЕ́МЕННОСТЬ, процесс внутриутробного вынашивания плода у живородящих животных и человека. У большинства млекопитающих оплодотворённые яйцеклетки (зиготы) продвигаются по яйцеводу в матку и внедряются в её стенку (имплантируются). В месте внедрения формируется плацента, через к-рую плод обеспечивается всеми необходимыми для развития веществами. С наступлением Б. у самки прекращаются половые циклы, наступают значит. изменения в гормональном балансе, обменных и энергетич. процессах, формируется «доминанта беременности», подчиняющая жизнедеятельность организма одной цели — вынашиванию плода. Продолжительность Б. зависит от размеров тела, условий, в к-рых развивается плод, и длительности промежутка между оплодотворением и началом развития плода (т. о., продолжительность Б. и эмбрионального развития может не совпадать).

У живородящих рыб, земноводных, пресмыкающихся оплодотворённые яйцеклетки развиваются в проводящих половых путях, питаясь за счёт желтка икринки или яйца. У клоачных и сумчатых зигота также развивается за счёт желтка; Б. у них продолжается 8—40 сут. Недоразвитые детёныши продолжают развиваться в норах (утконос, ехидна) или в сумке на животе матери (сумчатые). У мелких грызунов (хомячков, мышей, крыс) Б. от 12—13 до 40 сут, у бандикут (из сумчатых) 12,5 сут. У кроликов, вскармливающих беспомощное потомство в норах, 30 сут, а у зайцев, рождающих зрячих, покрытых шерстью, самостоятельно передвигающихся зайчат, 50 сут. У крупных животных, детёныши к-рых сразу после рождения способны следовать за матерью, Б. от 230 (олень, лось) до 480—510 сут (киты) и до 660 сут (слоны). У хищников, вскармливающих слепорождённых детёнышей в укрытиях, Б. длится 56—72 сут (кошки, собаки, волки, рысь), у более крупных (медведи) — ок. 270 сут. У куниц, соболя, горностая, тюленей срок Б. увеличивается за счёт задержки в имплантации и развитии оплодотворённого яйца (эмбриональная диапауза). Б. может быть одно- и многоплодной. У мелких млекопитающих — чаще многоплодие, у крупных рождается по одному, реже по два детёныша. У обезьян Б. длится 4—9 мес, обычно 1 детёныш, изредка 2.

У человека Б. продолжается в среднем 280 сут (40 недель, или 10 лунных мес). В отличие от обезьян, у человека рождается не только один, но 2—3, реже — 5—7 детей.

БЕРЕСКЛЕ́Т (*Euonymus*), род растений сем. бересклетовых. Вечнозелёные или листопадные, иногда стелющиеся и ползучие кустарники или деревья выс. 0,2—12 м. Ок. 200 видов, в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария, гл. обр. в Гималаях и в Вост. Азии, редко в тропиках. В СССР — ок. 20 видов, растут гл. обр. в подлеске. Б. бородавчатый (*E. verrucosa*) и Б. европейский (*E. europaea*) встречаются в Европ. части и на Кавказе. Размножение семенами (прорастают через 18—20 мес после созревания) и корневыми отпрысками. Семена распространяются птицами, привлекаемыми красным или оранжевым присемянником (ариллусом). В коре стеблей,

и особенно корней содержится гуттаперча. Плоды ядовиты, используются в медицине. Древесина идёт на поделки. Декоративные, используют в полезащитных полосах и в живых изгородях. Б. карликовый (*E. nana*), Б. бархатистый (*E. velutina*) и Б. Коопмана (E. koopmannii)— редкие реликтовые виды, в Красной книге СССР.



Бересклет бородавчатый: *а* — ветвь с цветками; *б* — цветок; *в* — продольный разрез нектарного диска и завязи; *г* — вскрывшийся плод, из которого свешиваются семена.

БЕРЕСКЛЕ́ТОВЫЕ, порядок (Celastrales) и семейство (Celastraceae) двудольных растений. Порядок Б., вероятно, происходит от наиболее древних камнеломковых. Деревья и кустарники, редко лианы и травы. Листья обычно цельные. Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые, редко однополые (иногда растения двудомные), с двойным околоцветником, в сложных соцветиях, иногда одиночные. Плод — костянка, коробочка или ягода. Семена с прямым или с более или менее согнутым зародышем, обычно с обильным эндоспермом. Ок. 12 сем.: падубовые (Aquifoliaceae), икациновые (Icacinaceae) и др. В сем. Б. св. 70 родов и св. 1100 видов. В СССР — 2 рода (22 вида) — бересклет и краснопузырник, или древогубец (*Celastrus*). Б.— насекомоопыляемые растения (иногда возможно самоопыление). Семена разносятся птицами. Мн. виды разводят в садах и парках, используют в полезащитных полосах и в живых изгородях. Небольшое дерево *Catha edulis* разводят в странах Бл. Востока и в Эфиопии ради листьев, заменяющих чай (т. н. арабский чай).

БЕ́РЕСТ, вяз полевой (*Ulmus carpinifolia*, или *U. campestris*, а также *U. foliacea*), листопадное дерево (выс. 8—25 м) рода ильм. Преим. в Ср. Европе, Средиземноморье, в СССР — гл. обр. на юге Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии и единично в Казахстане. Полиморфный вид, легко образующий гибриды с др. видами вяза. Древесина Б. (особенно её наплывы) используются в столярном деле. Иногда Б. наз. и др. виды ильма.

БЕРИКСООБРА́ЗНЫЕ (Beryciformes), отряд костистых рыб. Известны с верх. мела. От Б. ведут начало окунеобразные. Дл. 3—60 см, масса от неск. граммов до 2 кг. 7—10 лучей жаберной перепонки. Закрытопузырные. Плавники с колючками, спинных — 1 или 2, брюшные — с 4—14 лучами. Чешуя ктеноидная. У нек-рых есть органы свечения. 3 подотр., 12 сем., в т. ч. меламфаевые (Melamphaeidae), барбудовые (Polymixiidae), бериксовые (Berycidae), фонарглазовые (Anomalopidae); всего ок. 30 родов, 140 видов, преим. в тропич. морях. В СССР Б. нет. Нек-рые (барбудовые, фонареглазовые) живут у берегов, другие — на глубинах до 1—2 тыс.м у дна (бериксовые и др.) или в толще воды (меламфаевые). Разнообразны по внеш. виду и образу жизни. Бериксовые — второстепенный объект промысла.

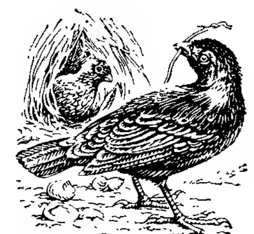
БЕРИ́НГИЯ, биогеографич. область и палеогеографич. страна, связывающая воедино С.-В. Азии и С.-З. Сев. Америки. Границы Б. понимаются неоднозначно. Выделяют Берингийский мост суши, или Берингийский перешеек, неоднократно соединявший Евразию и Сев. Америку в единый суперконтинент (благодаря колебаниям уровня моря и тектонич. движениям суши), и собственно Б., или Берингийский сектор Голарктики, природа к-рого в периоды функционирования моста суши была целостна и едина. Соединение Азии и Сев. Америки способствовало интенсивной миграции и обмену видов растений и животных между континентами. Признаётся, что Б., где происходило также интенсивное формообразование, оказала существ. влияние на совр. флору и фауну умеренных широт Сев. полушария. Б.— область становления автохтонной холодостойкой фауны, расселявшейся в Старый и Новый Свет, ей принадлежит исключит. роль в формировании мн. флористич. комплексов Голарктики.

БЕ́РКУТ (*Aquila chrysaetos*), птица рода орлов. Дл. до 90 см, крылья в размахе до 2 м. Распространён в лесной зоне и в горах Евразии, Сев. Африки и Сев. Америки, в СССР — к Ю. от лесотундры. Гнёзда на деревьях или скалах. Может подолгу парить, высматривая добычу (млекопитающих и птиц), к-рую хватает на земле; сурков и сусликов иногда подкарауливает, сидя у норы. В Ср. Азии и Казахстане с Б. охотятся на зайцев, лисиц и даже волков, обучая воспитанных в неволе птенцов. В Красной книге СССР.

БЕРЛО́ГА, убежище, в к-ром медведи проводят холодные зимние месяцы в состоянии зимнего сна. У белого медведя Б.— обширная закрытая камера в толще снега на суше (во льдах океана звери не ложатся) с отверстием (челом), часто прикрытым снегом. В Б. ложатся лишь беременные самки, к-рые там и родят. Бурый медведь делает Б. под упавшим деревом, выворотом корней, в куче хвороста, иногда у старой поленницы и даже открыто — в небольшой яме, к-рая засыпается снегом и остаётся лишь небольшое протаявшее от дыхания зверя чело. Белогрудый медведь спит обычно в дупле дерева (тополя, липы, дуба).

БЕРШ (*Stizostedion volgensis*), рыба рода судаков. Дл. 25—45 см, масса от 250 г до 1,4 кг. В отличие от судака, клыков на ниж. челюсти нет. Предкрышка полностью покрыта чешуёй. Встречается в ниж. и ср. течении рек и гл. обр. в водохранилищах басс. Каспийского, Азовского и Чёрного морей. Созревает на 3—4-м году. Нерест в апреле — мае. Питается планктоном и мелкой рыбой. Объект промысла.

БЕСЕ́ДКОВЫЕ ПТИ́ЦЫ, шалашники (Ptilonorhynchidae), семейство певчих воробьиных, близкое к сем. райских птиц. Дл. 23—36 см. У большинства крепкий клюв, короткий хвост и сильные ноги. У многих Б. п. выражен половой диморфизм. 6—8 родов, ок. 20 видов, в тропич. лесах Нов. Гвинеи с прилежащими о-вами и на С. и В. Австралии. Одни (видимо, более примитивные Б. п.) токуют и кормятся на деревьях, другие токуют на деревьях, но расчищают на земле площадки и устилают их листьями; площадка используется только для спаривания. Мн. виды строят на земле своеобразную беседку для спаривания, иногда сложной конструкции, и украшают расчищенную площадку перед беседкой ракушками, блестящими камешками, насекомыми, цветами, заменяя увядшие цветы свежими. Самцы поддерживают в порядке свои беседки на протяжении 4—5 мес, пока находятся в состоянии половой активности. Очевидно, беседка — центр территории, к-рую охраняет самец. Гнёзда на деревьях. В кладке обычно 2 яйца. Насиживает самка. Всеядны. Способны к звукоподражанию.



Атласный шалашник (*Ptilonorhynchus violaceus*).

БЕСКИЛЕВЫ́Е ПТИ́ЦЫ, бегающие птицы (Gradientes, или Ratitae), группа птиц, не способных к полёту. Ранее считались надотрядом. У Б. п. недоразвиты передние конечности (крылья), задние конечности длинные и мощные, оперение у взрослых равномерно распределено на теле (без аптерий), строение пера примитивное (без плотного сцепления бороздок), грудина небольшая, киль отсутствует. 4 отр.: страусообразные, нандуобразные, казуарообразные и кивиобразные.

БЕСКИ́ЛЬНИЦА (*Puccinellia*), род растений сем. злаков. Многолетние, реже однолетние травы, часто со свёрнутыми вдоль листьями. Ок. 120 видов, во внетропич. поясах обоих полушарий, в СССР — 44 вида. Б. ч. галофиты, обитающие на солонцах, солончаках, солончаковых лугах, нередко образуют бескильницевые луга. Б. расставленная (*P. distans*) обычна у дорог и в населённых пунктах. По мор. побережьям Арктики распространена Б. ползучая (*P. phryganodes*). Кормовые растения.

БЕСКРЫ́ЛАЯ ГАГА́РКА (*Pinguinus impennis*), нелетающая птица сем. чистиковых. Дл. до 70 см. Обитала по побережьям Сев. Атлантики. Полностью истреблена к сер. 19 в.

БЕСПОЗВОНО́ЧНЫЕ (Invertebrata), многочисленная группа животных, не имеющих позвоночника. Введённое

Ж. Б. Ламарком в нач. 19 в. деление царства животных на Б. и позвоночных не имеет систематич. значения (т. к. разрывает единый тип хордовых, не все представители к-рого имеют позвоночник), однако широко принято. Объём и таксономич. ранг мн. групп Б. окончательно не установлены (напр., принимают от 1 до 5—7 типов простейших, дискуссионна система червей и т. д.). Обычно выделяют 16—23 типа Б., иногда более. К Б. относят типы простейших, губок, кишечнополостных, иглокожих, моллюсков, неск. типов низших червей (сколецид), кольчатых червей, членистоногих и ряд других, всего до 1—2 млн. видов животных, в то время как тип хордовых, включающий подтип позвоночных, насчитывает всего ок. 45 тыс. видов. Полагают, что число видов Б. может быть значительно бо́льшим. Наиб. многочисленны среди Б. членистоногие, осн. массу видов к-рых составляют насекомые.

Точное время возникновения Б. не установлено, хотя известно, что простейшие существовали ещё в докембрии (1,5—2 млрд. лет назад, а возможно и ранее). От одноклеточных (простейших), по-видимому, ок. 1 млрд. лет назад произошли многоклеточные. Предполагают, что промежуточной ступенью между ними были колониальные простейшие. В кембрии уже существовали представители мн. типов Б. Важным моментом в эволюции Б. был переход от радиальной (кишечнополостные) к двусторонней (билатеральной) симметрии, к-рая характерна для более высокоорганизованных Б. Высшие Б. обладают вторичной полостью тела (целомом): именно целомич. Б. дали начало, как полагают, первым хордовым животным. Благодаря исключит. многочисленности и разнообразию форм, Б. освоили все биотопы Земли и играют важнейшую роль в круговороте вещества и энергии в биосфере.

● Иванов А. В., Промысловые водные беспозвоночные, М., 1955; Беклемишев В. Н., Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 3 изд., т. 1—2, М., 1964; Друщиц В. В., Палеонтология беспозвоночных, М., 1974; Догель В. А., Зоология беспозвоночных, 7 изд., М., 1981.

БЕСПО́ЛОЕ РАЗМНОЖЕ́НИЕ, различные способы размножения организмов, характеризующиеся отсутствием полового процесса и осуществляющиеся без участия половых клеток. Будучи древнейшей формой размножения, Б. р. особенно широко распространено у одноклеточных организмов, но свойственно и мн. многоклеточным — грибам, растениям и животным; отсутствует у первичнополостных червей и моллюсков и как редкое исключение встречается у членистоногих и позвоночных (в форме полиэмбрионии). Б. р. происходит путём отделения от материнского организма большей или меньшей его части и превращения её в дочерний организм, а также путём развития специально предназначенных для размножения образований (как одноклеточных — спор, так и многоклеточных — геммул у губок, статобластов у мшанок), в дальнейшем отделяющихся и дающих начало дочерним особям. Нек-рые биологи вслед за М. Гартманом (1924) ограничивают понятие Б. р. явлением агамной цитогонии, т. е. размножением посредством неполовых клеток при делении простейших вадвое, множественном их делении (*шизогонии*) и путём единичных клеток (спор) у многоклеточых растений. Отделение от материнского тела многоклеточных частей обычно обозначается как *вегетативное размножение*. Б. р. редко бывает единств. формой размножения особей данного вида и, как правило, осуществляется наряду с *половым размножением*. Вместе с тем одному виду могут быть свойственны разные способы Б. р., напр. у мн. растений наблюдаются спорообразование и размножение побегами, а у губок и мшанок, наряду с внеш. почкованием, происходит формирование внутр. почек (соответственно геммул и статобластов). Поколения особей, размножающихся бесполым путём, могут чередоваться с поколениями, размножающимися половым способом (см. *Чередование поколений*).

● Иванова-Казас О. М., Бесполое размножение животных, Л., 1977.

БЕССМЕ́РТНИКИ, иммортели, сухоцветы, растения, сохраняющие при высыхании форму и окраску цветков и соцветий. Гл. обр. виды сем. сложноцветных, у к-рых обёртка соцветий состоит из ярко окрашенных кожистых или плёнчатых листочков, из родов цмин, гелиптерум (*Helipterum*), сухоцвет (*Xeranthemum*), аммобиум (*Ammobium*) и др. Используются для зимних букетов, венков, гирлянд.

БЕССЯЖКО́ВЫЕ (Protura), отряд энтогнатных насекомых (по др. системе, подкласс). Мелкие (дл. до 2 мм) первичнобескрылые формы с вытянутым червеобразным телом, усиков и глаз нет, ротовые органы сосущие, втянуты в головную капсулу (энтогнатизм). Передние грудные ноги длиннее остальных, направлены вперёд, функционально заменяют усики. В передней части брюшка рудиментарные 1—2-члениковые конечности. Тело и ноги покрыты многочисл. короткими щетинками. Развитие примитивное, с анаморфозом (личинки внешне сходны со взрослыми формами, цревращение заключается в увеличении числа брюшных сегментов). Ок. 200 видов. Распространены широко, в Европе ок. 90 видов; в СССР редки. Фитофаги, хищники.

БЕ́СТЕР (по первым слогам слов белуга и стерлядь), гибрид, полученный в СССР искусств. скрещиванием белуги со стерлядью в 1952. Сочетает быстрый рост белуги с ранним созреванием стерляди. Плодовит, достигает дл. 180 см и массы более 30 кг. В аквакультуре гибриды 1-го поколения достигают за 2 года выращивания в садках и бассейнах массы 1 кг и более.

БЕСХВО́СТЫЕ ЗЕМНОВО́ДНЫЕ (Anura), отряд земноводных. Туловище короткое, с неподвижной головой (шея не выражена). Хвост, имеющийся у личинок (головастиков), у взрослых редуцирован; оставшиеся хвостовые позвонки слились в палочковидную кость — уростиль. Задние ноги (прыгательные) в 2—3 раза длиннее передних. Рёбер обычно нет. Есть барабанная полость и барабанная перепонка. 16—19 сем.: пиповые — Pipidae (подсем. когтистые лягушки, пипы), круглоязычные, чесночницы, древолазы, жабы, квакши, ринодермы, свистуны, лягушки, узкоротые лягушки и др., 256 родов, ок. 3500 видов. Распространены широко. В СССР — 23 вида, из 5 сем. Б. з. приспособлены к жизни преим. в пресной воде, есть постоянноводные формы (напр., шпорцевые лягушки) и сухопутные, в т. ч. обитающие на поверхности земли, частично в земле (роющие), а также на деревьях. 22 вида Б. з.— в Красной книге МСОП, 3 вида — в Красной книге СССР. См. рис. 11—31 в табл. 41.

БЕСЧЕЛЮСТНЫ́Е (Agnatha), надкласс водных позвоночных. Самые примитивные из позвоночных. Хорда сохраняется в течение всей жизни. Внутр. скелет хрящевой (у вымерших был наружный костный скелет). Нет настоящих челюстей и парных конечностей. Жабры в виде мешков с лепестками энтодермального происхождения. Жаберный скелет имеет вид решётки (нет типичных дуг, как у рыб), расположен под кожей. Ноздревое отверстие у большинства непарное. Полукружных каналов во внутр. ухе 1 или 2. Рот сосущего типа. Обитатели мор. и пресных вод. 1 совр. класс — круглоротые.

Ископаемые Б. известны с кембрия до позднего девона Великобритании, Норвегии (Шпицберген), Германии, США, Китая, Австралии, в СССР — Подольской возв., Тиманского кряжа, Тувы, Сиб. платформы. Далее в геол. истории Б. существует пробел в 300 млн. лет до совр. круглоротых. Расцвет в позднем силуре и раннем девоне. Дл. от неск. см (веретенообразные животные) до 1 м (уплощённые донные формы). Обитатели пресных и солоноватых вод, прибрежной зоны морей, были приспособлены к пассивному питанию (всасывали или подхватывали мелкие частицы пищи вместе с водой). 2 класса: непарноноздрёвые (Monorhina, Cephalaspidomorphi) с подклассами остеостраков, анаспид и парноноздрёвые (Diplorhina, Pteraspidomorphi) с подклассами гетеростраков и телодонтов. Руководящие ископаемые девона.

● Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы, М., 1964.

БЕСЧЕРЕПНЫ́Е (Acrania), класс головохордовых. Головной отдел не обособлен. Череп отсутствует (отсюда назв.). Всё тело сегментировано, включая и нек-рые внутр. органы (выделит. систему и половые железы), а также мускулатуру. Органы чувств примитивны (есть только чувствующие клетки в коже и вдоль нервной трубки). Сердца нет (есть пульсирующий брюшной сосуд). 2 рода: ланцетники и *Asymmetron*; последний род включает 13 видов мелких (дл. до 7,5 см) животных. Широко распространены в морях Атлантич. и Тихого океанов.

БЕТИЛИ́ДЫ (Bethylidae), семейство ос надсем. Bethyloidea. Дл. 1—10 мм. Крылья с сильно редуцированным жилкованием, есть бескрылые формы. Ок. 1200 видов, преобладают в тропиках, в СССР — на Ю., изучены слабо. Семейство интересно тем, что, наряду с многочисленными чисто паразитич. формами, есть виды, у к-рых намечается переход к сложным формам заботы о потомстве и к обществ. жизни. См. рис. 16 в табл. 25.

БЕ́ЦА КЛЕ́ТКИ (по имени В. А. Беца), гигантские, пирамидной формы нейроны ганглионарного слоя прецентральной извилины коры головного мозга у млекопитающих. Б. к. имеют, как правило, один апикальный и множество базальных дендритов. Б. к.— только возбуждающие. Их аксоны формируют нисходящий пирамидный путь (см. *Пирамидная система*) и, образуя синапсы на двигательных (для соматич. мускулатуры) нейронах, обеспечивают непосредств. связь коркового конца двигат. анализатора с моторными ядрами ствола головного и передних рогов спинного мозга.

БЕ́ШЕНЫЙ ОГУРЕ́Ц (*Ecballium*), род растений сем. тыквенных. Единств. вид — Б. о. обыкновенный (*E. elaterium*), многолетняя трава с лежачими или

восходящими стеблями и длинночерешчатыми листьями, б. ч. с сердцевидной пластинкой. Цветки однополые, однодомные, жёлтые, пазушные, мужские в кистях, женские одиночные. Плоды дл. 4—5 см, жестковолосистые, похожие на огурцы. Зрелый плод при прикосновении мгновенно отрывается от плодоножки, и из отверстия в его основании с силой выбрасывается струя клейкой слизи с семенами, иногда на расстояние до 12 м от материнского растения. Растёт по сухим местам в Средиземноморье, на Ю. Европы и в Зап. Азии, в СССР — на Ю. Европ. части и на Кавказе.

БИВАЛЕ́НТ (от лат. bi-, в сложных словах — двойной, двоякий и valens — сильный), пара гомологичных хромосом, соединённых (конъюгирующих) между собой в мейозе. Образуется на стадии зиготены и сохраняется до анафазы первого деления (см. *Мейоз*). В Б. между хромосомами образуются Х-образные фигуры — хиазмы, удерживающие хромосомы в комплексе; при этом, возможно, происходит обмен генетич. материалом; число хиазм в Б. различно, однако редко превышает 2—5. В закрытых Б. гомологичные хромосомы удерживаются вместе с обоих концов, в раскрытых — лишь с одного конца. Число Б. обычно равно гаплоидному числу хромосом.

БИ́ВНИ, сильно развитые клыки или резцы у нек-рых млекопитающих (слонов, бегемотов, кабанов, нарвалов и др.). Обычно имеется одна или две пары Б.; растут в течение всей жизни животного. Наибольших размеров достигают у африканского слона: дл. в среднем 2—2,5 м, масса одного Б. 30—50 кг, в редких случаях — 90 кг и более. Ещё массивнее были Б. у мамонтов. Б. служат животному гл. обр. орудием нападения и защиты, а также добывания пищи. Предполагают, что у мамонтов служили для разрывания снега. Б. нарвала — турнирное оружие. Используются как материал для художеств. изделий (незаконная добыча и продажа Б. слонов — т. н. слоновой кости — одна из осн. причин сокращения их численности).

БИЗО́Н (*Bison bison*), млекопитающее рода зубров сем. полорогих. Дл. тела до 3 м, высота в холке до 186 см; масса до 720 кг. Имеется хорошо выраженный «горб» над лопатками. Голова и передняя часть тела чёрные, задняя — бурая. Самки значительно меньше самцов. Гон в июле — сентябре. Беременность 270—300 сут. Телёнок обычно один. Лактация ок. 7 мес. Половозрелость в 2—3 года. Был распространён от сев.-зап. и центр. части Канады к Ю. до центр. части Мексики. Обитал в степях и лесостепях. В 19 в. в результате хищнич. истребления был почти уничтожен (от 50 млн. особей осталось ок. 500 диких Б. в Йеллоустонском нац. парке и в р-не Атабаски в Канаде). В результате охраны численность степного подвида Б. частично восстановлена (неск. десятков тыс. голов, преим. на охраняемых территориях в США и Канаде). Акклиматизирован в центр. части Аляски. Гибрид с зубром — зубробизон. См. рис. 29 при ст. *Полорогие*.

БИЛИВЕРДИ́Н, зелёный пигмент жёлчи, биохимич. предшественник билирубина. См. *Жёлчные пигменты*.

БИЛИРУБИ́Н, оранжево-коричневый пигмент жёлчи. Определение связанного Б. (билирубинглюкуронида) и свободного Б. (адсорбированного на белках плазмы крови) используется при диагностике разл. форм желтухи. См. *Жёлчные пигменты*.

БИНО́МЕН (от лат. bi — двойной и nomen — имя), принятое в биол. номенклатуре двойное (бинарное, биноминальное) название основной таксономич. категории — вида. Впервые предложено в 16 в. К. Геснером, но в биол. номенклатуру вошло только благодаря классич. работам К. Линнея в сер. 18 в. Назв. вида состоит из двух лат. слов: первое — назв. рода, второе — видовой эпитет (напр., бересклет бородавчатый — *Euonymus verrucosa*). Все таксономич. категории выше вида (род, семейство и др.) состоят из одного слова (униноминальные назв.). См. также *Биологическая номенклатура*.

БИНТУРО́НГ (*Arctictis binturong*), млекопитающее сем. виверровых. Единств. вид рода. Дл. тела до 96 см, хвоста до 89 см. Мех густой, длинный, чёрный с примесью белых волос, иногда сероватый. Конец хвоста хватательный. Распространён Б. в сев.-зап. части Индии и в Юго-Вост. Азии. Обитает в джунглях. Питается плодами, птичьими яйцами, мелкими зверьками и птицами. См. рис. 3 при ст. *Виверровые*.

БИО... (от греч. bíos — жизнь), часть сложных слов, соответствующая по значению словам «жизнь», «живой организм» (биогеография, гидробиос) или слову «биологический» (биокатализ, биофизика).

БИОАКУ́СТИКА (от *био...* и греч. akustikós — слуховой, слушающий), раздел зоологии, изучающий звуковую сигнализацию и общение животных (биокоммуникацию) в природе, их ориентацию в пространстве с помощью естеств. эхолокаторов, а также строение слуховой и голосовой систем. В Б. широко применяются инструментальные методы анализа слуха и голоса. Данные Б. используются при управлении поведением животных. См. также *Голос*, *Ориентация животных*, *Пение птиц*, *Эхолокация*.

● Ильичев В. Д., Биоакустика птиц, М., 1972; Биоакустика, М., 1975; Жантиев Р. Д., Биоакустика насекомых, М., 1981; Никольский А. А., Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе, М., 1984.

БИОВА́Р (от *био...* и лат. varietas — разновидность), физиологический тип, внутриподвидовая категория для обозначения штамма или совокупности штаммов бактерий со сходными биохимич. или физиол. признаками; рекомендована Междунар. кодексом номенклатуры бактерий.

БИОГЕНЕ́З (от *био...* и *...генез*), образование органич. соединений живыми организмами. В широком смысле Б.— эмпирич. обобщение, утверждающее, что всё живое происходит только от живого. В сер. 19 в. Б. противопоставляли ненауч. представлениям о самозарождении организмов (работы Л. Пастера по микроорганизмам). Как исходная гипотеза о вечности жизни Б. несостоятелен. Ср. *Абиогенез*.

БИОГЕНЕТИ́ЧЕСКИЙ ЗАКО́Н, обобщение в области взаимоотношений онтогенеза и филогенеза организмов, установленное Ф. Мюллером (1864) и сформулированное Э. Геккелем (1866): онтогенез всякого организма есть краткое и сжатое повторение (рекапитуляция) филогенеза данного вида. Филогенез по Геккелю осуществляется гл. обр. путём появления («наращивания») новых стадий в конце онтогенеза, поэтому он является механич. причиной онтогенеза. Но последний не может удлиняться бесконечно, и число повторяемых в онтогенезе филогенетич. стадий постепенно сокращается. Кроме того, на всех стадиях онтогенеза возникают новые признаки, связанные с развитием приспособлений соответствующих стадий к условиям их существования. Эти признаки, нарушающие рекапитуляции, Геккель назвал *ценогенезами* в отличие от консервативных признаков и процессов — *палингенезов*. Б. з. позволяет использовать данные эмбриологии для воссоздания хода филогенеза. Геккель предложил метод тройного параллелизма для филогенетич. исследований — сопоставление данных палеонтологии, сравнит. анатомии и эмбриологии. Согласно Геккелю, в онтогенезе повторяются целые филогенетич. стадии. Более поздние исследования онтогенеза организмов мн. видов показали, что ценогенезы чрезвычайно обильны в любом конкретном онтогенезе и рекапитуляция целых филогенетич. стадий невозможна. Рекапитулируют лишь отд. признаки и процессы. А. Н. Северцов разработал концепцию *филэмбриогенезов*, в к-рой показал, что эволюция организмов происходит на основе наследств. изменений любых стадий онтогенеза; филогенез представляет собой генетич. ряд онтогенезов, а Б. з.— лишь частный случай соотношений онто- и филогенеза и соблюдается только при эволюции онтогенеза данного вида путём надставки его последних стадий — *анаболии*.

● Мюллер Ф. и Геккель Э., Основной биогенетический закон, пер. с нем., М.— Л., 1940; Мирзоян Э. Н., Индивидуальное развитие и эволюция, М., 1963.

БИОГЕ́ННЫЕ ЭЛЕМЕ́НТЫ, химические элементы, постоянно входящие в состав организмов и необходимые им для жизнедеятельности. В живых клетках обычно обнаруживаются следы почти всех химич. элементов, присутствующих в окружающей среде, однако для жизни необходимы ок. 20. Важнейшие Б. э.— кислород (составляет ок. 70% массы организмов), углерод (18%), водород (10%), азот, кальций, калий, фосфор, магний, сера, хлор, натрий. Эти, т. н. универсальные, Б. э. присутствуют в клетках всех видов организмов. Нек-рые Б. э. имеют важное значение только для определённых групп живых существ (напр., бор и др. Б. э. необходимы для растений, ванадий для асцидий и т. п.). В. И. Вернадский считал, что все химич. элементы, постоянно присутствующие в клетках и тканях организмов, вероятно, играют определённую физиол. роль. Такие Б. э., как H, C, N, O, P, S, входят в состав органич. соединений клетки. Все углеводы и липиды содержат H, C, O, белки, кроме того, содержат N и S, а нуклеиновые к-ты N и P. Б. э. выполняют роль катализаторов в разл. реакциях организма, регулируют осмотич. процессы, являются составными частями буферных систем и регуляторами проницаемости биол. мембран. Содержание тех или иных элементов в организме зависит не только от его особенностей, но и от состава среды, пищи (в частности, для растений — от концентрации и растворимости солей в почвенной воде), экологич. особенностей организма и др. факторов.

Различия в ходе геол. истории и почвообразоват. процессов в отд. областях Земли привели к формированию биогеохимических провинций — областей на поверхности Земли, различающихся по содержанию химич. элементов. Резкая недостаточность или избыточность содержания к.-л. химич.

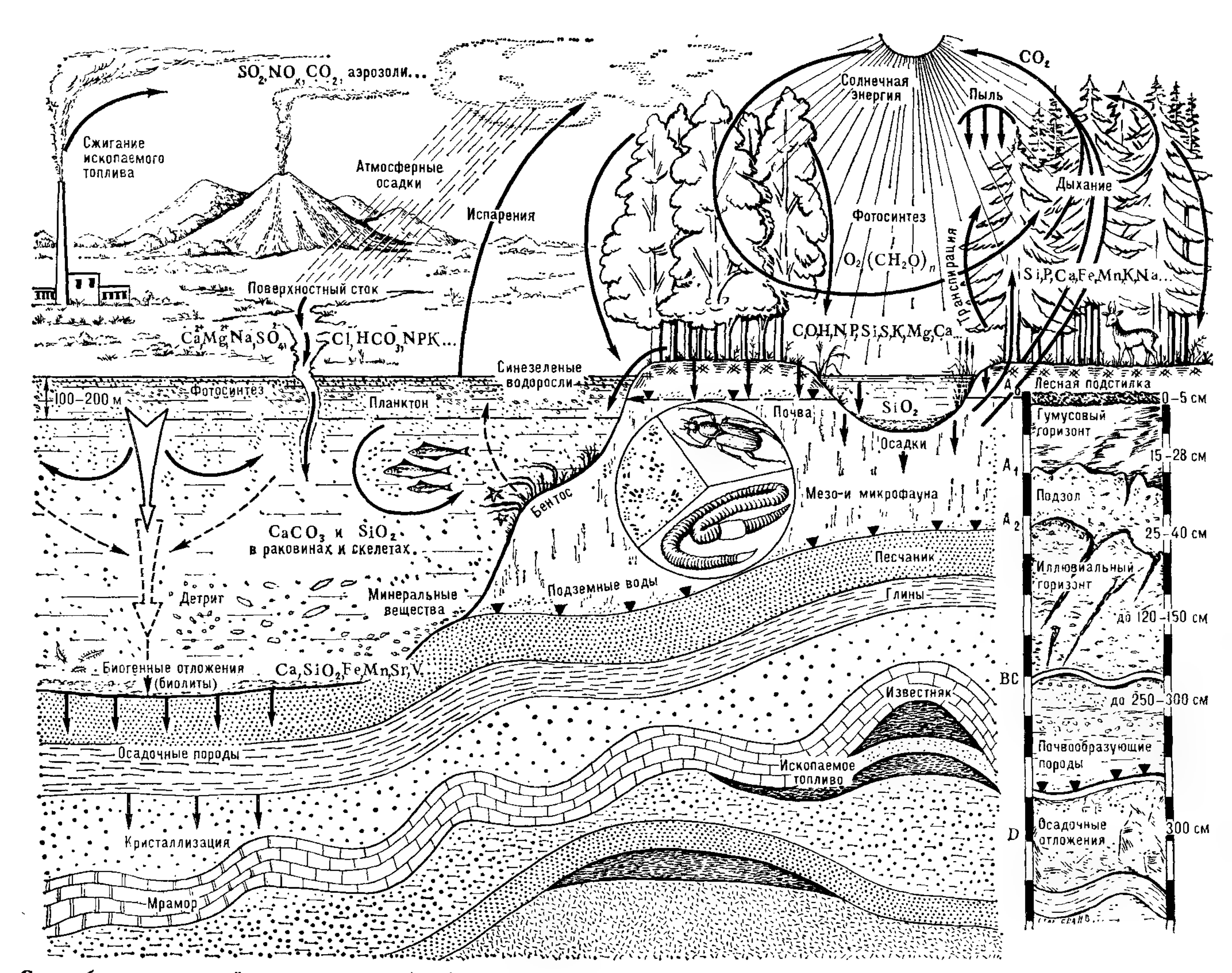


Схема биогеохимической цикличности в биосфере. Справа на схеме — разрез дерново-подзолистой почвы под хвойным лесом (по А. Г. Назарову).

элемента в среде вызывает в пределах данной биогеохимич. провинции биогеохимич. эндемии — заболевания растений, животных и человека. См. также *Микроэлементы*.

БИОГЕОГРА́ФИЯ (от *био...* и география), наука о закономерностях распространения и распределения по земному шару сообществ живых организмов и их компонентов — видов, родов и др. таксонов растений, животных, грибов и микроорганизмов. Б. относится к числу наук о биосфере, в её состав входят зоогеография и ботанич. география.

Осн. разделы Б. начали оформляться в кон. 18 — 1-й пол. 19 вв. в осн. благодаря многочисленным экспедиц. исследованиям флоры и фауны Экв. Африки, Юж. Америки, Азии и работам натуралистов того времени, особенно А. Гумбольдта, А. Уоллеса, Ф. Склетера (провёл одно из первых фаунистич. районирований суши). В России развитие Б. в 18—19 вв. связано с трудами П. С. Палласа, К. М. Бэра, Н. А. Северцова, И. Г. Борщова.

В разл. разделах совр. Б. разрабатываются проблемы географии организмов и биоценозов. Так, ареалогическая Б. устанавливает области распространения разл. видов, изучает особенности размещения их в пределах ареала, на основе чего составляются справочные и кадастровые карты. Региональная Б. занимается *флористическим районированием* и *фаунистическим районированием*. Создаются схемы комплексного биогеографич. районирования, как на основании подразделения *биот*, при сравнении многочисл. ареалов животных и растений и выявлении полос, где накладывается друг на друга особенно большое число их границ, так и на основе характера распределения осн. *биомов*. Экологическая Б. исследует биомассу, биол. продуктивность и роль организмов в жизни сообществ разл. географич. областей. Историческая Б. изучает влияние прошлого Земли на распространение сообществ и образующих эти сообщества видов организмов.

Б. — теоретич. основа охраны и рационального использования ресурсов растит. покрова и животного населения, создания культурфитоценозов, проведения работ по акклиматизации животных и растений, борьбы с возбудителями и переносчиками болезней.

● Воронов А. Г., Биогеография, М., 1963; Леме Ж., Основы биогеографии, пер. с франц., М., 1976; Второв П. П., Дроздов Н. Н., Биогеография материков. 2 изд., М., 1979; Теоретические и прикладные аспекты биогеографии, М., 1982.

БИОГЕОХИМИ́ЧЕСКИЕ ЦИ́КЛЫ, биогеохимический круговорот веществ, обмен веществом и энергией между разл. компонентами биосферы, обусловленный жизнедеятельностью организмов и носящий циклич. характер. Термин «Б. ц.» введён в 10-х гг. 20 в. В. И. Вернадским, разработавшим теоретич. основы биогеохимич. цикличности в учении о биосфере и трудах по биогеохимии. Все Б. ц. в природе взаимосвязаны, составляют динамич. основу существования жизни, а нек-рые из них (циклы C, O, H, N, S, P, Ca, K, Si и др. т. н. биогенных элементов) являются ключевыми для понимания эволюции и совр. состояния биосферы. Движущими силами Б. ц. служат потоки энергии Солнца (более широко — космоса) и деятельность живого вещества (совокупности всех живых организмов), приводящие к перемещению огромных масс химич. элементов, концентрированию и перераспределению аккумулированной в процессе фотосинтеза энергии. Благодаря фотосинтезу и непрерывно действующим

циклич. круговоротам биогенных элементов создаётся устойчивая организованность биосферы Земли, осуществляется её нормальное функционирование. Нормальные (ненарушенные) Б. ц. в биосфере не являются замкнутыми, хотя степень обратимости годичных циклов важнейших биогенных элементов достигает 95—98%. Неполная обратимость (незамкнутость) — одно из важнейших свойств Б. ц., имеющее планетарное значение. За всю историю развития биосферы (3,5—3,8 млрд. лет) доля вещества, выходящая из биосферного цикла (длительностью от десятков и сотен до неск. тыс. лет) в геол. цикл (длительностью в млн. лет), обусловила биогенное накопление кислорода и азота в атмосфере, разл. химич. элементов и соединений в земной коре. Особенно показателен Б. ц. углерода. Ежегодно из биосферного Б. ц. наземных экосистем выходит («сбрасывается») в геол. цикл ок. 130 т углерода, что составляет всего 10^{-7} — 10^{-8}% от запасов углерода, находящихся в обращении в совр. биосфере. В течение фанерозоя (ок. 600 млн. лет) за счёт неполной обратимости цикла углерода в ископаемых осадках накопились огромные запасы углеродистых отложений (известняков, битумов, углей, нефтей и др.), оцениваемые в 10^{16} — 10^{17} г.

Сложившаяся в ходе развития биосферы направленность планетарных и региональных Б. ц. привела к созданию устойчивого биогеохимич. (т. н. нормального) фона, характерного для той или иной местности. Этот фон различается для определённых регионов биосферы, в пределах к-рых по недостатку или избытку определённых химич. элементов выделяются естественные геохимич. аномалии — биогеохимич. провинции. С вариациями исторически сложившегося общего геохимич. фона территории и естественными биогеохимич. аномалиями, отражающими реально существующую неоднородность химич. состава биосферы, связаны мн. эндемичные болезни животных и человека. Глобальный характер хоз. деятельности человека приводит к качественным изменениям в естественной биогеохимич. цикличности природных процессов биосферы. По ряду параметров масштабы антропогенных воздействий сопоставимы с кол-вом веществ, вовлечённых в нормальные Б. ц. Техногенные продукты, поступающие в биосферу, перегружают нормальное её функционирование и выпадают частично или полностью из системы устойчивых Б. ц. Возникает новый тип техногенных геохимич. аномалий, наз. «неоаномалиями» или «антропоаномалиями». Они формируются на нормальном биогеохимич. фоне в чрезвычайно короткие сроки и охватывают не только живое вещество, но и биокосные тела биосферы (атмосферу, почвы, природные воды), проникают в глубокие горизонты земной коры. Происходит нарушение отлаженных во времени природных Б. ц. биосферы. Для ряда элементов и соединений Б. ц. становятся природно-антропогенными (циклы тяжёлых металлов, азота, серы, фосфора, калия и др.). Нек-рые создаваемые человеком материалы (пластмассы, детергенты и др. продукты хим. синтеза — т. н. ксенобиотики) не включаются в природные и природно-антропогенные циклы и не перерабатываются в биосфере. Меры борьбы с нарушением Б. ц. связаны с природоохранной деятельностью, созданием малоотходных технологий, широкой реутилизацией продуктов пром. и с.-х. произ-ва, с поисками путей оптимизации осн. характеристик Б. ц. и возможностью разумного управления ими. См. также ст. *Биосфера* и лит. при ней.

● Биогеохимические циклы в биосфере, М., 1976.

БИОГЕОХИ́МИЯ, наука, изучающая круговорот хим. элементов в биосфере Земли при участии живых организмов. Б. зародилась и развивалась под влиянием основополагающих трудов В. И. Вернадского, к-рый ввёл в науку представление о живом веществе и показал его роль в планетарных геохим. процессах. Осн. проблемы совр. Б.— построение количественных моделей геохим. циклов биогенных элементов, выяснение природы и установление закономерностей фракционирования изотопов живыми организмами, биогеохим. районирование поверхности Земли, выяснение роли живых организмов в образовании, эволюции и разрушении месторождений полезных ископаемых (углеводородов, самородной серы, фосфоритов, железных и марганцевых руд и т. д.), их биоиндикация и др. Важный аспект Б. — изучение влияния деятельности человека на биогеохим. циклы, прогноз развития биосферы.

● Вернадский В. И., Химическое строение биосферы Земли и ее окружения, М., 1965; Ковда В. А., Биогеохимические циклы в природе и их нарушение человеком, М., 1976; Галимов Э. М., Природа биологического фракционирования изотопов, М., 1981; Ковальский В. В., Геохимическая среда и жизнь, М., 1982.

БИОГЕОЦЕНО́З (от *био*..., греч. gē — Земля и *ценоз*), однородный участок земной поверхности с определённым составом живых (биоценоз) и косных (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов, объединённых обменом вещества и энергии в единый природный комплекс. Совокупность Б. образует биогеоценотич. покров Земли, т. е. всю биосферу, а отд. Б. представляет собой её элементарную единицу.

Понятие о Б., введённое В. Н. Сукачёвым (1940), получило распространение гл. обр. в отечеств. лит-ре. За рубежом, особенно в англоязычных странах, в аналогичном значении чаще используют термин «*экосистема*», хотя последний более многозначен и употребляется также по отношению к искусств. комплексам организмов и абиотич. компонентов (аквариум, космич. корабль) и к отд. частям Б. (напр., гниющий пень в лесу со всеми населяющими его организмами). Экосистемы могут иметь произвольные границы (от капли воды до биосферы в целом), в то время как Б. всегда занимают определённую территорию.

Совокупность всех живых организмов Б.— биоценоз — включает продуцентов (гл. обр. зелёные растения), образующих органич. вещество, а также консументов (животные) и редуцентов (микроорганизмы), живущих за счёт готовых органич. веществ и осуществляющих их разложение до простых минеральных компонентов, снова потребляемых растениями. В Б. входят также: приземный слой атмосферы с её газовыми и тепловыми ресурсами, почва, вода, все химич. компоненты, вовлечённые в биотич. круговорот. Постоянный приток солнечной энергии — необходимое условие существования Б. Каждый Б. характеризуется определённой однородностью абиотич. условий и состава биоценоза, т. е. в его пределах не проходит резких биоценотич., микроклиматич., почвенных и гидрологич. границ. Для формирования всего облика Б. на суше наиболее важная роль принадлежит высшим растениям, к-рые, продуцируя органич. вещество, дают начало всем трофич. цепям Б., служат субстратом для мн. животных и микроорганизмов, активно влияют на микроклимат Б. и находятся в тесной взаимосвязи с почвенными и гидрологич. условиями. Поэтому характеру растительности придают ведущее значение при выявлении границ отд. Б., принимая, что они совпадают с границами фитоценозов. Хотя в пределах Б. осуществляется биогенный круговорот веществ, они представляют собой незамкнутые системы. Отд. Б. связаны между собой потоками вещества и энергии (гл. обр. стоком минеральных и органич. веществ с водой, но также движениями возд. масс и миграциями животных).

Б.— динамичная система, в ходе развития к-рой с постепенным замедлением происходит накопление массы живого вещества и усложнение её структуры. Вместе с тем Б. присуща определённая устойчивость во времени, являющаяся результатом длительной адаптации живых компонентов друг к другу и к компонентам косной среды. Рациональное использование и охрана природных Б. невозможны без знания их структуры и функционирования.

БИОГЕОЦЕНОЛО́ГИЯ (от *биогеоценоз* и ...*логия*), дисциплина, изучающая биогеоценозы и их совокупность — биогеоценотич. покров Земли. Б. возникла при изучении связей лесной растительности с условиями местообитания. Большую роль в её становлении сыграли работы В. В. Докучаева, Г. Ф. Морозова и развитая В. И. Вернадским концепция биосферы, а также его представления о планетарной роли живых организмов. Основоположник Б.— В. Н. Сукачёв в 40-х гг. 20 в. определил её принципы и методы. Б. изучает структуру и функционирование разл. биогеоценозов, их *биологическую продуктивность*, закономерности пространств. перемешения и превращения в них вещества и потоков энергии, исследует их динамику, целостность и устойчивость, устанавливает границы. Биогеоценологич. исследования обычно носят комплексный стационарный характер и дают основу для прогнозирования последствий разл. воздействий на структуру биогеоценозов и протекающие в них процессы. Особенно важны данные Б. для решения проблем охраны природы, а также в лесном, сельском и водном хозяйстве. За рубежом Б. часто не выделяют в самостоят. науку, рассматривая её как раздел *экологии*.

● Сукачев В. Н., Основы теории биогеоценологии, М.— Л., 1947; Дылис Н. В., Основы биогеоценологии, М., 1978.

...БИОЗ (от греч. bíos — жизнь), часть сложных слов, обозначающая связь с жизненными процессами (напр., *парабиоз*).

БИОИНДИКА́ТОРЫ (от *био*... и лат. indico — указываю, определяю), организмы, присутствие, количество или особенности развития к-рых служат показателями естеств. процессов, условий или антропогенных изменений среды обитания. Мн. организмы весьма чувствительны и избирательны по отношению к разл. факторам среды обитания (химич. составу почвы, вод, атмосферы, климатич. и погодным условиям, присутствию др. организмов и т. п.) и могут существовать только в определённых, часто узких границах изменения этих факторов. Напр., скопления мор. рыбоядных

птиц свидетельствуют о подходе косяков рыбы. Специфич. организмы планктона и бентоса указывают на происхождение водных масс и течений, характеризуют определённые параметры среды обитания (солёность, темп-ра и т. п.). Лишайники и нек-рые хвойные деревья являются Б. чистоты воздуха. Ряд почвенных микроорганизмов и *индикаторные растения* служат Б. при поисках разл. полезных ископаемых. По комплексам почвенных животных можно определять типы почв и их изменение под влиянием хоз. деятельности человека. Локальные внутривидовые группировки у мн. животных, напр. у рыб, характеризуются в зависимости от р-на обитания разл. комплексами паразитов-индикаторов. При помощи Б. устанавливают содержание в субстрате витаминов, антибиотиков, гормонов и др. биологически активных веществ, а также определяют интенсивность разл. химич. (pH, содержание солей и др.) и физич. факторов (радиоактивность и др.) среды. Важный аспект применения Б.— оценка с их помощью степени загрязнения окружающей природной среды, постоянный контроль (*мониторинг*) её качества и изменений. Так, по составу флоры и фауны вод, численному соотношению их отд. представителей судят о степени и характере загрязнений, пригодности вод для питьевых и хоз. целей, а также об эффективности работы очистных сооружений. См. также *Сапробность*, *Токсобность*.

БИОКОММУНИКА́ЦИЯ (от *био*... и лат. communico — связываю, общаюсь), общение животных, связи между особями одного или разных видов с помощью передачи сигналов (специфических — химич., механич., оптич., акустич., электрич. и др. или неспецифич.— сопутствующих жизнедеятельности), воспринимаемых органами зрения, слуха, обоняния, вкуса, осязания, органами боковой линии, термо- и электрорецепторами. Выработка (генерация) того или иного сигнала и его приём (рецепция) образуют между организмами соответствующий канал связи — химич., акустич. и т. д. Информация, поступающая по разл. каналам связи, обрабатывается нервной системой, где формируется ответная реакция организма. Б. облегчает поиски пищи и благоприятных условий обитания, защиту от врагов и вредных воздействий, встречу особей разного пола, взаимодействия родителей и потомства, формирование групп (стай, стад, роёв, колоний и др.) и регуляцию отношений между особями внутри них (*территориальное поведение*, *иерархия* и т. п.).

Роль того или иного канала связи у разных видов неодинакова, определяется образом жизни животных и зависит от условий среды. Как правило, Б. осуществляется при использовании одновременно неск. каналов связи, дополняющих друг друга. Наиб. древний и распространённый канал связи — химический. Нек-рые продукты обмена веществ, выделяемые во внеш. среду одними особями, воздействуя на хеморецепторы др. особей, могут служить регуляторами их роста, развития и размножения, а также вызывать определ. поведенческие реакции. Так, *феромоны* самцов нек-рых рыб ускоряют созревание самок, синхронизируя размножение популяции. Исключит. роль хемокоммуникация играет у насекомых, определяя их поведенческие реакции (пищевые, половые и др.), а у обществ. форм — развитие и разделение функций и сложную структуру пчелиной семьи или муравейника. Пахучие вещества используются для маркировки территории, упрочивают связи в группах. Рыбы, земноводные и млекопитающие хорошо различают запахи особей своего и др. видов, а общие групповые запахи позволяют животным отличать «своих» от «чужаков».

В общении рыб существенно восприятие органами боковой линии локальных движений воды. Этот вид дистантной механорецепции позволяет обнаруживать врага или добычу, поддерживать порядок в стае. Тактильные формы (напр., *аллопрининг*, *груминг*) важны для регуляции внутривидовых отношений у нек-рых птиц и млекопитающих. У миног, миксин и нек-рых рыб создаваемое ими электрич. поле помогает при ближней ориентации и поисках пищи. У «неэлектрич.» рыб в стае образуется общее электрич. поле, координирующее поведение отд. особей.

Зрительной Б. обычно сопутствуют образование структур, приобретающих сигнальное значение (окраска и цветовой узор, контуры тела или его частей), и возникновение ритуализованных движений (*ритуал*). Зрительная Б. особенно важна для обитателей открытых ландшафтов.

Акустич. общение наиболее развито у членистоногих и позвоночных. Его роль, как эффективного способа дистантной сигнализации, возрастает в водной среде и в закрытых ландшафтах. Развитие звуковой Б. зависит от развития др. каналов связи. У птиц, напр., высокие акустич. способности присущи гл. обр. скромно окрашенным видам, тогда как яркая окраска и сложное демонстрационное поведение обычно сочетаются с невысоким уровнем звукового общения. Сложная структура мн. сигналов позволяет узнавать персонально брачного и группового партнёра. Комплекс сигнальных структур и поведенческих реакций, в ходе к-рых они используются, образует специфич. для каждого вида сигнальную систему. У изученных видов рыб число специфич. сигналов видового кода колеблется от 10 до 26, у птиц — от 14 до 28, у млекопитающих — от 10 до 37. Б. играет важную роль в межвидовом общении. В качестве защиты от хищников, разыскивающих добычу по запаху, у видов-жертв вырабатываются отпугивающие запахи и несъедобность тканей, а для защиты от хищников, пользующихся зрением — разл. типы покровительственной окраски и формы. См. также *Мимикрия*.

● Барбье М., Введение в химическую экологию, пер. с франц., М., 1978; Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих, М., 1981; Tembrock G., Biokommunikation, Tl 1—2, B.— [u. a.], 1971.

БИОЛОГИ́ЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУ́РА, система науч. названий в биологии для групп организмов, связанных той или иной степенью родства,— таксонов. Б. н. обеспечивает единство и стабильность науч. названий животных, грибов, растений и микроорганизмов от внутриподвидовых категорий до самых высших — царств. Для одного и того же таксона установлено только одно назв. Выбор единственно правомочного назв. определяется правилом приоритета, согласно к-рому действительным (валидным) считается старейшее из назв., обнародованное в соответствии с правилами Б. н. Совр. ботанич. и зоол. номенклатуры ведут начало от классич. работ К. Линнея (сер. 18 в.), впервые применившего бинарные (биноминальные) назв. для всех известных ему видов. Названия всем таксонам дают на лат. языке. В ботанике с 1935 законная публикация описания нового таксона ныне живущих растений обязательно сопровождается описанием (диагнозом) на лат. языке или ссылкой на ранее опубликованное лат. описание. Б. н. разрабатывают междунар. комитеты по номенклатуре, затем их утверждают на междунар. конгрессах, после чего издают междунар. кодексы, имеющие для науч. публикаций силу законодат. документов. Для возделываемых растений разработан Междунар. кодекс номенклатуры культурных растений (1969). Особый кодекс существует и для номенклатуры бактерий и др. микроорганизмов.

В биохимии и др. биол. науках также существуют номенклатурные назв., напр. для органов, клеточных органоидов, ферментов и др.

● Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом, пер. с англ., М.— Л., 1966; Международный кодекс номенклатуры культурных растений 1969..., пер. с англ., Л., 1974; Международный кодекс номенклатуры бактерий, пер. с англ., М., 1978; Номенклатура ферментов, пер. с англ., М., 1979; Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом, пер. с англ., Л., 1980; Джеффри Ч., Биологическая номенклатура, пер. с англ., М., 1980; Линчевский И. А., Решения номенклатурной секции XIII Международного ботанического конгресса (Сидней, август 1981), «Ботанич. журнал», 1982, т. 67, № 11; International code of nomenclature for cultivated plants, Utrecht, 1980.

БИОЛОГИ́ЧЕСКАЯ ОЧИ́СТКА вод, метод очистки бытовых и промышленных сточных вод, основанный на способности организмов (гл. обр. бактерий) к разрушению (минерализации) загрязнений органич. происхождения. Аэробная (с участием кислорода воздуха) минерализация протекает на полях орошения, полях фильтрации, в биол. прудах, каналах, биофильтрах и спец. ёмкостях — аэротенках. В результате дезаминирования белков гнилостными (аммонифицирующими) бактериями и автолиза клеток в воде и почве накапливается аммиак, к-рый бактерии-нитрификаторы окисляют до нитритов и нитратов. Значит. часть органич. веществ окисляется в процессе дыхания микроорганизмов. В связи с тем что Б. о. на полях фильтрации и в биопрудах требует больших площадей, с нач. 20 в. стали широко использовать активный ил, к-рый получают продуванием природного ила воздухом. Он содержит множество бактерий и простейших, причём бактерии осуществляют разложение растворённых веществ, а простейшие удаляют тонкие взвеси и поедают бактерий, в т. ч. и патогенных. При анаэробной (без доступа кислорода) минерализации используют метантенки — железобетонные ёмкости, в к-рых происходит процесс сбраживания органич. загрязнений при помощи метанобразующих бактерий. При полной Б. о. достигается удаление окисляемых веществ, увеличивается прозрачность воды, снижается её заражённость патогенными бактериями. Смолы, масла и пр. примеси предварительно удаляют. Для разложения и детоксикации «негниющих» синтетич. веществ, находящихся в промышленных стоках, используют спец. штаммы микроорганизмов, полученные путём искусственного мутагенеза.

Для Б. о. природных вод от пром. загрязнений используют также способность нек-рых организмов накапливать (концентрировать) те или иные вещества, находящиеся в окружающей среде. Напр., диатомеи накапливают кремний, железобактерии — железо и марганец. Мн. моллюски и др. беспозвоночные (фильтраторы, детритофаги) очищают воду от тонких взвесей. Б. о. подвергают также сточные воды, содержащие в избытке биогенные элементы для уменьшения и предотвращения эвтрофикации водоёмов.

● Яковлев С. В., Карюхина Т. А., Биохимические процессы в очистке сточных вод, М., 1980.

БИОЛОГИ́ЧЕСКАЯ ПРОДУКТИ́ВНОСТЬ, способность природных сообществ или отдельных их компонентов поддерживать определённую скорость воспроизводства входящих в их состав живых организмов. Мерой Б. п. служит величина *продукции* (биомассы), создаваемой за единицу времени. Материально-энергетич. основу Б. п. составляет *первичная продукция*.

Круговорот веществ в природных сообществах происходит благодаря тому, что они включают организмы с разл. типом питания, образующими *трофические цепи*. Первичную продукцию (фитомассу) потребляют растительноядные животные, к-рыми питаются животные следующего *трофического уровня*. В отмершем виде она служит источником энергии для животных-сапрофагов, сапрофитных бактерий и грибов (деструкторов или *редуцентов*). Б. п. – одно из важнейших проявлений биотич. круговорота веществ. В отличие от вещества, неогранич. число раз выходящего в неорганич. среду и вновь поступающего в живые организмы, энергия используется для работы только один раз. Поэтому поток энергии (её количество) в ряду последоват. трофич. уровней снижается. В каждом звене трофической цепи нек-рая часть потреблённой пищи не усваивается, из усвоенной пищи обычно меньшая часть идёт на прирост или продукцию, а остальная — на энергетич. обмен. Продукция каждого последующего трофич. уровня обычно в 5—10 раз меньше продукции предыдущего. Чем длиннее пищ. цепь, тем меньше продукция её конечных звеньев. В наземных экосистемах не только продукция, но и биомасса уменьшаются от одного уровня к следующему. Сравнит. оценку Б. п. экосистем получают по характерным для них величинам первичной продукции. Суммарную первичную продукцию суши Земли за год оценивают в 179,5 млрд. т сухого органич. вещества, что примерно эквивалентно $70 \cdot 10^{16}$ ккал. О первичной продукции океана судят лишь приблизительно, её годовая величина находится в пределах $25—80 \cdot 10^{16}$ ккал. Определение Б. п. возделываемых земель (*агробиоценозов*) имеет важное экономич. значение для прогнозирования урожайности. Изучение Б. п. природных систем разл. объёма — необходимая основа рационального использования, охраны и обеспечения воспроизводства биол. ресурсов природы.

БИОЛОГИ́ЧЕСКИЕ МЕМБРА́НЫ (лат. membrana — кожица, оболочка, перепонка), структуры, ограничивающие клетки (клеточные, или плазматические, мембраны) и внутриклеточные органоиды (мембраны митохондрий, хлоропластов, лизосом, эндоплазматич. ретикулума и др.). Содержат в своём составе липиды, белки, гетерогенные макромолекулы (гликопротеиды, гликолипиды) и, в зависимости от выполняемой функции, многочисл. минорные компоненты (коферменты, нуклеиновые к-ты, антиоксиданты, каротиноиды, неорганич. ионы и т. п.). Основу Б. м. составляет фосфолипидный двойной слой (бислой), гидрофобные фрагменты молекул к-рого погружены в толщу мембраны (толщина гидрофобной зоны Б. м. составляет 2—3 нм), а полярные группы ориентированы наружу в окружающую водную среду. Осн. масса мембранных липидов (60—70%) представлена гл. обр. фосфатидилхолином, фосфатидилэтаноламином, сфингомиелином и холестерином. Главная их функция состоит в поддержании механич. стабильности Б. м. и придании им гидрофобных свойств. Мембранные белки локализованы на поверхности Б. м. или внедрены на разл. глубину в гидрофобную зону. Нек-рые белки пронизывают мембрану насквозь, и разл. полярные группы одного и того же белка обнаруживаются по обе стороны Б. м. Большинство мембранных белков играет б. или м. специфич. роль: служат катализаторами протекающих в клетке химич. реакций (мн. белки мембран — ферменты), рецепторами гормональных и антигенных сигналов, выполняют функцию узнающих элементов в мембранном транспорте, пиноцитозе и хемотаксисе. Устойчивость Б. м. обусловлена ионными, дипольными, дисперсионными и гидрофобными взаимодействиями между молекулами липидов и белков. Свободная энергия взаимодействия между фосфолипидами при плотной упаковке молекул в бислое достигает величины 10—20 ккал/м и значительно превосходит ср. энергию теплового движения. Вместе с тем внутри мембраны наблюдается значит. подвижность липидов и белков.

Осн. функции Б. м.— барьерная, транспортная, регуляторная и каталитическая. Барьерная функция заключается в ограничении диффузии через мембрану растворимых в воде соединений, что необходимо для защиты клеток от чужеродных, токсичных веществ и сохранения внутри клеток определённых концентраций метаболитов. Коэффициенты диффузии веществ через фосфолипидный бислой в $10^4—10^6$ раз ниже, чем в водных растворах. Характерная особенность Б. м.— способность осуществлять избират. перенос неорганич. ионов, питат. веществ, разл. продуктов обмена. Б. м. содержат системы пассивного и активного, направленного против электрохимич. потенциала, *транспорта веществ*. В качестве источников энергии для активного транспорта используются окислительно-восстановит. реакции (система транспорта H^+), гидролиз АТФ (K^+/Na^+-активируемая АТФаза, Ca^{2+}-активируемая АТФаза) или предсуществующие ионные градиенты (система симпорта Na^+ с аминокислотами или углеводами). Мол. механизмы транспорта веществ хорошо изучены на модельных системах, в частности при включении природных и синтетич. ион-транспортирующих соединений (*ионофоров*) в искусств. фосфолипидные бислойные мембраны. Большая группа ион-транспортирующих соединений (напр., антибиотики грамицидин, амфотерицин и др.) встраиваются в мембрану и формируют в ней поры или каналы (см. *Ионные каналы*), селективно пропускающие ионы.

Важнейшей функцией Б. м. служит регуляция внутриклеточного метаболизма в ответ на поступающие извне воздействия. Взаимодействие клеток с внеш. средой осуществляется посредством спец. мембранных рецепторов (фото-, термо-, механо- и хеморецепторы). Во мн. случаях при физич. или химич. возбуждении клеток увеличивается скорость поступления в клетки Ca^{2+} и активируется мембранная АМФ-циклаза. В свою очередь Ca^{2+} и цАМФ, активируя ключевые ферменты метаболизма, обеспечивают эффективный ответ клеток на внеш. воздействия (см. *Циклические нуклеотиды*). Важным аспектом взаимодействия клеток, тканей и органов целостного организма с внеш. средой является способность Б. м. осуществлять передачу электрич. сигнала, к-рая осуществляется спец. структурами — *синапсами*, а также при распространении потенциала действия по возбудимым Б. м. В Б. м. протекают мн. биохимич. реакции, в первую очередь процессы энергообмена клеток. В т. н. сопрягающих мембранах хлоропластов, митохондрий и бактерий осуществляется преобразование энергии света или свободной энергии, освобождаемой при окислительно-восстановит. реакциях, в энергию пирофосфатной связи АТФ (см. *Биоэнергетика*). Мн. окислительно-восстановит. гидролитич. и биосинтетич. реакции катализируют ферменты, прочно связанные с Б. м. См. также *Клеточная мембрана*.

● Овчинников Ю. А., Иванов В. Т., Шкроб А. М., Мембрано-активные комплексоны, М., 1974; Финеан Дж., Колмэн Р., Мичелл Р., Мембраны и их функции в клетке, пер. с англ., М., 1977; Биологические мембраны, пер. с англ., М., 1978; Котык А., Яначек К., Мембранный транспорт, пер. с англ., М., 1980; Бергельсон Л. Д., Мембраны, молекулы, клетки, М., 1982; Болдырев А. А., Биологические мембраны и транспорт ионов, М., 1985.

БИОЛОГИ́ЧЕСКИЕ РИ́ТМЫ, периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера биол. процессов и явлений. Б. р. в той или иной форме присущи, по видимому, всем живым организмам и отмечаются на всех уровнях организации: от внутриклеточных процессов до популяционных и биосферных. Ритмы растений проявляются, напр., в суточном движении листьев, лепестков, в ряде физиол. процессов (осенние листопады, сезонное одревеснение зимующих побегов и т. д.). Ритмы животных чётко выражены в периодичности двигат. активности и мн. физиол.-биохимич. функций (температурные колебания, секреция гормонов, синтез РНК, образование рибосом, деление клеток и др.). Ритмический характер могут носить колебания численности популяций и т. д. У многоклеточных организмов отд. клетки или их группы берут на себя роль синхронизаторов, управляя ритмикой органов или всего организма в целом. Независимые ритмы индивидуальных органов, тканей, клеток и клеточных компонентов участвуют в создании временно́й упорядоченности биол. явлений, что может служить основой для интеграции всех процессов, протекающих в живом организме. Б. р. наследственно закреплены и являются важнейшими факторами естеств. отбора и адаптации организмов.

Б. р. могут возникать как реакция на периодические изменения среды (экзогенные Б. р.), но чаще они генерируются самим организмом. В этом случае они возникают на основе саморегулирующихся процессов с запаздывающей обратной связью. Внеш. воздействия могут сдвигать фазу этих Б. р. и менять их амплитуду. Такие Б. р. наз. эндогенными. Одни Б. р. имеют частоту,

существенно варьирующую в зависимости от состояния организма (биение сердца, дыхат. движения и др. *физиологические ритмы*); частота других, т. наз. экологических, Б. р. очень стабильна и соответствует циклич. изменениям среды. Они также имеют эндогенную природу, но испытывают существ. влияние факторов среды (см. *Суточные ритмы*, *Приливные ритмы*, *Лунные ритмы* и *Годичные ритмы*). Эндогенный компонент ритма даёт организму возможность ориентироваться во времени (*биологические часы*) и заранее готовиться к предстоящим изменениям среды. Он сохраняется в постоянных лабораторных условиях на фоне температурных сдвигов и изменений химич. состава среды, его период почти не зависит от интенсивности обменных процессов. Так, на ритмы спорообразования у нек-рых водорослей не влияют вещества, тормозящие обменные процессы, в аквариуме длительно сохраняется приливная и лунная периодичность открывания створок раковин морских моллюсков и т. д. Существует предположение о регуляции эндогенных ритмов млекопитающих гипоталамо-гипофизарной системой.

Экологич. ритмы способны подстраиваться к изменениям цикличности внеш. условий, но лишь в определ. диапазоне частот. Такая подстройка возможна благодаря тому, что в течение каждого периода имеются определ. интервалы времени (время потенциальной готовности), когда организм готов к восприятию сигнала извне, напр. яркого света или темноты. Если сигнал несколько запаздывает или приходит преждевременно, соответственно сдвигается фаза ритма. В экспериментальных условиях при постоянном освещении и температуре этот же механизм обеспечивает регулярный сдвиг фазы в течение каждого периода. Поэтому период ритма в этих условиях обычно не соответствует природному циклу и постепенно расходится по фазе с местным временем (см. *Циркадные ритмы*, *Цирканные ритмы*). Искажение или ослабление ритмичности среды может привести к нарушению системы Б. р. организма и развитию у него патологич. состояний.

Ритмич. характер свойствен многим физиол. процессам, протекающим в организме человека (суточные колебания артериального давления, количеств. показателей белой крови и др.). Имеются данные, свидетельствующие о циклич. характере физич. состояния и психол. функций. Поэтому нарушение установившихся ритмов жизнедеятельности может снижать работоспособность, оказывать неблагоприятное воздействие на здоровье человека. Изучение характера Б. р. имеет большое значение при организации рационального режима труда и отдыха человека, особенно в экстремальных условиях (в полярных условиях, в космосе, при быстром перемещении в др. часовые пояса и т. д.).

В целом природа ритмич. процессов в биол. системах во многом не ясна, а знания об их механизмах часто носят умозрительный характер. Б. р. изучает *биоритмология*.

● Биологические ритмы, М., 1980; Биологические ритмы, пер. с англ., т. 1—2, М., 1984; Детари Л., Карцаги В., Биоритмы, пер. с венг., М., 1984.

БИОЛОГИ́ЧЕСКИЕ СИСТЕ́МЫ, биол. объекты разл. сложности (клетки и ткани, органы, системы органов и организмы, биоценозы и экосистемы, вплоть до биосферы в целом), имеющие, как правило, неск. уровней структурно-функц. организации. Представляя собой совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих элементов, Б. с. обладают свойствами целостности (несводимость свойств системы к сумме свойств её элементов), относит. устойчивости, а также способностью к адаптации по отношению к внеш. среде, развитию, самовоспроизведению и эволюции.

Любая Б. с. является динамической — в ней постоянно протекает множество процессов, часто сильно различающихся во времени. В то же время Б. с. — открытые системы, условием существования к-рых служит обмен энергией, веществом и информацией как между частями системы (или подсистемами), так и с окружающей средой. Важнейшая особенность Б. с. заключается в том, что такой обмен осуществляется под контролем спец. механизмов реализации генетич. информации и внутр. управления, к-рые позволяют избежать «термодинамической смерти» путём использования энергии, извлекаемой из внеш. среды. Устойчивость стационарных состояний Б. с. (сохранение постоянства внутр. характеристик на фоне нестабильной или изменяющейся внеш. среды), а также способность их к переходу из одного состояния в другое (свойство неустойчивости стационарных состояний Б. с.) обеспечиваются многообразными механизмами саморегуляции. В основе саморегуляции Б. с. лежит принцип обратной связи, отрицательной или положительной. Так, в цепи регулирования с отрицат. обратной связью информация об отклонении регулируемой величины от заданного уровня включает в действие регулятор, к-рый воздействует на регулируемый объект т. о., что регулируемая величина возвращается к исходному уровню (знак изменения её обратен знаку первонач. отклонения). Этот механизм, а также более сложные комбинации неск. механизмов могут функционировать на разных уровнях организации Б. с. (напр., на молекулярном — ингибирование ключевого фермента при избытке конечного продукта или репрессия синтеза ферментов, на клеточном — гормональная регуляция и контактное угнетение, обеспечивающие оптим. плотность клеточной популяции; на уровне организма — регуляция содержания глюкозы в крови, а в общем случае гомеостаз, обеспечивающий стабильность внутр. среды организма). Спец. механизмы положит. обратной связи (воздействие на регулируемый объект вызывает изменение, совпадающее по знаку с первонач. отклонением регулируемой величины, вследствие чего система выходит из данного стационарного состояния) лежат в основе перехода Б. с. из одного стационарного состояния в другое и основанных на этих переходах закономерных изменениях Б. с., обеспечивающих их адаптацию к изменяющимся внеш. условиям, перемещение, другие многообразные активные функции Б. с. и их эволюцию.

Сложные автономные (независимые от среды) движения Б. с. возможны благодаря множественности стационарных состояний Б. с., между к-рыми могут совершаться переходы. В нек-рых случаях новое состояние оказывается не стационарным, а автоколебательным, т. е. таким, в к-ром значения показателей колеблются во времени с постоянной амплитудой. Такие явления лежат в основе периодич. процессов в Б. с., временной организации Б. с., в основе функционирования биологических часов.

При анализе поведения и свойств Б. с. широкое применение находят разл. методы физич. и математич. моделирования, используются кибернетич. и термодинамич. подходы (см. *Термодинамика биологических систем*). Системный подход оказывается перспективным для решения мн. практически важных проблем (таких, напр., как создание замкнутых систем жизнеобеспечения, проблема заболеваний, связанных с нарушением гомеостаза и пр.).

● Колебательные процессы в биологических и химических системах, т. 2, Пущино-на Оке, 1971; Уотермен Т., Теория систем и биология, пер. с англ., М., 1971; Математич. модели биологических систем, М., 1971.

БИОЛОГИ́ЧЕСКИЕ ЧАСЫ́, условный термин, указывающий на способность живых организмов ориентироваться во времени. В основе такой ориентации лежит строгая периодичность протекающих в клетках физико-химич. процессов, т. е. эндогенные биол. ритмы. Нек-рые исследователи считают, что природа Б. ч. обусловлена способностью организмов воспринимать циклич. колебания геофизич. факторов (суточная и сезонная периодичность электрич. и магнитного поля Земли, солнечной и космич. радиации и др.). Способность отсчёта времени наблюдается на разл. уровнях биол. интеграции и присуща любой клетке эукариот. Она выражается в том, что многие физиол. и биохим. функции, а также поведение организмов претерпевают строго циклич. изменения, приуроченные к циклич. изменениям во внеш. среде. Наиб. ярко это проявляется в *суточных ритмах*. Природа Б. ч. окончательно не выяснена. Часто Б. ч. животных наз. также пейсмекеры, расположенные в мозге и управляющие ритмами клеток, органов и организма в целом. См. также ст. *Биологические ритмы* и лит. при ней.

БИОЛОГИ́ЧЕСКОЕ ДЕ́ЙСТВИЕ ИЗЛУЧЕ́НИЙ, постоянное воздействие на биосферу Земли электромагнитных и корпускулярных излучений внеземного и земного происхождения, приводящее к биохимич., физиол., генетич. и др. изменениям, возникающим в живых клетках и организмах. Наиболее мощный источник излучений — Солнце. Энергия электромагнитного излучения Солнца в видимой части спектра улавливается растениями и в процессе фотосинтеза трансформируется в энергию химич. связей органич. веществ, за счёт к-рой существует и развивается жизнь на Земле. С действием света связаны информационные и регуляторные реакции организмов (зрение животных, фототаксис, фототропизм, фотопериодизм и др.). Поглощаясь в тканях окрашенными веществами — фотосенсибилизаторами, видимое излучение может опосредованно воздействовать на нуклеиновые к-ты и белки (*фотодинамическое действие*). Ультрафиолетовое излучение (УФ) Солнца частично проникает через атмосферу и в умеренных дозах оказывает благотворное действие на рост и развитие растений и животных (усиливает обмен веществ, вызывает образование витамина D, повышает сопротивляемость организма). В больших дозах коротковолновое УФ-излучение инактивирует нуклеиновые к-ты и белки, оказывает бактерицидное, эритемное, мутагенное и канцерогенное действие. Вспышки на Солнце, как и гораздо более мощные вспышки на нек-рых др. звёздах, являются источниками высокоэнергетич. космич. лучей. Часть космич. лучей отклоняется магнитным полем Земли, другая — погло-

щается верх. слоями атмосферы и только небольшое их кол-во достигает поверхности Земли, составляя ок. 30% естеств. фона ионизирующих излучений (ИИ). Остальные 70% обусловлены γ-, β- и α-излучениями радиоактивных элементов — тория, урана, радия и продуктов их распада (радон и др.), находящихся в рассеянном виде в земных породах, почве, атмосфере и воде. Определённый вклад в естеств. фон вносят и такие радиоактивные изотопы, как ^{40}K, ^{3}H, ^{14}C, входящие в состав живых клеток. Высокоэнергетич. ИИ глубоко проникают в организм, достигая наиболее радиочувствит. органов — кроветворных, генеративных и др. В основе биол. действия ИИ лежат процессы ионизации и возбуждения молекул, радиационно-химич. реакции, нарушающие или изменяющие функции биополимеров, гл. обр. нуклеиновых кислот и ферментов. Воздействуя на ДНК соматич. и генеративных клеток, они способны вызвать мутации, злокачеств. перерождение клетки. Поэтому ИИ играют определённую роль в естеств. изменчивости организмов, лежащей в основе биол. эволюции, и вместе с тем повышают уровень спонтанно возникающих уродств, генетич. заболеваний, канцерогенеза. В сер. 20 в. были открыты способы расщепления атомных ядер, сопровождаемые мощным ИИ и образованием большого кол-ва искусств. радиоактивных веществ. Технич. средства использования ядерной энергии в военных и мирных целях ощутимо увеличивают кол-во источников ИИ (см. *Загрязнение биосферы*), а следовательно, и вероятность возникновения разл. нарушений у организмов. Большую опасность для человечества представляет использование ИИ в воен. целях. При тотальном гамма-нейтронном облучении животных и человека (сопровождающем взрывы атомных и ядерных бомб) в дозах 100 Гр и выше вследствие поражения ЦНС наступает коматозное состояние и смерть в первые 24—48 час, при дозах 5—10 Гр возникает тяжёлая лучевая болезнь. При более низких дозах после острого периода наступает восстановление поражённых тканей и выздоровление. Однако в дальнейшем возрастает вероятность появления отдалённых последствий облучения (рак, лейкемия, катаракта, рождение генетически неполноценного потомства и т. п.). Вследствие развития техники всё более актуальной становится проблема биол. действия неионизирующих электромагнитных излучений с большими длинами волн, таких, как УВЧ, миллиметровые, сантиметровые и дециметровые радиоволны, воздействие к-рых связано с локальным, неравномерным нагревом ультраструктур тканей и зависит от мощности и модуляции облучения (как правило, оно обратимо). Радиоизлучения метрового и большего диапазонов, по-видимому, биол. действием не обладают. Регулируемое Б. д. и. широко используется в медицине (радиотерапия, рентгенодиагностика, фототерапия, лазеры и др.), микробиол. пром-сти, с. х-ве (радиационный мутагенез и др.).

● Кудряшов Ю. Б., Беренфельд Б. С., Радиационная биофизика, М., 1979; Кузин А. М., Невидимые лучи вокруг нас, М., 1980; Конев С. В., Волотовский И. Д., Фотобиология, Минск, 1980.

БИОЛО́ГИЯ (от *био...* и *...логия*), совокупность наук о живой природе. Предмет Б.— все проявления жизни: строение и функции живых существ и их природных сообществ, распространение, происхождение и развитие, связи друг с другом и с неживой природой. Задачи Б.— изучение закономерностей этих проявлений, раскрытие сущности жизни, систематизация живых существ. Термин «Б.» предложен в 1802 Ж. Б. Ламарком и Г. Р. Тревиранусом независимо друг от друга. Он упоминается также в соч. Т. Роозе (1797) и К. Бурдаха (1800).

Исторический очерк. Совр. Б. уходит корнями в древность и берёт начало в странах Средиземноморья (Др. Египет, Др. Греция). Крупнейшим биологом древности был Аристотель. В средние века накопление биол. знаний диктовалось в осн. интересами медицины. Однако вскрытия человеческого тела были запрещены, и преподававшаяся по Галену анатомия была в действительности анатомией животных, гл. обр. свиньи и обезьяны. В эпоху Возрождения широко распространяются и комментируются сочинения антич. философов и натуралистов (первыми ботанич. трудами были комментарии к соч. Теофраста, Плиния Старшего и др.). В дальнейшем появляются оригинальные «травники» — краткие описания лекарств. растений. А. Чезальпино сделал попытку (1583) создания классификации растений на основе строения семян, цветков и плодов. С введением анатомирования человеческого тела блестящих успехов добивается анатомия человека, что отражено в классич. труде А. Везалия «О строении человеческого тела» (1543). Работы анатомов подготовили великое открытие 17 в.— учение У. Гарвея о кровообращении (1628), применившего для физиол. исследований количеств. измерения и законы гидравлики. Плеяда микроскопистов открывает тонкое строение растений (Р. Гук, 1665; М. Мальпиги, 1675—79; Н. Грю, 1671—82) и их половые различия (Р. Камерариус, 1694, и др.), мир микроскопич. существ, эритроциты и сперматозоиды (А. Левенгук, 1673 и сл.), изучает строение и развитие насекомых (Мальпиги, 1669; Я. Сваммердам, 1669 и сл.). Эти открытия привели к возникновению противоположных направлений в эмбриологии — овизма и анималькулизма и к борьбе концепций преформизма и эпигенеза. В области систематики Дж. Рей описал в «Истории растений» (1686—1704) св. 18 тыс. видов, сгруппированных в 19 классов. Он же определил понятие «вид» и создал классификацию позвоночных, осн. на анатомо-физиол. признаках (1693). Ж. Турнефор распределил растения по 22 классам (1700).

В 18 в. фундаментальную «Систему природы» (1735 и позже), осн. на признании неизменности изначально сотворённого мира, дал К. Линней, применив бинарную номенклатуру. Сторонник ограниченного трансформизма Ж. Бюффон построил смелую гипотезу о прошлой истории Земли, разделив её на ряд периодов, и в отличие от креационистов относил появление растений, животных и человека к последним периодам. Опытами по гибридизации Й. Кёльрёйтер окончательно доказал наличие полов у растений и показал участие в оплодотворении и развитии как яйцеклеток, так и пыльцы растений (1761 и позже). Ж. Сенебье (1782) и Н. Соссюр (1804) установили роль солнечного света в способности зелёных листьев выделять кислород и использовать для этого углекислый газ воздуха. В кон. 18 в. Л. Спалланцани осуществил опыты, опровергающие господствовавшую до тех пор в Б. идею возможности самозарождения организмов.

Уже со 2-й пол. 18 в. и в нач. 19 в. всё настойчивее в той или иной форме возникают идеи историч. развития живой природы. Ш. Бонне развил (1745, 1764) идею «лестницы существ», к-рую эволюционно истолковал Ж. Б. Ламарк (1809). Эволюционные идеи Ламарка в то время успеха не имели и подвергались критике со стороны мн. учёных, среди к-рых был Ж. Кювье — основоположник сравнительной анатомии и палеонтологии животных, выдвинувший (1825) учение о катастрофах (см. *Катастроф теория*). Антиэволюционные концепции Кювье утвердились в 1830 в результате дискуссии с Э. Жоффруа Сент-Илером, пытавшимся обосновать натурфилос. учение о «единстве плана строения» животных и допускавшим возможность эволюционных изменений под прямым воздействием внешней среды. Идея развития организмов нашла убедительное подтверждение в эмбриологич. исследованиях К. Ф. Вольфа (1759, 1768), Х. Пандера (1817) и К. М. Бэра (1827), в установлении Бэром принципов сравнит. эмбриологии позвоночных (1828—37). Обоснованная Т. Шванном (1839) клеточная теория сыграла огромную роль в понимании единства органич. мира и в развитии цитологии и гистологии.

В сер. 19 в. установлены особенности питания растений и его отличие от питания животных, сформулирован принцип круговорота веществ в природе (Ю. Либих, Ж. Б. Буссенго). В физиологии животных крупные успехи достигнуты работами Э. Дюбуа-Реймона, заложившего основы электрофизиологии, К. Бернара, выяснившего роль ряда секреторных органов в пищеварении (1845, 1847) и доказавшего синтез гликогена в печени (1848), Г. Гельмгольца и К. Людвига, разработавших методы изучения нервно-мышечной системы и органов чувств. И. М. Сеченов заложил основы материалистич. понимания высшей нервной деятельности («Рефлексы головного мозга», 1863). Л. Пастер окончательно опроверг возможность самозарождения совр. организмов (1860—1864). С. Н. Виноградский обнаружил (1887—91) бактерии, способные путём хемосинтеза образовывать органич. вещества из неорганических. Д. И. Ивановский открыл (1892) вирусы.

Крупнейшим завоеванием 19 в. было эволюц. учение Ч. Дарвина, изложенное им в труде «Происхождение видов...» (1859), в к-ром он вскрыл механизм эволюционного процесса путём естественного отбора. Утверждение в Б. дарвинизма способствовало разработке ряда новых направлений: эволюц. сравнит. анатомии (К. Гегенбаур), эволюц. эмбриологии (А. О. Ковалевский, И. И. Мечников), эволюц. палеонтологии (В. О. Ковалевский). Большие успехи, достигнутые в 70—80-х гг. 19 в. в изучении сложных процессов клеточного деления (Э. Страсбургер, 1875; В. Флемминг, 1882, и др.), созревания половых клеток и оплодотворения (О. Гертвиг, 1875 и позже; Г. Фоль, 1877; Э. ван Бенеден, 1884; Т. Бовери, 1887, 1888) и связанных с ними закономерностей распределения хромосом в митозе и мейозе, породили множество теорий, искавших в ядре половых клеток носителей наследственности (Ф. Гальтон, 1875; К. Негели, 1884; Э. Страсбургер, 1884; А. Вейсман, 1885—1892; Х. Де Фриз, 1889). Однако закономерности наследственности, обнаруженные Г. Менделем (1865), остались незамеченными вплоть до 1900, когда они были подтверждены и легли в основу генетики.

Отправными пунктами развития генетики в нач. 20 в. стали менделизм и мутационная теория (Х. Де Фриз, 1901—03), способствовавшие в дальнейшем синтезу генетики и дарвинизма. Была сформулирована хромосомная теория наследственности (Т. Бовери, 1902—07; У. Сеттон, 1902), однако лишь Т. Морган и его школа (1910 и позже) обосновали и разработали её полностью. На основе учения В. Иогансена о чистых линиях (1903) им были введены понятия ген, генотип, фенотип (1909).

Химич. природа генов и матричный принцип их воспроизведения сначала постулировались чисто теоретически в форме представления о «наследственных молекулах» (Н. К. Кольцов, 1927). В дальнейшем было показано, что носителями генетич. информации являются молекулы ДНК (1944). Установление структуры ДНК (Дж. Уотсон и Ф. Крик, 1953) привело к раскрытию генетич. кода, дало резкий толчок развитию молекулярной биологии (в широком смысле — комплексу направлений, объединяемых понятием физико-химич. биология), а позднее — генетической инженерии и биотехнологии.

В области физиологии животных И. П. Павловым разработано учение об условных рефлексах и высшей нервной деятельности; бурно развивается нейрофизиология. Физиология растений добилась успехов в изучении фотосинтеза.

Существенное развитие в 20 в. получила эволюционная теория. В 20—30-х гг. была вскрыта роль в эволюции мутационного процесса, колебаний численности и изоляции при направленном действии отбора. Это позволило разработать синтетическую теорию эволюции, развивающую дарвинизм (С. С. Четвериков, Дж. Б. С. Холдейн, Р. Фишер, С. Райт, Дж. Хаксли, Ф. Г. Добржанский, Э. Майр и др.) и включающую учения о факторах эволюции (И. И. Шмальгаузен и др.), о микроэволюции и макроэволюции.

Крупнейшим достижением Б. является создание В. И. Вернадским биогеохимии и учения о биосфере (1926), В. Н. Сукачёвым — биогеоценологии (1942), А. Тенсли — учения об экосистемах (1935), на основе к-рых научно разрабатывается стратегия взаимоотношений человечества с природой. Трудами В.Шелфорда (1912, 1939), Ч. Элтона (1934) и мн. др. разработаны основы экологии как науки о взаимосвязи между организмами и окружающей средой. С сер. 20 в. успехи экологии, а также становящиеся всё более серьёзными проблемы охраны природы привели к «экологизации» многих биол. наук, способствовали утверждению совр. системного подхода к развитию популяционной биологии.

Система биологических наук. Одними из первых в Б. сложились комплексные науки по объектам исследования — о животных — зоология, растениях — ботаника; анатомия и физиология человека — основа медицины. В пределах зоологии сформировались более узкие дисциплины, напр. протозоология, энтомология, орнитология, териология и др.; в ботанике — альгология, бриология, дендрология и т. д. В самостоят. науки выделились микробиология, микология, лихенология, вирусология. Многообразие организмов и распределение их по группам изучают систематика животных и систематика растений. Изучением прошлой истории органич. мира занимается палеонтология и её разделы — палеозоология, палеоботаника, палеоэкология и др.

Др. аспект классификации биол. дисциплин — по исследуемым свойствам и проявлениям (механизмам) живого. Форму и строение организмов изучают морфол. дисциплины — цитология, гистология, анатомия; состав и ультраструктуру тканей и клеток — биохимия, биофизика, молекулярная Б.; образ жизни животных и растений и их взаимоотношения с условиями среды обитания — экология и более специально — гидробиология, биогеография, биогеоценология и т. д.; функции живых существ изучают физиология животных и физиология растений; закономерности поведения животных — этология; закономерности наследственности и изменчивости — предмет исследований генетики; закономерности индивидуального развития изучает эмбриология или в более широком совр. понимании — биология развития; историч. развитие — эволюционное учение. Широкое проникновение математики в разделы Б. вызвало к жизни математич. Б., биометрию.

В целом для Б. характерно взаимопроникновение идей и методов разл. биол. дисциплин, а также др. наук — химии, физики, математики. В 20 в. возникли новые биол. дисциплины и направления на границах смежных наук, а также в связи с практич. потребностями (радиобиология, космич. биология, физиология труда, социобиология и др.).

Уровни организации и изучения жизненных явлений. Для живой природы характерно сложное, иерархич. соподчинение уровней организации её структур. Вся совокупность органич. мира Земли вместе с окружающей средой образует биосферу (биосферный уровень), к-рая складывается из биогеоценозов (биогеоценотический); свободно скрещивающиеся между собой особи одного и того же вида образуют популяции (популяционно-видовой); составляющие их особи (организменный) у многоклеточных состоят из органов и тканей (органно-тканевой), образованных различными клетками (клеточный), а те, как и одноклеточные организмы, — из внутриклеточных структур (субклеточный), которые строятся из молекул (молекулярный). Для каждого из названных уровней характерны специфич. закономерности, связанные с разл. масштабами явлений, принципами образования и организации, особенностями взаимоотношений с выше- и нижележащими уровнями (см. *Уровни организации живого*).

Значение биологии для сельского, лесного, промыслового хозяйства и медицины. Необходимые для питания белки, жиры, углеводы, витамины человек получает гл. обр. от культурных растений и прирученных животных. Знание законов генетики и селекции, а также физиол. особенностей культурных и одомашненных видов позволяет совершенствовать агротехнику и зоотехнику, выводить более продуктивные сорта растений и породы животных. Уровень знаний в области биогеографии и экологии определяет возможность и эффективность интродукции и акклиматизации. Биохимич. исследования позволяют полнее использовать получаемые органич. вещества растит. и животного происхождения, а также их лабораторного и пром. синтеза. Развитие в последние годы генетич. инженерии открывает широкие перспективы для биотехнологии биологически активных и лекарств. веществ. Исключительно важное значение имеет биология как теоретич. основа ведения сельского, лесного и промыслового хозяйства. Познание закономерностей размножения и распространения болезнетворных вирусов и бактерий, а также паразитич. организмов необходимо для успешной борьбы с инфекционными и паразитарными заболеваниями человека и животных.

Заключение. Прогресс Б. в 20 в., её возросшая роль среди др. наук и для существования человечества определяют и иной облик Б. сравнительно с тем, какой она имела 40—50 лет назад. По уровню биологич. исследований ныне можно судить о материально-технич. развитии общества, т. к. Б. становится реальной производительной силой, а также рациональной науч. основой отношений между человеком и природой. Только на основе биол. исследований возможно решение одной из самых грандиозных и насущных задач, вставших перед человечеством, — управление эволюцией биосферы с целью сохранения и поддержания условий существования и развития человечества.

● **История** — Лункевич В. В., От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии, 2 изд., г. 1-2, М., 1960; Азимов А., Краткая история биологии, пер. с англ., М., 1967; История биологии с древнейших времен до начала XX в., М., 1972; История биологии с начала XX века до наших дней, М., 1975; Singer Ch., A history of biology to about the year 1900, 3 ed., L.— N. Y., 1959; Geschichte der Biologie, Jena, 1982, 2 Aufl., 1985.

Общие работы — Биология вчера и сегодня, М., 1969; Вилли К., Детье В., Биология, пер. с англ., М., 1974; Gardiner M. S., Flemister S. C., The principles of general biology, 2 ed., N. Y.—L., 1967. См. также лит. при статьях об отдельных биол. науках и их разделах, а также приложение в конце книги.

БИОЛО́ГИЯ РАЗВИ́ТИЯ, раздел биологии, изучающий причинные механизмы и движущие силы индивидуального развития (онтогенеза) животных и растений. Б. р. — преемница ранее возникшего в эмбриологии эксперим. направления — *механики развития* — сформировалась к сер. 20 в. на основе эмбриологии; на стыке её с цитологией, генетикой, физиологией и молекулярной биологией. Успехи, достигнутые этими дисциплинами, сделали возможным объединение разл. подходов и методов для решения таких фундаментальных проблем Б. р., как способы реализации генетич. информации в индивидуальном развитии, молекулярно-генетич. основы дифференцировки клеток, тканей и органов, механизмы клеточных взаимодействий и регуляторных процессов, обеспечивающих целостность развивающегося организма, мол. механизмы нормального и опухолевого роста и др. Достижения Б. р. открывают большие перспективы для практики (управление развитием животных и растений, регуляция пола, регуляция численности животных и т. д.).

● Объекты биологии развития, М., 1975; Зуссман М., Биология развития, пер. с англ., М., 1977.

БИОЛЮМИНЕСЦЕ́НЦИЯ (от *био*... и лат. lumen — свет, -escent — суффикс, означающий слабое действие), видимое свечение живых организмов, связанное с процессами их жизнедеятельности и обусловленное у значит. числа видов ферментативным окислением особых веществ — люциферинов. Б. широко распространена в природе и известна у бактерий, грибов, представителей разных типов животных — от простейших до хордовых. Особенно многочисленны светящиеся формы среди ракообразных, насе-

комых и рыб (свечение может быть обусловлено симбиотич. бактериями). Свечение может испускать вся поверхность тела или спец. *свечения органы*. Продолжительность свечения варьирует от длительного, продолжающегося часы, до коротких вспышек, измеряемых у нек рых организмов долями секунды. Свет при Б. самых разнообразных тонов — от голубого до красного. Б. представляет собой один из типов хемилюминесценции: в ходе химич. реакции выделяется энергия, к-рая не теряется в виде тепла и не сопряжена с к.-л. реакциями синтеза, а превращается в энергию электронного возбуждения молекул, способных выделять её в виде фотонов. Наиб. сложна система Б. у насекомых, напр. светляков. Их органы испускают вспышки жёлто-зелёного света (с дл. волны ок. 560 нм) под действием нервных импульсов. Кроме люциферина и фермента люциферазы, для осуществления Б. насекомым необходим кислород, АТФ и ионы Mg^{2+}. Энергия, освобождающаяся при гидролизе АТФ, видимо, активирует люциферин-люциферазную систему и обеспечивает окисление люциферина с испусканием света. Люциферины и люциферазы у разл. биол. видов не идентичны. В нек-рых случаях Б. не связана с люциферин-люциферазной реакцией. Напр., свечение медузы *Aequorea* возникает при взаимодействии специфич. белка (экварина) с ионами Ca^{2+}, причём в этом процессе свет испускается в отсутствии кислорода. Б. используется для освещения и приманки добычи (напр., у глубоководных рыб), для предостережения, отпугивания или отвлечения хищников (у выпускающей светящееся облако креветки *Acanthephyra*), в качестве сигнала для встречи самцов и самок в брачный период (разл. виды светляков). Полагают, что Б. впервые возникла на стадии перехода от анаэробных форм жизни к аэробным.

● Браун Ф., Биолюминесценция, в кн.: Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 3, М., 1978.

БИО́М (англ. biome, от греч. bíos — жизнь и лат. -oma — окончание, обозначающее совокупность), совокупность разл. групп организмов и среды их обитания в определённой ландшафтно-географич. зоне, напр. в тундре, хвойных лесах, аридной зоне и т. д.

БИОМА́ССА, суммарная масса особей вида, группы видов или сообщества организмов, выражаемая обычно в единицах массы сухого или сырого вещества, отнесённых к единицам площади или объёма любого местообитания (кг/га, г/м², г/м³, кг/м³ и др.). Для того чтобы выявить связь между потоком энергии в экосистеме и средней Б., последнюю выражают в единицах энергии (джоулях) на определённую поверхность, напр., Дж/м².

Среди гетеротрофных организмов суши наиб. высока Б. почвенных микроорганизмов. Значительна Б. почвенных беспозвоночных, гл. обр. дождевых червей, к-рая в зависимости от местообитания составляет от 200 до 1500, а по др. данным — до 4000 кг/га. Ср. суммарная Б. позвоночных (млекопитающие и птицы) гораздо меньше (до 1—15 кг/га), хотя во время миграции или зимовки птиц на ограниченных площадях их Б. может достигать значит. величин. Ок. 90% Б. биосферы (вся Б.— примерно $1{,}8 \cdot 10^{18}$ г сухого вещества, или $30 \cdot 10^{21}$ Дж) составляет Б. наземных растений; остальная часть приходится на водную растительность и гетеротрофные организмы. Для мор. экосистем и крупных внутр. водоёмов характерна малая Б. растений. В пелагиали она представлена в осн. фитопланктоном. В неск. раз выше Б. животных планктона и бентоса. На больших глубинах Б. животных мала и возрастает в прибрежной зоне (устричные банки, коралловые рифы). Значительна Б. прибрежных водорослей (ламинария, фукус и др.). Б. животных Мирового океана составляет ок. $6 \cdot 10^9$ т, что в 20 раз больше общей Б. водных растит. организмов ($0{,}3 \cdot 10^9$ т). При изучении *биологической продуктивности* и пищ. взаимоотношений в экосистеме строят пирамиду Б. (см. *Трофический уровень*). Величины Б. экосистем можно получить, если известны величины продукции (прироста Б.) соответств. сообществ. Определение Б. используют для изучения продуктивности групп организмов, отд. биоценозов и биосферы в целом, а также при прогнозировании хоз. деятельности человека.

БИОМЕ́ТРИЯ (от *био...* и греч. metréō — измеряю), раздел вариационной статистики, с помощью методов к-рого производят обработку эксперим. данных и наблюдений, а также планирование количеств. экспериментов в биол. исследованиях. Б. сложилась к кон. 19 в. гл. обр. благодаря трудам Ф. Гальтона, разработавшего, в частности, метод исчисления корреляций между переменными в антропометрии, и К. Пирсона, к-рый впервые ввёл представление о плотности распределения нек-рых исследуемых биол. объектов. В 20—30-х гг. 20 в. крупный вклад в Б. внёс Р. Фишер, к-рый предложил ряд моделей действия естеств. отбора, используя биометрич. методы, и широко применил их в генетич. исследованиях. Этапы применения совр. биометрич. методов обычно следующие: выбор нек-рой статистич. модели, статистич. анализ биол. результатов, имеющихся или набираемых потом опытным путём, проверка соответствия модели эксперим. данным. Любая модель содержит ряд предположений, к-рые должны выполняться в данном эксперименте. При обработке результатов возникают 3 осн. статистич. задачи: оценка параметров распределения — среднего, дисперсии и т. д. (напр., установление пределов случайных колебаний размеров тела особей в исследуемой популяции насекомых данного вида); сравнение выборочных распределений или их параметров (напр., случайна или достоверна разница между урожаями изучаемых сортов пшеницы); выявление статистич. связей — корреляция, регрессия (напр., изучение связи между размерами и массой разл. органов животных). Биометрич. методы широко применяют в генетике, систематике, популяционной биологии, экологии, гидробиологии, лесоведении и др. биол. и смежных науках.

● Фишер Р. А., Статистические методы для исследователей, пер. с англ., М., 1958; Снедекор Дж. У., Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии, пер. с англ., М., 1961; Рокицкий П. Ф., Биологическая статистика, 3 изд., Минск, 1973; Мазер К., Джинкс Дж., Биометрическая генетика, пер. с англ., М., 1985.

БИОМЕХА́НИКА, раздел биологии (биофизики и физиологии), изучающий механич. свойства тканей, органов и организма в целом и происходящие в них механич. явления (движение человека и животных, работа дыхательного аппарата, кровообращение, упругие свойства сосудов, мышц, прочность костей, суставов, связок и пр.). Начало исследованиям по Б. было положено Леонардо да Винчи. Значит. влияние на её развитие оказали труды И. М. Сеченова, П. Ф. Лесгафта, Н. А. Бернштейна и др. Исследования в области Б. представляют существ. интерес для физиологии труда и спорта, травматологии и ортопедии, космич. биологии, для конструирования аппаратов искусств. дыхания и кровообращения, для создания манипуляторов и роботов на принципах бионики.

● Александер Р., Биомеханика, пер. с англ., М., 1970.

БИОНАВИГА́ЦИЯ (от *био...* и лат. navigatio — плавание), способность животных выбирать направление движения при регулярных сезонных миграциях (на зимовки или к местам размножения) и при нахождении своего местообитания (*хоминг*). Обеспечивается способностью к ориентации в окружающем пространстве с помощью органов чувств и наследственно закреплёнными реакциями — инстинктами. Значение инстинктов особенно велико в тех случаях, когда миграции совершаются животными впервые. Помимо птиц, способность к Б. присуща мн. рыбам, млекопитающим, совершающим дальние сезонные кочёвки (напр., северным оленям, морским котикам, китам), нек-рым пресмыкающимся (напр., морским черепахам). Способы Б. весьма разнообразны — солнечная или звёздная компасная ориентация, навигация по наземным ориентирам, по магнитному полю Земли (у голубей) и др. Известно, что мн. животные способны воспринимать степень поляризации света, УФ-излучения, изменения атм. давления; водные животные используют для Б. мор. течения, химич. состав (солёность) воды и др. Механизмы Б. изучены ещё недостаточно; полагают, что во многих случаях животные используют для Б. одновременно неск. факторов. Огромную роль в выборе правильного пути и направления играет взаимодействие животных в кочующей группе. См. также *Ориентация животных.*

БИО́НИКА (от греч. bíōn — элемент жизни, букв.— живущий), одно из направлений биологии и кибернетики, изучающее особенности строения и жизнедеятельности организмов с целью создания более совершенных технич. систем или устройств. Сформировалась во 2-й пол. 20 в. Для решения задач Б. изучаются, напр., способы переработки информации в нервной системе, особенности строения и функционирования органов чувств, исследуются принципы навигации, ориентации и локации, используемые животными, биоэнергетические процессы с высоким коэфф. полезного действия и т. д.

● Бионика. Библиографический указатель отечественной и иностранной литературы 1958—1968 гг., сост. Т. Н. Анисимова, М., 1971; Жерарден Л., Бионика, пер. с франц., М., 1971.

БИО́НТ (от греч. bíōn, род. падеж bíōntos — живущий), отдельно взятый организм, приспособившийся к обитанию в определённой среде (биотопе). Термин употребляется в составе сложных слов, обозначающих организмы, к-рые обитают в определённой среде: аэробионты (обитатели суши и воздуха), гидробионты (водные организмы), педобионты (обитатели почвы), сапробионты (обитатели разлагающихся остатков растений и трупов животных). Организмы, способные жить в разл. условиях, наз. *эврибионтами*, организмы, обитающие в строго определённых усло-

виях,— *стенобионтами*. См. также *Организм*, *Особь*.

БИОПОЛИМЕ́РЫ, высокомолекулярные (мол. м. 10^3—10^9) природные соединения — белки, нуклеиновые к-ты, полисахариды, молекулы которых состоят из большого числа повторяющихся групп атомов или звеньев одинакового или различного химич. строения. Составляют структурную основу всех живых организмов и участвуют практически во всех процессах жизнедеятельности. Уникальные биол. свойства Б. во многом определяются их существованием в растворах в упорядоченной конформации. Это связано со слабыми внутримолекулярными взаимодействиями, среди к-рых первостепенную роль играют водородные связи и гидрофобные взаимодействия.

По-видимому, наиболее распространённый класс Б.— смешанные Б.— соединения, построенные из мономерных звеньев, относяшиеся к органич. веществам разл. типов (напр., гликопротеиды, содержащие остатки углеводов и аминокислот, липопротеиды — остатки аминокислот, жирных к-т с длинной цепью и полиолов или аминоспиртов, гликолипиды, содержащие остатки моносахаридов и липидов). Для них характерна локализация на поверхности клетки. Они выполняют специфич. биол. функции, связанные с процессами межклеточного взаимодействия. См. также *Белки*, *Дезоксирибонуклеиновые кислоты*, *Рибонуклеиновые кислоты*, *Полисахариды*.

БИОРИТМОЛО́ГИЯ (от *био*..., греч. rhytmós — размеренность, ритм и ...*логия*), изучает циклич. процессы в биол. системах. С древних времён учёными отмечался ритмич. характер многих биол. явлений и процессов, но лишь к сер. 20 в. было сформулировано представление о временно́й организации живых систем и началось интенсивное изучение биол. ритмов.

Важнейшей задачей совр. Б. является изучение ритмич. структуры биол. систем, а также механизмов генерации биоритмов. Установление закономерностей, лежащих в основе циклич. процессов, имеет практич. значение для с. х-ва, медицины, космич. биологии и т. д. Б. тесно связана с физиологией, биохимией, биофизикой, экологией и др. биол. науками. Часто как синоним Б. употребляют термин «*хронобиология*». См. ст. *Биологические ритмы* и лит. при ней.

БИОСИ́НТЕЗ (от *био*... и греч. sýnthesis — соединение), образование органич. веществ из более простых соединений, происходящее в живых организмах под действием биокатализаторов — ферментов. Б.— важная сторона обмена веществ у живых организмов, тесно связанная с одновременно идущими процессами расщепления более сложных веществ на более простые. Непосредств. источником энергии для Б. служат богатые энергией (макроэргические) соединения, а начальным (для всех организмов, кроме бактерий, осуществляющих хемосинтез) — энергия солнечного излучения, аккумулированная зелёными растениями и цианобактериями в процессе фотосинтеза. Каждый одноклеточный организм, как и каждая клетка многоклеточного организма, синтезирует составляющие его вещества. Характер Б., осуществляемого в клетке, определяется наследств. информацией, закодированной в её генетич. аппарате (см. *Генетический код*, *Транскрипция*, *Трансляция*). Б., осуществляемый микроорганизмами, широко применяется как способ пром. получения витаминов, нек-рых гормонов, антибиотиков, аминокислот, а также кормовых белков и др. соединений. См. также *Обмен веществ*.

БИОСТРАТИГРА́ФИЯ (от *био*..., лат. stratum — настил, слой и греч. grápho — пишу), раздел стратиграфии, изучающий распределение ископаемых остатков организмов в осадочных отложениях с целью установления относит. возраста и соотношения одновозрастных слоёв на разл. территориях.

● Красилов В. А., Эволюция и биостратиграфия, М., 1977.

БИОСФЕ́РА (от *био*... и греч. sphaíra — шар), оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются совокупной деятельностью живых организмов. Первые представления о Б. как «области жизни» и наружной оболочке Земли восходят к Ламарку. Термин «Б.» ввёл Э. Зюсс (1875), понимавший её как тонкую плёнку жизни на земной поверхности, в значительной мере определяющую «Лик Земли». Заслуга создания целостного учения о Б. принадлежит В. И. Вернадскому (на формирование его биосферного мышления большое влияние оказали работы В. В. Докучаева о почве как о естественноисторическом теле). Основы этого учения, изложенные Вернадским в 1926 в книге «Биосфера» и разрабатывавшиеся им до конца жизни, сохраняют своё значение в совр. науке.

Б. охватывает часть атмосферы до выс. озонового экрана (20—25 км), часть литосферы, особенно кору выветривания, и всю гидросферу. Нижняя граница опускается в среднем на 2—3 км на суше и на 1—2 км ниже дна океана. Вернадский рассматривал Б. как область жизни, включающую наряду с организмами и среду их обитания. Он выделил в Б. 7 разных, но геологически взаимосвязанных типов веществ: живое вещество, биогенное вещество (горючие ископаемые, известняки и т. д., т. е. вещество, создаваемое и перерабатываемое живыми организмами), косное вещество (образуется процессами, в к-рых живые организмы не участвуют, напр. изверженные горные породы), биокосное вещество (создаётся одновременно живыми организмами и процессами неорганич. природы, напр. почва), радиоактивное вещество, рассеянные атомы и вещество космического происхождения (метеориты, космич. пыль).

Центральное звено в концепции Вернадского о Б.— представление о живом веществе. «Живые организмы — писал Вернадский — являются функцией биосферы и теснейшим образом материально и энергетически с ней связаны, являются огромной геологической силой, её определяющей. Для того, чтобы в этом убедиться, мы должны выразить живые организмы как нечто целое и единое. Так выраженные организмы представляют живое вещество, т. е. совокупность всех живых организмов, в данный момент существующих, численно выраженное в элементарном химическом составе, в весе, в энергии. Оно связано с окружающей средой биогенным током атомов: своим дыханием, питанием и размножением» («Химическое строение...», стр. 52).

Живое вещество распределено в Б. крайне неравномерно. Максимум его приходится на приповерхностные участки суши (особенно велика биомасса тропич. лесов) и гидросферы, где в массе развиваются зелёные растения и живущие за их счёт гетеротрофные организмы. Более 90% всего живого вещества Б., образованного гл. обр. углеродом, кислородом, азотом и водородом, приходится на наземную растительность (97—98% биомассы суши). Общая масса живого вещества в Б. оценивается в 1,8—$2,5 \cdot 10^{18}$ г (в пересчёте на сухое вещество) и составляет лишь незначительную часть массы Б. ($3 \cdot 10^{24}$ г). Тем не менее Вернадский, опираясь на многочисленные данные, считал живое вещество наиболее мощным геохимическим и энергетическим фактором, ведущей силой планетарного развития.

Осн. источник биогеохимич. активности организмов — солнечная энергия, используемая в процессе фотосинтеза зелёными растениями и нек-рыми микроорганизмами для создания органич. вещества, обеспечивающего пищей и энергией все остальные организмы. Благодаря деятельности фотосинтезирующих организмов ок. 2 млрд. лет назад началось накопление в атмосфере свободного кислорода, затем образовался озоновый экран, защищающий живые организмы от жёсткого космич. излучения; фотосинтез и дыхание зелёных растений поддерживают совр. газовый состав атмосферы. Появление кислорода в первичной бескислородной атмосфере Земли рассматривается как важнейший этап эволюции Б.

Жизнь на Земле в геологически обозримый период всегда существовала в форме сложно организованных комплексов разнообразных организмов (биоценозов). Вместе с тем живые организмы и среда их обитания тесно связаны, взаимодействуют друг с другом, образуя целостные динамические системы — *биогеоценозы*. Питание, дыхание и размножение организмов и связанные с ними процессы создания, накопления и распада органич. вещества обеспечивают постоянный круговорот вещества и энергии. С этим круговоротом связана миграция атомов хим. элементов (прежде всего биогенных — C, H, O, N, P, S, Fe, Mg, Mo, Mn, Cu, Zn, Ca, Na, K и др.) — их *биогеохимические циклы*. В ходе биогеохимич. циклов атомы большинства хим. элементов проходили бесчисленное число раз через живое вещество. Так, напр., весь кислород атмосферы оборачивается через живое вещество за 2000 лет, углекислый газ — за 200 (300) лет, а вся вода Б.— за 2 млн. лет. Разные организмы в разной степени способны аккумулировать из среды обитания разл. элементы, напр. железобактерии — железо, простейшие кокколитофориды и фораминиферы, а также мн. моллюски и кишечнополостные — кальций, хвощи, диатомовые водоросли, радиолярии и др. — кремний, губки — йод, асцидии — ванадий, и т. д. Содержание углерода в растениях в 200 раз, а азота в 30 раз превышает их уровень в земной коре. Под влиянием живых организмов происходит интенсивная миграция атомов элементов с переменной валентностью (Fe, Mn, Cr, S, P, N, W), создаются их новые соединения, происходит отложение сульфидов и минеральной серы, образование сероводорода и т. п. Большим разнообразием органич. соединений характеризуется состав самих организмов. Благодаря живому веществу на планете образовались почвы и органоминеральное топливо.

В ходе развития жизни неоднократно происходила смена одних групп организмов другими, но при этом всегда поддерживалось более или менее постоянное соотношение форм, выполняющих

те или иные геохимич. функции. Так, напр., от палеозоя до нашего времени комплексы организмов, накапливающих кальций, менялись, но аккумуляция этого элемента происходила с относительно постоянной скоростью. Таким образом совокупная деятельность живого вещества на Земле непрерывно поддерживала режим неорганической среды, необходимой для существования жизни, т. е. относительный гомеостаз в Б., одним из характерных свойств которой Вернадский считал организованность. Поэтому Б. можно также определить как сложную динамическую систему, осуществляющую улавливание, накопление и перенос энергии путём обмена веществ между живым веществом и окружающей средой.

Качественно новый этап развития Б. наступил в совр. эпоху, когда деятельность человека, преобразующая поверхность Земли, по своим масштабам стала соизмеримой с геологическими процессами. Как отмечал Вернадский, биогеохимическая роль человека за последнее столетие стала значительно превосходить роль других, даже наиболее активных в биогеохимическом отношении организмов. При этом использование природных ресурсов происходит без учёта закономерностей развития и механизмов функционирования Б. В результате хозяйственной деятельности из биотического круговорота изымаются или существенно преобразуются большие территории (сведение и насаждение лесов, осушение болот, строительство городов, дорог, плотин, распашка целинных земель, создание водохранилищ и т. д.). Добыча полезных ископаемых, сжигание огромных количеств топлива, создание новых, не существовавших ранее в Б. веществ, интенсифицируют круговорот веществ, изменяют состав и структуру слагающих его компонентов. Антропогенные воздействия на Б., принявшие глобальный характер (на Земле не осталось ни одного участка суши или моря, где нельзя было бы обнаружить следов деятельности человека), ставят под угрозу возможность поддержания гомеостаза в Б. Поэтому учение о Б. как о единой, определённым образом организованной динамической системе имеет исключит. важное значение. Оно оказало и оказывает огромное стимулирующее влияние на развитие мн. наук во 2-й половине 20 в. (прежде всего, экологии, биогеоценологии), на самый характер подходов и мышления при решении не только естественнонаучных проблем, но и всего комплекса вопросов, связанных с взаимоотношениями природы и общества. Вернадский (1944) развил представление о переходе Б. в *ноосферу*, т. е. в такое её состояние, когда развитие Б. будет управляться разумом человека. Выход человека в космическое пространство расширяет пределы ноосферы за пределы Б.

См. также *Загрязнение биосферы*, *Охрана природы*, *«Человек и биосфера»*.

● Вернадский В. И., Избр. соч., т. 5, М., 1960; его же, Химическое строение биосферы Земли и ее окружения, М., 1965; его же, Биосфера, М., 1967; его же, Размышления натуралиста, кн. 2, М., 1977; его же, Живое вещество, М., 1978; Биосфера, пер. с англ., М., 1972; Шварц С. С., Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование, М., 1975; Шипунов Ф. Я., Организованность биосферы, М., 1980; Будыко М. И., Эволюция биосферы, Л., 1984.

БИОСФЕ́РНЫЙ ЗАПОВЕ́ДНИК, биосферный резерват, охраняемая территория с эталонными участками какого-либо из основных биомов Земли. В задачи Б. з. входит сохранение природных экосистем и генофонда данного региона, изучение и мониторинг природной среды в нём и на примыкающих к нему территориях (охранная зона, соседние хозяйственно освоенные р-ны). Для Б. з. обычно используют территории заповедников, нац. парков и др. охраняемых территорий. В 1973 в связи с развёртыванием работ по программе «Человек и биосфера» ЮНЕСКО выдвинула идею создания всемирной системы Б. з. как науч. базы этой программы. Теоретич. основой для координированной работы системы Б. з. служит специально разработанная МСОП совместно с ЮНЕП «Классификация биогеографических провинций», в к-рой 14 осн. биомов объединяют более 200 биогеографич. провинций, представляющих многообразие природных сообществ Земли. Б. з. наиб. полно охватывают биомы смешанных горных и высокогорных систем (41 Б. з., в т. ч. 10 — в Америке, 24 — в Европе, 7 — в Азии). Первые Б. з. были формально учреждены в 1976, к 1985 создано св. 250 Б. з. в 62 странах мира; в СССР — 17 (Березинский, Кавказский, Приокско-террасный, Репетекский, Сары-Челекский, Сихотэ-Алинский, Центральночернозёмный и др.).

● Биосферные заповедники, Л., 1977; Кастри Ф. ди, Луп Л., Биосферные заповедники: теория и практика, «Природа и ресурсы», 1982, в. 4.

БИО́ТА (от греч. biotē — жизнь), исторически сложившаяся совокупность живых организмов, объединённых общей областью распространения. В отличие от *биоценоза* в состав Б. входят виды, к-рые могут и не иметь экологич. связей друг с другом (напр., кенгуру и рыба цератодус, входящие в состав австрал. фауны).

БИОТЕХНОЛО́ГИЯ (от *био*..., греч. téchnē — искусство, мастерство и ...*логия*), использование живых организмов и биол. процессов в производстве. Термин «Б.» получил широкое распространение с сер. 70-х гг. 20 в., хотя такие отрасли Б., как хлебопечение, виноделие, пивоварение, сыроварение, основанные на применении микроорганизмов, известны с незапамятных времён. Совр. Б. характеризуется использованием биол. методов для борьбы с загрязнением окружающей среды (*биологическая очистка* сточных вод и т. п.), для защиты растений от вредителей и болезней, производства ценных биологически активных веществ (антибиотиков, ферментов, гормональных препаратов и др.) для народного х-ва. На основе микробиол. синтеза разработаны пром. методы получения белков, аминокислот, используемых в качестве кормовых добавок. Развитие генетич. и клеточной инженерии позволяет целенаправленно получать ранее недоступные препараты (напр., инсулин, интерферон, гормон роста человека и т. д.), создавать новые полезные виды микроорганизмов, сорта растений, породы животных и т. п. К достижениям новейшей Б. можно отнести также применение *иммобилизованных ферментов*, получение синтетич. вакцин, использование клеточной технологии в племенном деле на животноводческих комплексах и др. Широкое распространение получили *гибридомы* и продуцируемые ими моноклональные (одной специфичности) антитела, используемые в качестве уникальных реагентов, диагностич. и лечебных препаратов. Совр. Б. использует достижения биохимии, микробиологии, мол. биологии и генетики, иммунологии, биорганич. химии; интенсивно развивается в СССР, США, Японии, Франции, ФРГ, ВНР и др. странах.

● Биотехнология, отв. ред. А. А. Баев, М., 1984.

БИОТИ́Н, витамин Н, водорастворимый витамин. Из 8 стереоизомеров биологически активен D-(+)-изомер. Широко распространён в природе. Б. — фактор роста для большинства бактерий, простейших, растений, всех высших животных и человека. Входит в активный центр карбоксилаз — ферментов, катализирующих карбоксилирование органич. к-т. Важнейшие из них — пируват-

```
          O
          ‖
          C
        /   \
     HN       NH
      |       |
     HC ——— CH
      |       |
    H2C       CH(CH2)4COOH
        \   /
          S
```

карбоксилаза и ацетил-КоА-карбоксилаза — функционируют на начальных этапах *глюконеогенеза* и биосинтеза липидов. В активном центре карбоксилаз Б. связан с ε-аминогруппой остатка лизина, образуя биоцитин. Синтезируется микрофлорой кишечника, в связи с чем недостаточность его у человека встречается редко, гл. обр. как следствие дисбактериоза, потребления сырых яиц, к-рые содержат белок авидин, образующий с Б. не всасывающийся комплекс. Недостаток Б. в организме вызывает шелушение кожи, дерматит, выпадение волос. Богаты Б. печень, почки, мясо, молоко, шампиньоны и нек-рые овощи. Суточная потребность взрослого человека 150—200 мкг.

БИОТИ́П (от *био*... и *тип*), 1) совокупность особей в составе популяции, имеющих сходный генотип. В 20—30-х гг. 20 в. мн. биологи рассматривали Б. как мельчайшую таксономич. категорию, из к-рой складывается вид. Ср. *Экотип*. 2) То же, что *жизненная форма*.

БИОТИ́ЧЕСКАЯ СРЕДА́, совокупность живых организмов, оказывающих своей жизнедеятельностью влияние на другие организмы. Одни из них могут служить пищей для других (напр., жертва для хищника, травянистые растения для копытных), быть средой обитания (напр., хозяин для паразита), способствовать размножению (напр., насекомые-опылители для цветковых растений), оказывать химич., механич. и др. воздействия. В отличие от действия факторов *абиотической среды* действие факторов Б. с. проявляется во взаимном влиянии организмов разных видов в самых разл. формах. См. также *Биоценоз*.

БИОТИ́ЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИА́Л, условный показатель специфической для данного вида скорости увеличения численности особей его популяций при отсутствии лимитирующих факторов. Б. п. определяется либо ср. величиной приплода, либо скоростью, с к-рой при гипотетически беспрепятственном размножении особи данного вида покроют земной шар равномерным слоем. Эта скорость, напр., для слонов составляет 0,3 м/сек, а для нек-рых микроорганизмов — сотни м/сек. Разница между Б. п. и реализованной численностью особей популяции отражает сопротивление среды. Понятия «Б. п.» и «сопротивление среды» используются при установлении суммарного действия лимитирующих факторов, обус-

ловливающих размеры и численность особей популяции.

БИОТО́П (от *био...* и греч. tо́pos — место), участок водоёма или суши с однотипными условиями рельефа, климата и др. абиотич. факторов, занятый определённым биоценозом. Характерный для данного Б. комплекс условий определяет видовой состав обитающих здесь организмов. Т. о., в наиболее общем виде Б.— это неорганич. компонент биогеоценоза (экосистемы). В более узком смысле, по отношению к животному населению, в понятие Б. включают и характерный для него тип растительности. В этом случае Б. рассматривается как среда существования комплекса животных, входящих в биоценоз. Б. объединяют в *биохоры*.

БИОТРО́ФЫ (от *био...* и *...троф*), организмы, питающиеся др. живыми организмами. Относятся к гетеротрофным организмам. Фитофаги и зоофаги (включая паразитов). Ср. *Сапротрофы*.

БИОФИ́ЗИКА, наука о физико-химич. и физич. процессах, протекающих в биол. системах, а также о влиянии на них разл. физич. факторов. Мол. Б. изучает структуру и функц. свойства макромолекул и др. биологически важных соединений, Б. клетки — физ.-хим. процессы, лежащие в основе жизнедеятельности клетки, и роль в них внутриклеточных, особенно мембранных, структур; Б. сложных биол. систем занимается исследованием взаимодействия и взаимной регуляции биол. процессов на уровне тканей, организма и сообществ организмов разл. степени сложности, их математич. моделированием. Границы Б. в значит. степени условны: по объектам и методам исследования она тесно связана с мол. биологией, биоорганич. химией, биохимией, вместе с к-рыми часто включается в физико-химич. биологию. В самостоятельные дисциплины из Б. выделились радиобиология, биомеханика, фотобиология и др.

Б. развивалась по пути объединения и взаимопроникновения биол. подходов с идеями и методами физики, физич. химии, математики. Первая попытка применить законы механики к изучению организма (кровообращение, восприятие звука и света) были сделаны в 17 в. Важное значение в познании физико-химич. явлений, протекающих в живых организмах, имело открытие в кон. 18 в. Л. Гальвани «животного электричества». В 19 — нач. 20 вв. были заложены осн. представления о принципах энергетики организмов (Ю. Р. Майер), физич. основах функционирования органов зрения, слуха, взаимодействия света с биол. структурами (Г. Гельмгольц, К. А. Тимирязев, П. П. Лазарев), об осмотич. и биоэлектрич. явлениях в тканях и клетках (Э. Дюбуа-Реймон, Ю. Бернштейн, Ж. Лёб, В. Нернст). Традиционные и развивающиеся области Б.— термодинамика открытых биол. систем, исследования сопряжения энергетич. процессов с процессами превращения и транспорта веществ в мембранных структурах клетки и тесно связанных с ними биоэлектрич. явлений, изучение механизма мышечного сокращения и др. форм движения (Г. М. Франк), биофизич. основ фотобиол. процессов (А. Н. Теренин, А. А. Красновский). Развиваются также исследования временно́й организации биол. систем, принципов их самоорганизации, эволюции и авторегулирования. Эти исследования связывают Б. с кибернетикой, хронобиологией. Мн. направления Б. имеют важное практич. значение (использование солнечной энергии, применение биофизич. методов и физич. воздействий, напр. ультразвука, лазерного излучения, в медицине и др.).

● Развитие биологии в СССР, М., 1967; Волькенштейн М. В., Общая биофизика, М., 1978; Фрайфелдер Д., Физическая биохимия, пер. с англ., М., 1980; Маршелл Э., Биофизическая химия, пер. с англ., т. 1—2, М., 1981.

БИОХИ́МИЯ, биологическая химия, наука о химич. составе живой материи и о химич. процессах, происходящих в живых организмах и лежащих в основе их жизнедеятельности. Б. слагается из статической Б., занимающейся преимущественно анализом химич. состава организмов, динамической Б., изучающей всю совокупность превращений веществ в организме, и функциональной Б., исследующей химич. процессы, лежащие в основе определ. проявлений жизнедеятельности. В зависимости от объекта исследования выделяют Б. человека (в т. ч. медицинскую), Б. животных, Б. растений и Б. микроорганизмов.

Как самостоят. наука Б. сложилась на рубеже 19—20 вв., однако изучение проблем, составляющих предмет совр. Б., началось в кон. 18 в. Исторически становление Б. тесно связано с достижениями в области органич. химии, физиологии и медицины. В нач. 19 в. был осуществлён ряд исследований по изучению химич. состава растит. и животных клеток, в 1828 была синтезирована мочевина (Ф. Вёлер). Во 2-й пол. 19 в. были получены данные о структуре аминокислот, углеводов и жиров, установлена природа пептидной связи (Э. Фишер), накоплены нек-рые сведения о составе и химич. превращениях белков, жиров и углеводов, о процессе брожения (Ю. Либих, Л. Пастер, Э. Бухнер), о фотосинтезе (К. А. Тимирязев), положено начало изучению нуклеиновых к-т (И. Ф. Мишер). Большой вклад в развитие Б. в России внесли М. В. Ненцкий, А. Я. Данилевский, В. С. Гулевич и А. Н. Бах. В кон. 19 в. сформировалось представление о сходстве осн. принципов и механизмов химич. превращений у разл. групп организмов, а также об особенностях их обмена веществ. 1-я пол. 20 в. отмечена рядом открытий в области Б. питания; предложена концепция заболеваний, обусловленных пищевой недостаточностью. Были открыты витамины и гормоны, определена их роль в организме, установлены механизмы брожения и биол. окисления (О. Варбург, Г. Эмбден, О. Мейергоф, Я. О. Парнас, Х. Кребс). Классич. работами Дж. Самнера (1926) доказана белковая природа ферментов, что послужило толчком для быстрого развития энзимологии. В 1939 В. А. Энгельгардтом и М. Н. Любимовой установлена ферментативная (аденозинтрифосфатазная) активность мышечного белка миозина. К сер. 50-х гг. были открыты и охарактеризованы осн. классы веществ, входящих в состав организмов, изучены пути их превращений. Дальнейшее развитие Б. связано с изучением структуры и функции ряда белков, разработкой осн. положений теории ферментативного катализа, установлением принципиальных схем обмена веществ и т. д.

Осн. направлениями совр. биохимич. исследований является дальнейшее познание процессов биосинтеза нуклеиновых к-т и белков (в т. ч. генетического значения и роли изменения этих процессов в патологии), изучение особенностей промежуточного обмена, изучение регуляторных механизмов клетки, её ультраструктуры, молекулярных основ процессов морфогенеза, энергетических процессов в клетках, основ мышечного сокращения, механизма действия гормонов и т. д.

Б. влияет на развитие мн. областей прикладной биологии (в т. ч. биотехнологии) и в особенности медицины. На основе достижений Б. возникли новые научные направления — молекулярная биология и биоорганическая химия. Совр. Б., молекулярная биология, биоорганическая химия, а также биофизика и микробиология составляют единый комплекс взаимосвязанных и тесно переплетённых между собой наук — физико-химич. биологию, изучающую физич. и химич. основы живой материи.

● Основы биохимии, пер. с англ., т. 1—3, М., 1981; Брухман Э. Э., Прикладная биохимия, пер. с нем., М., 1981; Кретович В. Л., Очерки по истории биохимии в СССР, М., 1984; Ленинджер А., Основы биохимии, т. 1—3, М., 1985; Бохински Р., Современные воззрения в биохимии, пер. с англ., М., 1986.

БИОХО́Р, биохора (от *био...* и *...хор*), крупное подразделение биосферы, охватывающее группу пространственно объединённых биотопов, расположенных в однотипных климатич. условиях и характеризующихся специфич. составом живо́го населения. В этом смысле представление о Б. аналогично понятию «ландшафтная зона» и в совр. экологии практически им вытеснено. Б. объединяют в *биоциклы*.

БИОЦЕНО́З (от *био...* и *ценоз*), совокупность животных, растений, грибов и микроорганизмов, совместно населяющих участок суши или водоёма. Б.— составная часть биогеоценоза (экосистемы). Примером Б. может служить совокупность всех живых организмов участка леса, ручья или пруда. Термин «Б.» предложил К. Мёбиус (1877), изучавший комплексы донных животных, образующих т. н. устричные банки. Мёбиус подчеркнул взаимосвязь всех компонентов Б., их зависимость от одних и тех же абиотич. факторов, свойственных данному местообитанию, и роль естеств. отбора в формировании состава Б. Термин «Б.» получил распространение в науч. лит-ре гл. обр. на нем. и рус. языках. В англоязычных странах используется близкий термин «сообщество» (community). Совокупность растений, входящих в Б., наз. фитоценозом, совокупность животных — зооценозом. Иногда в Б. выделяют и более мелкие группировки организмов (*синузии*, *консорции* и др.). В значении Б. употребляют и термин «ценоз». Б. характеризуется определённой биомассой, продукцией, а также упорядоченностью строения — структурой. Различают пространственную структуру Б., проявляющуюся в закономерном размещении разных видов друг относительно друга в пространстве (напр., ярусность леса); видовую структуру Б., определяемую видовым составом его населения и соотношением численностей (или биомасс) всех входящих в него популяций, и трофическую (пищевую) структуру, основу к-рой образуют переплетающиеся трофич. цепи. Разл. аспекты структуры Б. связаны между собой: так, лесные Б., имеющие наиб. сложную пространственную структуру, отличаются и наибольшим видовым богатством.

Структура Б. устойчиво поддерживается во времени (гомеостаз) за счёт взаи-

модействия всех его компонентов. Помимо играющих очень важную роль трофич. связей, в Б. существуют связи, основанные на том, что одни организмы становятся субстратом для других (напр., деревья и лишайники на них); создают для других необходимый микроклимат; обеспечивают нормальное размножение организмов (напр., опыление цветковых растений насекомыми) или их расселение (напр., распространение кедровкой семян сибирской кедровой сосны) и т. п. При изучении видовой структуры Б. или какой-нибудь отдельной входящей в него группировки используются показатели видового разнообразия, оценивающие одновременно число видов и соотношение их численностей. Видовое разнообразие Б. обычно снижается при сильных внеш. воздействиях (напр., разнообразие водных Б. резко падает при загрязнении вод пром. стоками). Большое значение для поддержания структуры Б. имеет внутривидовая и особенно межвидовая конкуренция, в результате к-рой все виды в Б. образуют разные *экологические ниши*. В ходе развития Б. обычно возрастает его биомасса и видовое разнообразие, усложняется трофич. и пространственная структура. Различают первичные Б., сложившиеся без воздействия человека (целинная степь, девственный лес), и вторичные, изменённые деятельностью человека (напр., леса, выросшие на месте сведённых). Особую категорию представляют сообщества, созданные и регулируемые человеком (см. *Агробиоценоз*). Изучение Б. важно для рационального освоения земель и водных пространств, т. к. только правильное понимание сложных и тонких регуляторных процессов, сложившихся в ходе длительной эволюции, позволяет человеку изымать часть продукции Б. без его необратимого нарушения или уничтожения. Б. изучает биоценология.

БИОЦИ́КЛ (от *био...* и греч. ký́klos — круг), 1) крупное подразделение биосферы. Различают три Б.: суша, морские (океанические) водоёмы и пресные воды. Б. подразделяют на *биохоры*. 2) Закономерная смена фаз или стадий развития организма.

БИОЭЛЕКТРИ́ЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИА́ЛЫ, электрические потенциалы, возникающие в тканях и отд. клетках живых организмов, важнейшие компоненты процессов возбуждения и торможения.

Первые научные данные о существовании Б. п. — «животного электричества» — были получены в 3-й четв. 18 в. при изучении природы «удара», наносимого нек-рыми рыбами, имеющими электрические органы. К тому же времени относится начало исследований Л. Гальвани, заложивших основу учения о Б. п. Науч. спор (1791—97) между Л. Гальвани и А. Вольтой о природе «животного электричества» завершился открытием нового принципа получения электрич. тока с помощью гальванич. элемента. Первые прямые измерения Б. п. с применением гальванометров были проведены К. Маттеуччи в 1837. Систематич. изучение Б. п. было начато Э. Дюбуа-Реймоном (1848), показавшим, что между внутренним содержимым клетки (нерв, мышца) и наружным раствором в покое существует стационарная разность потенциалов (*потенциал покоя*), к-рая закономерно изменяется при возбуждении. В 1868 Ю. Бернштейн разработал метод, впервые позволивший проанализировать форму одиночного, длящегося тысячные доли секунды колебания потенциала (*потенциал действия*) при распространении возбуждения по нервному волокну. В 1883 Н. Е. Введенский использовал телефон для прослушивания ритмич. разрядов импульсов в нерве и мышце.

Дальнейший прогресс в изучении Б. п. был связан с успехами электронно-усилит. техники и применением в физиол. эксперименте практически безынерционных осциллографов (работы Г. Бишопа, Дж. Эрлангера и Г. Гассера в 30—40-х гг. 20 в.). Изучение Б. п. в отд. волокнах и клетках стало возможным с разработкой методики микроэлектродного внутриклеточного отведения потенциалов. Большое значение для выяснения механизмов генерации Б. п. имело использование гигантских нервных волокон кальмаров. Изучение зависимости проницаемости этих волокон для ионов Na^+ и K^+ от мембранного потенциала позволило А. Ходжкину, А. Хаксли и Б. Кацу (1947—52) расшифровать ионный механизм возникновения потенциалов действия и сформулировать мембранную теорию Б. п. Изучение Б. п. животных важно для понимания физико-химич. процессов в живых системах и применяется в клинике с диагностич. целью (электрокардиография, электроэнцефалография, электромиография и др.).

Параллельно исследованиям электрогенеза животных клеток велось изучение Б. п. растений. Э. Дюбуа-Реймон доказал (1882) общность биоэлектрич. явлений у животных и растений. Первоначально внимание исследователей привлекли растения, обладающие ростовыми движениями: мимоза, венерина мухоловка, росянка и др. Д. Ч. Бос установил (1926), что биопотенциалы и электрич. ответы на раздражители присущи всем растениям. Сконструированные им чувствительные самопишущие гальванометры позволили впервые получить «автографы» растений, т. е. их специфич. электрич. ответы на раздражители, а также исследовать электрич. реакции растений при действии физич. и химич. раздражителей. Классич. объект исследований ионной природы биопотенциалов — крупные клетки харовых водорослей.

● [Ходоров Б. И.], Общая физиология возбудимых мембран, М., 1975; Функциональное значение электрических процессов головного мозга, М., 1977.

БИОЭНЕРГЕ́ТИКА, совокупность процессов преобразования энергии в биол. системах, а также раздел биологии, изучающий эти процессы. Существование живых организмов и биосферы в целом возможно только при непрерывном притоке солнечной энергии. Световая энергия улавливается фотосинтезирующими организмами и запасается в них в осн. в виде энергии восстановленных органич. соединений и частично в форме аденозинтрифосфата (АТФ). Восстановленные органич. соединения, служащие пищей гетеротрофным организмам, окисляются до CO_2 и H_2O, и освобождающаяся энергия используется для синтеза АТФ и др. макроэргич. соединений и производства работы. АТФ осуществляет перенос энергии от экзергонических (идущих с освобождением энергии) к эндергоническим внутриклеточным процессам (в к-рых энергия потребляется) и играет центр. роль в энергетич. обмене.

Синтез АТФ происходит путём фосфорилирования АДФ (в растворимых системах и биомембранах) за счёт энергии, освобождающейся при брожении, дыхании и фотосинтезе. Фосфорилирование в растворимых системах (гликолитич. фосфорилирование, фосфорилирование в цикле трикарбоновых к-т) и в биомембранах (окислит. фосфорилирование, фотофосфорилирование) принципиально различаются по механизму преобразования энергии. В растворимых системах синтез АТФ, как правило, сопряжён с окислением альдегидных групп (фосфоглицериновый альдегид, янтарный полуальдегид и др.) пиридиннуклеотидами или флавопротеидами. Обычно альдегиды самопроизвольно взаимодействуют с Н-группой фермента или кофермента, происходит окисление комплекса, образуются макроэргич. ацилмеркаптаны и после фосфоролиза — фосфатсодержащие макроэргич. соединения.

В биомембранах протекает хемиосмотич. синтез АТФ (см. *Хемиосмотическая теория*). В результате переноса электронов по дыхат. цепи в митохондриях или по фотосинтетич. электрон-транспортной цепи в хлоропластах осуществляется трансмембранный перенос ионов водорода. При этом возникает разность электрич. потенциалов и градиент pH на мембране. Энергия, освобождающаяся при переносе электронов, трансформируется в разность электрохимич. потенциалов ионов водорода ($\Delta\bar{\mu}_{H^+}$). Аккумулированная в виде $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ энергия может использоваться не только для синтеза АТФ, но и непосредственно для движения микроорганизмов и активного транспорта ионов, углеводов, аминокислот. Важнейший поставщик энергии в живых клетках — *окислительное фосфорилирование*. При окислении 1 моля глюкозы до CO_2 и H_2O в гетеротрофных организмах 2 моля АТФ образуются при гликолизе и 34 моля АТФ в ходе окислит. фосфорилирования.

Гидролиз АТФ в клетках — источник энергии для разл. процессов жизнедеятельности: движения, активного транспорта веществ, биосинтезов и др. Стандартная энергия гидролиза АТФ равна — 7,3 ккал/моль. В физиол. условиях в зависимости от ионного окружения, величины pH, концентрации АТФ, АДФ и свободного фосфата энергия гидролиза АТФ может изменяться от — 4 до —15 ккал/моль. В состоянии покоя АТФ используется для запасания энергии в клетках в виде макроэргич. буферных систем (креатинфосфат и др.) и ионных градиентов, к-рые расходуются при интенсивной работе. Способы и механизмы использования АТФ и др. макроэргич. соединений для обеспечения внутриклеточных процессов разнообразны у разных групп организмов и при общем принципиальном единстве в значит. степени определяются типом обмена веществ тех или иных групп организмов. Энергообеспечение биол. движения наиболее изучено на примере мышечного сокращения. Гидролиз АТФ обеспечивает фосфорилирование активных центров миозиновых нитей. В результате взаимодействия активизированного миозина с актиновыми нитями осуществляется конформационный переход образовавшегося комплекса, относит. смещение нитей и сокращение системы в целом. Использование АТФ для активного транспорта (наиболее исследованы системы транспорта Ca^{2+} в саркоплазматич. ретикулуме и K^+, Na^+ в плазматич. мембранах) происходит с участием мембранных аденозинтрифосфатаз (АТФаз). После фосфорилирования активного центра АТФазы и связывания катионов на одной из сторон мембраны осуществляется конформационный переход комплекса и трансмембранный

перенос катионов против электрохимич. потенциала. В энергообеспечении биосинтеза белков, углеводов и липидов могут использоваться обе пирофосфатные связи АТФ, а также др. нуклеотиды (ГТФ и УТФ — при синтезе белков и углеводов, ЦТФ — при синтезе липидов и др.). Для энергообеспечения биосинтеза характерны сопряжённые биохимич. реакции, при к-рых АТФ фосфорилирует или активирует др. способом (образование аминоациладенилатов и т. д.) субстраты или промежуточные продукты биосинтеза. При образовании одной ковалентной связи в полисахаридах, липидах или белках расходуются 2—5 молекул АТФ.

Изучение энергетич. процессов в клетках находится на стыке биохимии, биофизики, молекулярной биологии. Оно началось в 30-х гг. 20 в., когда была обнаружена этерификация неорганич. фосфата при брожении (Г. Эмбден, О. Мейергоф, 1933) и дыхании (В. А. Энгельгардт, 1931; В. А. Белицер, Г. Калькар, 1937—41) и были выделены АТФ и креатинфосфат. Значит. вклад в изучение клеточной Б. внесли О. Варбург, А. Ленинджер, П. Митчелл. Особый раздел Б., граничащий с экологией и биогеоценологией, представляет изучение обмена веществ и энергии в биологических системах высокого уровня — от биоценоза до биосферы в целом (см. *Биогеоценоз*, *Биосфера*).

● Скулачев В. П., Трансформация энергии в биомембранах, М., 1972; Певзнер Л., Основы биоэнергетики, пер. с англ., М., 1977; Брода Э., Эволюция биоэнергетических процессов, пер. с англ., М., 1978; Рэкер Э., Биоэнергетические механизмы, пер. с англ., М., 1979.

БИПИННА́РИЯ (от лат. bi- — двойной и pinna — перо, султан, плавник), свободноплавающая личинка морских звёзд. Имеет 2 мерцат. шнура. Развивается из *диплеурулы* и в процессе развития превращается в *брахиолярию*. См. рис. 31 при ст. *Личинка*.

БИРЮЧИ́НА (*Ligustrum*), род растений сем. маслиновых. Кустарники или небольшие деревья с простыми супротивными листьями. Цветки в кистевидных или метельчатых соцветиях. Плод — ягодообразная костянка. Ок. 40 видов, в тропиках и субтропиках Ст. Света. В СССР — 2 вида (по др. данным, 3—4), на Д. Востоке и Ю. Европ. части. Б. обыкновенная (*L. vulgare*) — на Ю.-З. Европ. части, в Крыму и на Кавказе, листопадный или полувечнозелёный кустарник выс. до 5 м, с длинными метёлками белых душистых цветов, разводят как декор. растение.

БИ́ССА, настоящая каретта (*Eretmochelys imbricata*), пресмыкающееся сем. морских черепах. Единств. вид рода. Дл. панциря 80—90 см. Роговые щитки панциря молодых особей черепицеобразно налегают друг на друга, у взрослых спинной щит гладкий. 2 подвида, один — в Атлантич. ок. и Средиземном м., другой — в Тихом и Индийском океанах. Питается моллюсками, асцидиями, членистоногими, водорослями. Самка Б. выходит из воды только во время размножения; откладывает 150—200 яиц диам. до 4 см. Из роговых щитков Б.— «карей» (отсюда назв.— каретта) делали т. н. черепаховые изделия; Б. промышляли также из-за мяса и яиц; в Красной книге МСОП.

БИ́ССУСОВАЯ ЖЕЛЕЗА́ (от греч. býssos — тонкая пряжа), орган мн. двустворчатых моллюсков, вырабатывающий органич. вещество (биссус) в виде очень прочных нитей, при помощи к-рых животное прикрепляется к субстрату. Гомологична подошвенной железе брюхоногих моллюсков, находится в ноге. Иногда Б. ж. функционирует только у личинок. Нити состоят из задубленного белка, близкого к конхиолину раковины моллюсков и к фиброину шёлка членистоногих. Дл. нитей у моллюсков рода *Pinna* до 20 см, толщина 18—70 мкм, цвет желтоватый или бурый. В древности и в ср. века биссус употреблялся для изготовления тканей (виссона).

БИТИ́НИИ (*Bithynia*), род пресноводных переднежаберных моллюсков. Раковина (выс. до 15 мм) яйцевидная или овально-коническая, гладкая, реже со спиральной скульптурой. Ок. 20 видов, в Евразии и на о. Гренландия. Занесены в Сев. Америку. В СССР — 7 видов. Живут в стоячих и текучих водоёмах на растениях, камнях, в иле. Нек-рые виды — промежуточные хозяева паразитич. червей, гл. обр. нек-рых видов двуусток, в частности кошачьей (сибирской) двуустки. См. рис. 9 при ст. *Брюхоногие*.

БИФИДОБАКТЕ́РИИ (*Bifidobacterium*), род актиномицетов. Грамположительные, бесспоровые, неподвижные палочки, часто ветвящиеся, с булавовидными утолщениями на концах. Анаэробы, хотя в присутствии CO_2 могут быть толерантными к кислороду. Сбраживают углеводы с образованием молочной и уксусной к-т. Составляют 80—90% нормальной кишечной флоры детей и молодняка с.-х. животных в период молочного вскармливания; подавляют развитие разл. гнилостных и болезнетворных микробов, образуют витамины К и группы В, способствуют перевариванию углеводов. Наиб. распространённый вид — *B. bifidum*.

БИФУРКА́ЦИЯ (новолат. bifurcatio — раздвоение, разветвление, от лат. bis — дважды, furca — вилы), вилообразное раздвоение органа, напр. трахеи на два бронха, аорты на две общие подвздошные артерии, нервного или мышечного волокна.

БЛАГОРО́ДНЫЙ ОЛЕ́НЬ (*Cervus elaphus*), млекопитающее рода оленей. У самцов на рогах по 5 и более отростков. Хвост короткий. Окраска у новорождённых пятнистая. Дл. тела от 80 до 250 см, масса от 75 до 340 кг. Распространён в Евразии (в СССР — к С. до 60° с. ш.), Сев. Африке, Сев. Америке. В связи с большой географич. изменчивостью образует ряд географич. рас, или форм (изюбрь, марал, вапити и др.). Акклиматизирован в Юж. Америке, Австралии, Нов. Зеландии. Гон осенью. Беременность 238—245 сут. Телёнок обычно один. Ценный объект промысла. В ряде мест истреблён. В СССР охота частично запрещена. Маралов и изюбрей разводят в оленеводч. х-вах (ради пантов, к-рые спиливают, не забивая животное). 8 подвидов в Красных книгах МСОП и СССР.

БЛАСТЕ́МА (от греч. blástēma — росток, потомок), в учении о регенерации — скопление однородных неспециализир. клеток на раневой поверхности после ампутации органа у животных. В ходе регенерации из Б. образуются ткани восстанавливающегося органа. В эмбриологии: 1) группа мезенхимных клеток, из к-рых развивается новая особь при бесполом размножении кишечнополостных, червей, асцидий и нек-рых др. животных; 2) поверхностный слой цитоплазмы в *центролецитальных яйцах*.

...БЛАСТ(О)... (от греч. blastós — росток, зародыш, побег), часть сложных слов, означающая отношение к зародышу, ростку, напр. *бластоцель*, *трофобласт*.

БЛАСТОГЕНЕ́З (от *бласто...* и *...генез*), индивидуальное развитие многоклеточного животного организма при бесполом (вегетативном) размножении. В отличие от эмбриогенеза исходной стадией Б. является не яйцо, а почка, представленная группой соматич. клеток. Поэтому при Б. отсутствуют процессы дробления и гаструляции, развитие зависит от тканей материнской особи, входящих в состав почки.

БЛАСТОДЕ́РМА (от *бласто...* и греч. dérma — оболочка, кожа), один или неск. слоёв клеток, образующих стенку бластулы и окружающих бластоцель (при полном дроблении, см. *Целобластула*) или нераздробившийся желток (при поверхностном дроблении, см. *Перибластула*), а также слой клеток при дискоидальном дроблении, образующий крышу *дискобластулы*.

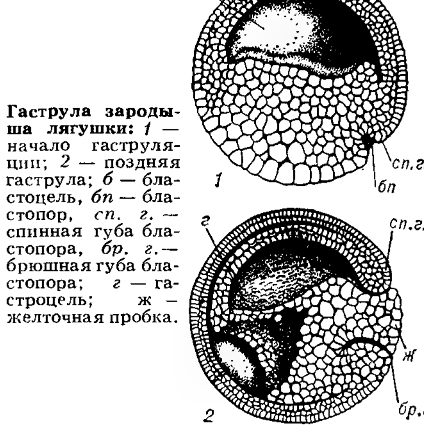
БЛАСТОДИ́СК (от *бласто...* и греч. dískos — круг, диск), скопление цитоплазмы на анимальном полюсе яиц с дискоидальным дроблением. В процессе дробления Б. превращается в дисковидное скопление клеток — бластодерму, образующую крышу *дискобластулы*.

БЛАСТОИДЕ́И, морские бутоны (Blastoidea), класс вымерших иглокожих — кринозой. Известны с ордовика до перми, гл. обр. Сев. Америки, Европы, Индонезии. Дл. до 35 см, 5-лучевая симметрия была хорошо развита. Св. 50 родов, 300 видов. Одна из наиболее хорошо изученных групп вымерших иглокожих. Нек-рые Б.— руководящие ископаемые каменноугольных и пермских отложений.

БЛАСТОМЕ́РЫ (от *бласто...* и греч. méros — часть), клетки, образующиеся в результате делений дробления яйца у многоклеточных животных. Характерная особенность Б.— отсутствие роста в период между делениями, вследствие чего при очередном делении объём каждого Б. уменьшается вдвое. При голобластич. дроблении в телолецитальных яйцах Б. различаются по размерам: крупные Б.— макромеры, средние — мезомеры, мелкие — микромеры. Во время синхронных делений дробления Б., как правило, однородны по форме, структура их цитоплазмы очень проста. Затем поверхностные Б. уплощаются, и яйцо переходит к заключит. фазе дробления — *бластуляции*. Илл. см. в статьях *Бластула*, *Зародышевое развитие*.

БЛАСТОПО́Р (от *бласто...* и греч. póros — проход, отверстие), первичный рот, гастропор (устаревшее), отверстие, посредством к-рого у зародышей мн. многоклеточных животных гастроцель сообщается со средой. У большинства животных Б. закладывается на вегетативном полюсе или на нек-ром расстоянии от него (варьирующем в зависимости от количества желтка в яйце); у гидроидных и гребневиков — на анимальном. У животных, гаструла к-рых образуется путём инвагинации, края Б. обычно наз. губами; различают спинную (дорсальную), боковые (латеральные) и брюшную (вентральную) губы. У низших позвоночных через спинную и боковые губы внутрь зародыша вворачивается материал хордомезодермы; по мере обрастания энтодермы или желтка эктодермой происходит смыкание губ Б. (см. рис.). Оставшиеся снаружи богатые желтком

бластомеры образуют желточную пробку, закрывающую Б. У птиц и млекопитающих гомологом Б. земноводных является *первичная полоска*. У первичноротых одна часть Б. становится дефинитивным ртом, а другая — анусом, у вторичноротых дефинитивный рот возникает неза-



Гаструла зародыша лягушки: *1* — начало гаструляции; *2* — поздняя гаструла; *б* — бластоцель, *бп* — бластопор, *сп. г.* — спинная губа бластопора, *бр. г.* — брюшная губа бластопора; *г* — гастроцель; *ж* — желточная пробка.

висимо от Б. в другом месте, а Б. превращается в анус или в провизорный орган — нейроэнтерич. канал.

БЛАСТОЦЕ́ЛЬ (от *бласто...* и греч. kóilos — полый), с е г м е н т а ц и о н н а я   п о л о с т ь,   п о л о с т ь   д р о б л е н и я,   п е р в и ч н а я   п о л о с т ь, полость у ряда типов бластулы. Заполнена жидкостью, отличающейся по химич. составу от окружающей среды. При гаструляции Б. постепенно исчезает вследствие перемещения клеточных слоёв и перехода жидкости Б. в гастроцель. Б. располагается в центре бластулы (целобластула), эксцентрично (дискобластула) или может отсутствовать (стерробластула, плакула, перибластула, морула).

БЛАСТОЦИ́СТА (от *бласто...* и греч. kýstis — пузырь), б л а с т о д е р м и ч е с к и й   п у з ы р ё к, стадия эмбрионального развития млекопитающих, следующая за *морулой* при дроблении оплодотворённого яйца. Представляет собой полый пузырёк, заполненный жидкостью, всасываемой из полости яйцевода и матки. Б. внешне напоминает бластулу др. животных, но отличается от неё дифференцировкой групп клеток на *трофобласт* и *зародышевый узелок*. На стадии Б. зародыш перемещается по яйцеводу в полость матки, оболочка яйца (zona pellucida) разрывается и это создаёт условия для имплантации.

БЛА́СТУЛА (от греч. blastós — зачаток, росток), зародыш многоклеточных животных в период бластуляции. Обычно различают раннюю, среднюю и позднюю Б. Строение Б. зависит от строения яйца и характера дробления. Полное дробление обычно приводит к формированию целобластулы; у нек-рых групп животных в результате полного дробления образуется стерробластула; если бластомеры при полном дроблении располагаются в двух параллельных плоскостях, образуется уплощённая Б.— плакула. При неполном дискоидальном дроблении формируется дискобластула. Поверхностное дробление завершается образованием перибластулы. Своеобразным типом Б. является стомобластула. Нек-рые эмбриологи считают одним из видов Б. и морулу. Несмотря на особенности Б. у разных групп животных, эта стадия онтогенеза является одним из показателей общности происхождения многоклеточных животных и примером параллелизма в их эволюц. развитии.

Типы бластул: *1* — целобластула; *2* — стерробластула; *3* — плакула (справа — вид сбоку); *4* — дискобластула; *5* — перибластула; *6* — стомобластула; *7* — морула; *бл.* — бластомеры; *ж* — желток; *б* — бластоцель.

БЛАСТУЛЯ́ЦИЯ, заключительная фаза периода дробления яйца у многоклеточных животных; зародыш в этот период наз. бластулой. В процессе Б. поверхностные бластомеры образуют эпителиоподобный пласт и часто увеличивается центр. полость — бластоцель. Деления клеток становятся асинхронными, продолжительность митотич. цикла увеличивается за счёт удлинения интерфазы. Изменяется структура клеток: в интерфазных ядрах появляются ядрышки, усложняется структура митохондрий, развиваются эндоплазматич. сеть и специализир. межклеточные контакты. В ядрах активизируется синтез иРНК, что обеспечивает переход к гаструляции.

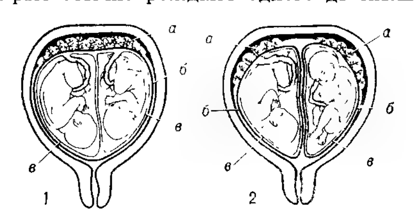
БЛЕ́ДНАЯ ПОГА́НКА (*Amanita phalloides*), гриб рода мухоморов. Шляпка диам. 7—10 см, у молодого гриба колокольчатая, затем плоско-выпуклая, от бледно-зеленоватого до оливкового цвета, более тёмная в центре, шелковистая. Пластинки широкие, свободные, белые. Ножка белая, дл. 8—12 см, толщиной 1,5 — 2 см, с белым плёнчатым, снаружи полосатым кольцом, в основании вздутая и располагающаяся в чашевидном влагалище (остаток общего покрывала). Мякоть белая, под кожицей часто слабо окрашенная. Старые плодовые тела с неприятным сладковатым запахом. Растёт в широколиств. лесах с июля по сентябрь. Распространена в Сев. Америке, Евразии, в СССР — в Европ. части (Латвия, Литва, Белоруссия, Украина), Алтайском крае. Смертельно ядовитый гриб.

БЛЕСТЯ́НКИ, 1) надсемейство одиночных ос (Chrysidoidea); включает семейства хризидид (Chrysididae) и клептид

Двуточечная блестянка (*Nitidula bipunctata*).

(Cleptidae). Дл. 5—15 мм, тело металлически блестящее, зелёное, синее или частично фиолетовое. Удлинённые дистальные сегменты брюшка телескопически входят один в другой и втянуты внутрь базальных. Св. 2 тыс. видов, распространены широко; в СССР — св. 300 видов, гл. обр. на юге. Клептиды — эктопаразиты в коконах пилильщиков; нек-рые хризидиды — паразиты гусениц в их коконах, но, как правило, паразитируют на личинках др. одиночных ос и пчёл в их гнёздах. 2) Семейство жуков (Nitidulidae) подотр. разноядных. Дл. 1—6 мм, тело выпуклое, блестящее. Св. 2 тыс. видов, распространены широко, в СССР — ок. 300 видов. Цветоеды (*Meligethes*) развиваются в цветках и завязях крестоцветных, губоцветных и др. Б. рода *Carpophilus* питаются сухими растит. остатками. Нек-рые виды живут на грибах, на падали. Виды подсем. Cryptarchinae уничтожают личинок короедов, долгоносиков, а также личинок тлёвых и кокцидовых. См. также рис. 37 в табл. 28.

БЛИЗНЕЦЫ́, два и более потомка, рождённые одной матерью почти одновременно, у человека и тех млекопитающих, к-рые обычно рождают одного детёныша



Близнецы человека (двойня): 1 — однояйцевые; 2 — двуяйцевые; *а* — плацента; *б* — ворсинчатая оболочка; *в* — водная оболочка.

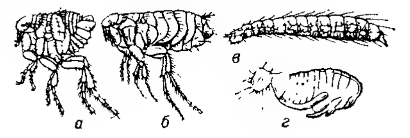
(и у птиц в случае двухжелтковых яиц). Существуют однояйцевые Б. и разнояйцевые. О д н о я й ц е в ы е — монозиготные Б., развиваются из одного оплодотворённого яйца — зиготы. В период дробления или гаструляции зародыш делится на две (или более) части, каждая из к-рых затем развивается самостоятельно. При неполном разделении частей зародыша возникают разл. уроды (см. *Уродства*). У однояйцевых Б. млекопитающих общая плацента, они имеют одинаковый генотип, поэтому всегда одного пола с одинаковой группой крови и очень похожи друг на друга. Р а з н о я й ц е в ы е — гетерозиготные Б., развиваются из разных яиц. Они могут быть как разнополыми, так и однополыми и похожи друг на друга не более, чем обычные братья и сёстры. Развитие их возможно

при одноврем. созревании и оплодотворении двух (и более) яиц. Число одновременно созревающих яиц регулируется гонадотропными гормонами гипофиза. Произвольная регуляция этого числа у с.-х. животных имеет большое хоз. значение. У человека одна двойня приходится в среднем на 80—85 одноплодных родов, одна тройня — на 6—8 тыс., четверни и пятерни встречаются очень редко; однояйцевые Б. составляют 15% от всех многоплодных родов. В генетич. исследованиях используется т. н. близнецовый метод — один из способов выяснения относит. роли наследственности и среды в изменчивости признаков.

● Канаев И. И., Близнецы и генетика, Л., 1968.

БЛО́КОВЫЙ НЕРВ (nervus trochlearis), IV пара *черепномозговых нервов*; двигательный нерв.

БЛО́ХИ (Aphaniptera, Siphonaptera), отряд кровососущих насекомых. Близки к двукрылым и жесткокрылым. Дл. 1—6 мм (самцы мельче самок), тело сильно сжато с боков, приспособлено к быстрому передвижению в волосяном и перьевом покровах животных-хозяев. Вторично бескрылые. У большинства пара простых глазков (нек-рые безглазые). Ротовой аппарат режуще-колюще сосущий. Ноги хорошо развиты, особенно задние, служащие для прыгания. Превращение полное. Личинки червеобразные, питаются гл. обр. гниющими животными остатками. Окукливание в коконе. Живут до 3 лет. Ок. 1000 видов, распространены широко; в СССР — 400 видов. Б.— наруж. паразиты теплокровных животных и человека, в т. ч. человеческая Б. (*Pulex irritans*), собачья Б. (*Ctenocephalides canis*), крысиная Б. (*Ceratophyllus fasciatus*), алакурт. Среди Б.— переносчики возбудителей чумы, крысиного сыпного тифа, промежуточные хозяева гельминтов.



Блохи: *а* — человеческая; *б* — крысиная; *в* — личинка (вид сбоку); *г* — куколка.

БЛОША́КИ, земляные блошки (Alticinae, Halticinae), подсемейство жуков сем. листоедов. Дл. 1,5—5 мм. Задние ноги с утолщёнными бёдрами, прыгательные. Св. 5 тыс. видов, во всех частях света; в СССР — ок. 400 видов. Растительноядные; личинки развиваются в почве на корнях растений, реже в корнях, стеблях, черешках листьев; взрослые питаются листьями, нередко уничтожают точку роста. Мн. Б. (в СССР — ок. 130 видов), в т. ч. крестоцветные блошки, сильно вредят культурным растениям. См. также рис. 22 в табл. 29.

Огородная блошка (*Phyllotreta nemorum*).

● Палий В. Ф., Распространение, экология и биология земляных блошек фауны СССР, Фр., 1962.

БЛУЖДА́ЮЩИЙ НЕРВ, вагус (nervus vagus), X пара *черепномозговых нервов*; смешанный нерв. Важнейший коллектор информации, непрерывно поступающей к жизненно важным центрам ствола мозга.

БОА́, обыкновенный удав (*Constrictor constrictor*), змея подсем. удавов. Дл. 2—5,5 м. Окраска яркая, пёстрая, с металлич. блеском. Распространён в Америке, преим. в тропич. лесах, а также в горах (императорский удав — *C. c. imperator*) и засушливых открытых ландшафтах (аргентинский удав — *C. c. occidentalis*). Живёт на земле, нередко по берегам рек и ручьёв, на деревьях. Встречается близ жилья человека. Питается грызунами, ящерицами, птицами. Самка приносит от 3 до 64 детёнышей. Молодые Б. хорошо приручаются, в неволе живут до 10 и более лет. Шкура Б. высоко ценится и используется в кож. пром-сти.

БОБ (legumen), сухой многосемянный плод растений, развивающийся из одного плодолистика и вскрывающийся двумя створками; семена расположены вдоль шва. Характерен для сем. бобовых. Встречаются Б. ложнодвугнёздные (астрагалы), членистые (копеечник, вязель), односемянные (донник, эспарцет, клевер), сочные (цератония, тамаринд). См. рис. 4 при ст. *Плод*.

БОБО́ВНИК, миндаль низкий (*Amygdalus nana*), кустарник сем. розовых. Листья линейно-ланцетные, цветки одиночные, крупные, ярко-розовые. Плод — костянка. В Европе и умеренном поясе Азии, в СССР — в лесостепной и степной зонах Европ. части, Зап. Сибири и в Казахстане (Мугоджары). Цветёт ранней весной одновременно с распусканием листьев. Опыляется гл. обр. пчёлами, размножается семенами и корневыми отпрысками. Семена содержат душистое миндальное масло, применяемое в медицине и как пищевое.

БОБО́ВЫЕ, порядок (Fabales) двудольных растений и его единств. семейство (Fabaceae, или Leguminosae), включающее 3 крупных подсемейства: мимозовые (Mimosoideae), цезальпиниевые (Caesalpinoideae) и собственно бобовые, или мотыльковые (Faboideae, или Papilionoideae); нередко эти подсемейства рассматривают как самостоят. семейства. Б.— один из самых крупных порядков цветковых растений: ок. 700 родов и св. 17 тыс. видов. Б. близки к камнеломковым и, вероятно, происходят от их предков. Деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, травы, лианы. Листья б. ч. очередные, обычно сложные: перистые, пальчатые или тройчатые, чаще с прилистниками. Цветки обычно обоеполые, неправильные, в соцветиях. Чашелистики сросшиеся. Лепестки свободные или два передних сросшиеся у основания. Гинецей апокарпный, как правило, из одного плодолистика. Плод — обычно боб. Семена с прямым, крупным зародышем, б. ч. без эндосперма. Б. по широте распространения уступают только злакам. Они составляют значит. часть флоры тропиков и умеренного пояса (10—20% в травостоях лесной и лесостепной зон). Представители Б. адаптированы к самым разнообразным природным условиям, являются эдификаторами во многих растит. сообществах. Мелколистные и колючие виды акаций, паркий и др. характеризуют афр. и австрал. саванны. Б. входят как осн. породы в состав леса во влажных тропиках и субтропиках. В подсем. мимозовых б. ч. деревья и кустарники; цветки правильные; опыление насекомыми, птицами, рукокрылыми. Ок. 50 родов (в т. ч. акация, прозопис, мимоза, энтада) и ок. 2500 видов, в тропиках и субтропиках. В СССР — 2 вида из родов альбиция (*Albizia*) и мимозка. Нек-рые виды дают ценную древесину и гуммиарабик. В подсем. цезальпиниевых также преим. деревья и кустарники; цветки б. ч. неправильные; опыление птицами, бабочками, редко ветром; плоды распространяют птицы и мышевидные грызуны. Ок. 150 родов, до 2800 видов, в тропич., субтропич. и отчасти умеренных поясах. В СССР — 2 вида из родов гледичия и церцис; в культуре — кассия (лекарств. растение), рожковое дерево и цезальпиния (декоративные). Мн. виды дают ценную древесину и смолы; плоды нек-рых видов идут в пищу (тамаринд — *Tamarindus*, рожковое дерево). В подсем. собственно бобовых преим. травы; цветки неправильные (т. н. мотыльковые); венчик состоит из крупного верх. лепестка (т. н. флаг, или парус), двух боковых лепестков (т. н. крылья, или вёсла) и двух передних, образующих лодочку; опыление гл. обр. пчёлами и бабочками, редко птицами, иногда — самоопыление. Нек-рые виды — активные автохоры; семена др. видов распространяются птицами, грызунами, муравьями, ветром. На корнях имеются клубеньки с клубеньковыми бактериями, фиксирующими азот из воздуха. Ок. 500 родов, ок. 12 тыс. видов, по всему земному шару. В СССР — ок. 65 родов и св. 1800 видов, преим. в юж. р-нах. Богатые белком семена нек-рых из них — пищ. продукты (горох, фасоль, соя, бобы, чечевица, нут, арахис и др.). Мн. виды — кормовые травы (клевер, люцерна, вика, люпин, эспарцет, чина, верблюжья колючка, донник, сераделла и др.), есть лекарственные (солодка, софора, термопсис и др.), медоносные, технические, дающие камеди (нек-рые астрагалы) и бальзамы (виды копаиферы — *Copaifera* и др.), красильные (индигофера, дрок), ядовитые (афр. растение — т. н. калабарские бобы — *Physostigma venenosum*) растения. Тропич. виды дают высокоценные сорта розового, красного и чёрного дерева (виды родов дальбергия — *Dalbergia* и птерокарпус — *Pterocarpus*). Мн. виды разводят как декоративные (люпин, вистерия, робиния, карагана, душистый горошек и др.). 23 вида Б. в Красной книге СССР. См. табл. 20.

БОБРЫ́ (*Castor*), род грызунов. Единственный в семействе. Дл. тела до 100 (130) см, масса до 30 кг. Приспособлены к полуводному образу жизни. Ноздри замыкающиеся. Конечности короткие, пятипалые, с перепонками, задние очень сильные. Когти большие, уплощённые, на втором пальце задней конечности коготь раздвоен (для расчёсывания шерсти). Волосяной покров высокий, густой, мягкий, от светло- до тёмно-коричневого; сильно развита подпушь. Хвост голый, лопатообразный (дл. до 30 см, шир. 10—13 см). 2 вида. Канадский Б. (*C. canadensis*) — в Сев. Америке (от Аляски до Сев. Мексики); акклиматизирован в Финляндии, проник в СССР — в Зап. Карелию и на С. Ленинградской обл., завезён в Хабаровский край, Амурскую обл., на Юж. Сахалин и Камчатку. Европейский, или речной, Б. (*C. fiber*) — в лесной зоне Евразии, в пойменных лесах лесостепной и степной зон. К нач. 20 в. был почти истреблён, но благодаря

принятым мерам — выпуску Б. и созданию заказников и заповедников в СССР к нач. 1980-х гг. ареал (Европ. часть, а также Сев. Зауралье и верховья Енисея) и численность восстановлены. Активны Б. ночью и в сумерках, зимой активность понижена. Роют норы в берегах водоёмов или строят «хатки» из веток, обрубков стволов и земли, а также плотины на мелких речках и ручьях. Раз в год рождают 1—6 (обычно 3—5) детёнышей, зрячих, покрытых шерстью. Питаются корой и ветками мягких листв. пород. Дают ценный мех и бобровую «струю» (сильно пахнущий секрет кожных желёз, использовавшийся ранее в медицине). Б. разводят на зверофермах. Азиатский речной Б. (*C. f. pohlei*) — в Красной книге СССР. См. рис. 9 при ст. *Грызуны*.

● Дьяков Ю. В., Бобры Европейской части Советского Союза, Смоленск, 1975; Лавров Л. С., Бобры Палеарктики, Воронеж, 1981.

БОБЫ́ (*Faba*), род растений сем. бобовых. Единств. вид — конские бобы (*F. bona*) — однолетнее перекрёстноопыляемое растение выс. 1—1,5 м. Листья без усиков. Цветки белые, розоватые, реже кремовые в кистях. Плод — боб с 2—4 семенами. Только в культуре (во всех странах умеренных поясов) как пищевые и кормовые, в СССР — почти повсюду. Центр происхождения — в Азии (Сев.-Зап. Индия) или, возможно, в Сев. Африке, где найдена особая форма, выделяемая иногда в самостоят. вид — Б. Плиния (*F. pliniana*).

БОВЕ́РИЯ (*Beauveria*), род грибов порядка гифомицетов. Конидиеносцы одиночные, нерегулярно сгруппированные или образующие мутовки, у нек-рых видов к основанию расширенные. Конидии одиночные, одноклеточные, округлые или яйцевидные, бесцветные. Паразиты насекомых. 2 вида. Б. тонкая (*B. tenella*) поражает преим. жуков (майских, колорадского, картофельную коровку — *Epilachna vigintioctomaculata*). Б. бассиана (*B. bassiana*) поражает в СССР ок. 60 видов насекомых, в Сев. Америке — 175 видов; используется для приготовления препарата боверина, применяемого в борьбе с вредными насекомыми.

БОГОМО́ЛОВЫЕ (Mantoptera, Mantodea), отряд насекомых. Дл. до 11 см. Голова подвижная, ноги хорошо развиты, на передней паре шипы, образующие при складывании мощный хватат. аппарат. Ротовые органы грызущие. Передние крылья более узкие, задние складываются веерообразно (есть вторично бескрылые). Св. 2 тыс. видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках; в СССР — ок. 20 видов. Б.— специализир. хищники; питаются гл. обр. насекомыми, иногда нападают на мелких ящериц, птиц. Окраска защитная — зелёная, жёлтая, бурая; летом может изменяться по мере увядания растительности. Превращение неполное. Яйца, отложенные группами в общей оболочке (оотека) на растения, камни, обычно зимуют. Личинки летом следующего года превращаются во взрослых. 3 вида Б. в Красной книге СССР.

Обыкновенный богомол (*Mantis religiosa*).

БОДЯ́К (*Cirsium*), род растений сем. сложноцветных. Преим. двулетние или многолетние травы, обычно с шиповатыми по краям листьями. Св. 200 видов, в Евразии, Сев. Африке и Сев. Америке; в СССР — ок. 110 видов, распространённых повсюду. Б. полевой, или осот розовый (*C. arvense*),— многолетник с глубоко уходящим в почву (на 2—3, а иногда до 9 м) стержневым корнем и отходящими от него боковыми корнями, даже обломки к-рых способны давать новые растения. Мн. виды — медоносы, есть декоративные, нек-рые виды — трудно искореняемые сорняки. См. рис. 11 в табл. 19.

БО́ЖЬИ КОРО́ВКИ, кокцинеллиды (Coccinellidae), семейство жуков подотряда разноядных. Дл. 2—18 мм. Тело выпуклое, округлое или овальное, окраска яркая, предостерегающая (Б. к. несъедобны для большинства насекомоядных позвоночных), хорошо заметны чёрные пятна на светлом фоне или, реже, наоборот. Ок. 4 тыс. видов, во всех частях света; в СССР — св. 200 видов. У большинства жуки и личинки хищные, питаются равнокрылыми, паутинными клещами и др.; нек-рые растительноядные. Многие, в т. ч. двуточечная коровка (*Adalia bipunctata*), используются в биол. защите с.-х. и лесных культур. В Закавказье австрал. виды *Rodolia cardinalis* и *Cryptolaemus montrouzieri* подавили размножение вредителей цитрусовых — червецов желобчатого (*Icerya purchasi*) и мучнистого (*Pseudococcus gahani*), а также чайной пульвинарии (*Chloropulvinaria aurantii*). В СССР обычна семиточечная Б. к. (*Coccinella septempunctata*), дл. 5,5—8 мм. См. рис. 47 в табл. 28.

БО́ЙГИ (*Boiga*), род змей сем. ужовых. Дл. до 2 м. Неподвижные, бороздчатые, ядопроводящие зубы расположены в глубине рта, на заднем конце верх. челюсти. Зрачок вертикальный. Ок. 30 видов, в Юж. Азии, тропич. Африке и Австралии. Обитают на деревьях и кустарниках, реже на земле (в открытых местностях). Образ жизни ночной. Очень подвижны. Питаются мелкими позвоночными. Яйцекладущие. В СССР 1 вид — индийская Б. (*B. trigonatum*), встречается в пустынях и полупустынях Таджикистана, Туркмении и Узбекистана. Яд Б. для человека не опасен.

БОЙЦО́ВАЯ РЫ́БКА (*Betta splendens*), рыба рода петушков. Дл. до 8 см. Самцы окрашены ярче самок и драчливы, особенно в брачный период (отсюда назв.). Обитает в пресных водоёмах Юго-Вост. Азии. Во время нереста самец строит у поверхности воды или в толще её гнездо из пузырьков воздуха, в к-рое переносит во рту икринки; вышедших личинок охраняет. Б. р. разводят в аквариумах. Выведено много пород, различающихся окраской, формой и размерами плавников.

БОКАЛОВИ́ДНЫЕ КЛЕ́ТКИ, железистые клетки, расположенные в толще эпителия слизистой оболочки кишечника и воздухоносных путей позвоночных. Имеют развитый комплекс Гольджи. Выделяют богатый мукополисахаридами слизистый секрет. См. рис. при ст. *Мерцательный эпителий*.

БОКОВА́Я ЛИ́НИЯ (linea lateralis), система органов чувств у круглоротых, рыб и нек-рых земноводных (у живущих на суше только на стадии головастика). Локализована в коже и подкожных структурах тела и головы. Состоит из каналов, заполненных жидкостью специфич. ионного состава, ампул и поверхностных эпидермальных органов. Основной механорецепторной единицей органов Б. л. является невромаст, к-рый содержит группу чувствит. волосковых клеток, подобных сенсорным клеткам органов слуха и вестибулярного аппарата. На рецепторных клетках невромастов оканчиваются разветвления афферентных и эфферентных нервных волокон. Раздражителями рецепторов служат потоки воды и низкочастотные колебания среды. Органы Б. л. воспринимают направление и скорость течения, позволяют животным обходить препятствия и ориентироваться, не пользуясь зрением. У нек-рых круглоротых и рыб органы Б. л. содержат высокочувствит. электрорецепторы, имеющие специфич. строение. Расположение и строение органов Б. л. у мн. видов рыб — систематич. признак.

БОКОВА́Я ПЛАСТИ́НКА, спланхнотом, несегментированная парная часть мезодермы у зародышей хордовых. Расположена вентральнее *сомитов* и сегментных ножек между покровным эпителием и стенкой кишечника. Б. п. состоит из двух листков: наружного (париетального) — соматоплевры, и внутреннего (висцерального) — спланхноплевры. Между ними образуется вторичная полость тела — целом.

БОКОНЕ́РВНЫЕ (Amphineura), подтип наиболее примитивных мор. моллюсков. Известны с раннего кембрия. Тело (дл. от неск. мм до 35 см) двусторонне-симметричное, без внутреннего мешка. Кутикула мантии покрыта известковыми чешуйками (спикулами). У большинства на спинной стороне тела подвижно сочленённая раковина. Голова без глаз и щупалец, статоцисты отсутствуют. Нервная система из двух пар продольных стволов, причём боковые стволы переходят друг в друга позади анального отверстия и окологлоточного кольца. Кровеносная система незамкнутая. Два (панцирные и аплакофоры) или три (панцирные, соленогастры, каудофовеаты) класса, ок. 1300 совр. видов и ок. 100 вымерших. Раздельнополые и гермафродиты; оплодотворение наружное; развитие через стадию плавающей личинки. Во всех краевых морях и в океанах от литорали до ультраабиссали.

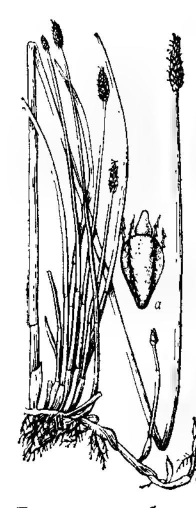
БОКОПЛА́ВЫ, разноногие (Amphipoda), отряд высших раков. Достоверно известны с палеогена. Дл. обычно 1—2 см, максимальная — 28 см, тело у большинства сжато с боков. С головой слиты 1—2 грудных сегмента. Карапакс отсутствует, глаза сидячие. Грудные ноги двух первых пар часто с клешнёй (гнатоподы), почти все несут жабры. Брюшко с тремя парами плавательных двуветвистых ног (плеопод) и с тремя парами уропод, служащих для прыгания. Ок. 4500 видов. Большинство — морские (от литорали до предельных глубин), донные, в т. ч. роющиеся в грунте и живущие в защитных трубках, и планктонные; редко почвенные. Мн. виды населяют пресные водоёмы (очень богата эндемичными Б. фауна оз. Байкал — 240 видов). Назв. «Б.» неточно, лишь на мелководье они плавают на боку. Всеядны, среди планктонных есть хищники. Китовые вши (сем. Cyamidae) — эктопаразиты китов. Яйца развиваются в выводковой камере на груди самки. Б.— пища мн. рыб. Ряд видов пресноводных Б.— объект акклиматизации. См. рис. 12 при ст. *Ракообразные*.

БОЛЕ́ТОВЫЕ (Boletaceae), семейство грибов порядка агариковых. Мясистые плодовые тела состоят из округлой подушковидной шляпки с трубчатым, легко отслаивающимся гименофором и центр. ножки. Размеры их обычно от нескольких до 20 см. Большинство Б. образует эктотрофную микоризу с древесными породами и часто бывает приурочено к деревьям одного вида или рода. 17 родов, ок. 250 видов; в СССР — 13 родов, ок. 90 видов, в т. ч. виды родов моховик, маслёнок, белый гриб и дубовик из рода болет (*Boletus*), подосиновик и подберёзовик из рода обабок (*Leccinum*) и др. Распространены повсеместно (кроме Антарктиды), однако наибольшее разнообразие видов в лесах умеренных широт Евразии и Сев. Америки. Практически все Б. съедобны и используются в пищу (немногие несъедобны из-за горького или неприятного вкуса). Нек-рые Б. содержат антибиотики(еловая форма белого гриба). Искусств. выращивание Б. не удаётся, т. к. их рост и образование плодовых тел возможны только в симбиозе с корневой системой древесных растений.

БОЛИГОЛО́В, о м е г (*Conium*), род растений сем. зонтичных. Двулетние травы с высоким стеблем, покрытым красноватыми пятнами; листья триждыперистые. Лепестки белые. Плод серый, со светлыми рёбрами. 4 вида, в Евразии и Сев. Африке. В СССР 1 вид — Б. пятнистый, или крапчатый (*C. maculatum*), растёт повсюду, кроме Крайнего Севера,— на лесных опушках, часто как сорное, около жилья, в посевах. Всё растение, особенно плоды, ядовито для человека и животных (содержит алкалоиды, гл. обр. кониин). См. рис. 4 при ст. *Зонтичные*.

БОЛО́ТНАЯ СОВА́ (*Asio flammeus*), птица сем. совиных. Дл. 33—43 см. Окраска спины коричнево бурая, со светлыми окаймлениями перьев, брюшная сторона —светло-охристая, с продольными пестринами. Радужка глаз ярко жёлтая. Широко распространена в Евразии (кроме Ю.), Сев. и Юж. Америке, на мн. о вах, в СССР — от зап. границ до восточных. Обитает в открытых ландшафтах. Гнёзда на земле, в кладке 4 –9 яиц. Питается преим. мелкими грызунами. 1 подвид в Красной книге МСОП. См. рис. 11 при ст. *Совообразные*.

БОЛО́ТНИЦА, с и т н я г (*Eleocharis*), род трав сем. осоковых. Листья редуцированы до трубчатых влагалищ. Цветки обоеполые, в одиночных верхушечных колосках. Плоды орешковидные, распространяются водоплавающими птицами. Ок. 200 видов, по всему земному шару, но преим. в Нов. Свете; в СССР — ок. 25 видов, по мелководьям, отмелям, берегам водоёмов и травяным болотам. Обычна Б. болотная (*E. palustris*); Б. сладкая (*E. dulcis*), произрастающая в тропиках Ст. Света, и Б. клубневидная, или водяной каштан (*E.tuberosa*), известная только в культуре в Юж. Азии, возделываются как пищ. растения (корневища богаты крахмалом).



Болотница болотная: *а* — плод.

БОЛО́ТО, избыточно увлажнённый участок земли, на к-ром происходит накопление неразложившегося органич. вещества. Б. сосредоточены в осн. в лесной зоне Сев. полушария, а также во влажных экваториальных р-нах Африки и Юж. Америки. Общая пл. ок. 350 млн. га. В СССР Б. распространены на С. Европ. части, в Полесье, Зап. Сибири, на Камчатке и в др. регионах. Образуются в результате переувлажнения почвы или зарастания водоёмов. Осн. процессы, создающие Б.,— слабый обмен кислородом и ионами минеральных веществ в неподвижной воде, медленное разложение органич. вещества в анаэробной и, как правило, кислой среде (pH 5), накопление растит. детрита. Б.— сложная экосистема, с характерными флорой и фауной. Кислая среда создаёт условия для специфич. болотных видов — растений-оксилофитов (сфагновые мхи, багульник, клюква, морошка, саррацения) и животных (бесцветные жгутиковые, коловратки и нек рые другие). На Б. распространены осоки, рогоз, камыш, а из животных — кулики, журавли, утки, гуси; обильны комары и слепни. По характеру растительности и местоположению различают низинные (в долинах рек, в местах выхода ключей), верховые (обычно на плоских водоразделах) и переходные Б.; по режиму питания растений — олиготрофные, эвтрофные и мезотрофные. Запасы фитомассы Б. бореальной зоны Евразии — от 90 ц/га в безлесных Б. до 1770 ц/га в мезотрофных лесных. Б.— важный компонент природной среды, участвующий в гидрологич. и биологич. балансе территории.

● Типы болот СССР и принципы их классификации. Сб. ст., Л., 1974.

БОЛЬ, психофизиологическая реакция животных и человека на повреждающий раздражитель, вызывающий в организме органич. или функциональные нарушения. Важнейший компонент Б.— субъективные ощущения, носящие характер страдания. Б.— врождённая сигнальная реакция, но в течение жизни условнорефлекторные компоненты могут облегчать или усиливать её. Принято рассматривать Б. как нейрофизиол. феномен, имеющий периферический (см. *Ноцицептивная чувствительность*) и центральный механизмы, причём последние играют ведущую роль в формировании Б. С развитием электрофизиол. методов было установлено, что кроме проведения возбуждений спинной мозг выполняет функции модулятора афферентных возбуждений, в частности болевых. Особую роль при этом играют клетки т. н. желатинозной субстанции, находящиеся в боковых рогах спинного мозга. При повреждающем (ноцицептивном) раздражении кожи и внутр. органов в головном мозге возникает восходящий поток активации, обусловливающий генерализованное возбуждение коры больших полушарий. В обеспечении этого процесса особую роль играет ретикулярная формация. Важное значение придают и др. подкорковым структурам: таламусу, гипоталамусу, лимбической системе. Коре больших полушарий отводится решающая роль в осознании Б. и в проекции болевого ощущения на определённую область тела. Эмоц. компоненты — функции преим. подкорковых образований. В механизмах обработки поступающей с периферии информации важную роль играют ацетилхолин , норадреналин и серотонинэргич. системы.

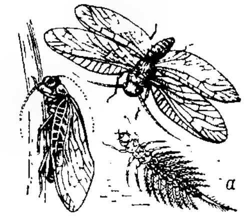
Биол. значение Б. определяется тем, что она вызывает оборонит. реакцию, направленную на сохранение целостности живого организма. Сигнальное, охранит. значение Б. имеет до определённого предела, за к рым она превращается в фактор, способствующий развитию болезненных изменений в организме. В нейрохимич. механизмах регуляции Б. важная роль принадлежит нейропептидам — *эндорфинам* и *энкефалинам*.

● К а с с и л ь Г. Н., Наука о боли, 2 изд., М., 1975; В а л ь д м а н А. В., И г н а т о в Ю. Д., Центральные механизмы боли, Л., 1976; М е л з а к Р., Загадка боли, пер. с англ., М., 1981.

БОЛЬША́Я ПА́НДА, б а м б у к о в ы й м е д в е д ь (*Ailuropoda melanoleuca*), млекопитающее сем. енотовых. Иногда Б. п. включают в сем. медвежьих или вместе с малой пандой выделяют в сем. пандовых (Ailuropodidae). Единств. вид рода. Внешне очень напоминает медведя. Дл. тела 120—180 см, хвоста ок. 12 см. Туловище массивное, конечности короткие. От настоящих медведей отличается строением зубов и сравнительно длинным хвостом. Окраска меха белая, только ноги, концы ушей, участки вокруг глаз, кончик хвоста, полоса поперёк плеч — чёрные. Распространена в Китае (Сычуань, Шэньси, Ганьсу и вост. склоны Тибетского нагорья), ранее обитала также в Индокитае и на о. Калимантан, в горных бамбуковых лесах. Детёнышей 1—2. Питается побегами и корнями бамбука. Начавшееся в 70 х гг. 20 в. цветение монокарпич. видов бамбука и их гибель в р-нах обитания Б. п. привели к сокращению её численности (в нач. 1980-х гг.— до 1000 особей). В Китае Б. п. объявлена нац. сокровищем. В Красной книге МСОП. В неволе размножается редко. См. рис. 5 при ст. *Енотовые*.

БОЛЬША́Я СИНИ́ЦА (*Parus major*), птица сем. синицевых. Дл. в среднем 13 см. Распространена в Евразии (исключая С.) и Сев.-Зап. Африке, в СССР — широкой полосой через всю территорию, кроме Ср. Азии, на В. страны к С. до 51° с. ш. Гнездится в листв. и смешанных лесах и парках. Зимой обычна в населённых пунктах. Поедает насекомых, в т. ч. вредителей лесного и с. х-ва. См. рис. 25 в табл. 46.

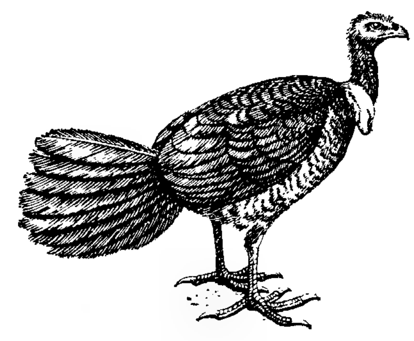
БОЛЬШЕКРЫ́ЛЫЕ, в и с л о к р ы л ы е (Megaloptera), отряд насекомых. Известны с перми. Имеют 2 пары сетчатых крыльев, в размахе 2—18 см. Ротовой аппарат грызущий. Неск. десятков видов, распространены широко; в СССР — 2 вида из сем. вислокрылок (Sialidae). Взрослые Б. живут лишь неск. суток, держатся около водоёмов. Превращение полное. Яйца откладывают кучками на водные и прибрежные растения, камни. Личинки — водные хищники, через 2 года выходят на сушу для окукливания; встречаясь местами в массовом кол ве, служат пищей для рыб.



Обыкновенная вислокрылка (*Sialis lutaria*) в полёте и сидячая: *а* — личинка.

БОЛЬШЕНО́ГИЕ КУ́РЫ, с о р н ы е к у р ы (Megapodiidae), семейство куро-

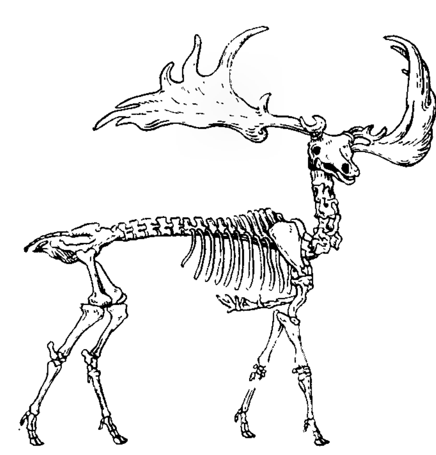
образных. Дл. 25—65 см. 7 родов, 12 видов, в Вост. Индонезии, Полинезии, Нов. Гвинее и Австралии. Обитатели тропич. лесов и зарослей кустарников. Яйца не насиживают. Одни, как черепахи, зарывают яйца в прибрежный песок, и они раз-



Австралийская сорная курица (*Alectura lathami*).

виваются под влиянием солнечного тепла; другие используют тёплый песок в вулканич. местностях; третьи роют ямы, заполняют их гниющими листьями и затем закрывают яйца, отложенные на этот парник, слоем песка, самец следит за темп-рой, то отгребая песок, то подгребая его. Птенцы выходят из таких «гнёзд» уже оперёнными и ведут самостоят. образ жизни. 1 вид и 2 подвида в Красной книге МСОП.

БОЛЬШЕРО́ГИЙ ОЛЕ́НЬ, гигантский, или ирландский, олень (*Megaloceros giganteus*), вымершее животное сем. оленьих. Известен из среднего и верхнего плейстоцена Сев. Евразии. Отличался от др. оленей крупным ростом и огромными (до 4 м в размахе) рогами. Строение зубов, черепа и конечностей показывает, что Б. о. обитал на влажных лугах. Особенно много скелетов найдено в торфяниках Ирландии. В СССР остатки Б. о. часто встречают на палеолитич. стоянках человека.



БОЛЬШИ́Е КО́ШКИ, пантеры (*Panthera*), род кошачьих. Дл. тела 91—317 см, хвост длинный (70—114 см), не меньше половины длины тела; масса 91—390 кг. Окраска варьирует, но преобладают жёлтые и чёрные цвета. Спина вогнутая, холка приподнята. 4 совр. вида: лев, тигр, леопард и ягуар, в Азии, Африке и Америке, в СССР — тигр и леопард. Активны преим. ночью. Численность и ареал сокращаются. Нуждаются в охране. 3 вида и 9 подвидов в Красных книгах МСОП и СССР.

БОЛЬШО́Й ЛЕСНО́Й САДО́ВНИК, большой сосновый лубоед, лесной стригун (*Blastophagus piniperda*), жук сем. короедов из группы лубоедов. Дл. 3,5—4,8 мм. Распространён в лесной зоне Евразии и Сев. Америки. Питается древесиной сосны, реже др. хвойных. Поражённые побеги вскоре опадают, деревья выглядят обстриженными (отсюда назв.) и нередко усыхают. Близок к Б. л. с. малый лесной садовник, или малый сосновый лубоед (*B. minor*), обитает на сосне обыкновенной, реже др. хвойных, в Европ. части и Сибири. См. рис. 36 в табл. 29.

БОМБА́КС (*Bombax*), род растений сем. бомбаксовых. Высокие листопадные деревья с длинночерешчатыми пальчатосложными листьями. Цветки крупные, б. ч. в пучках или одиночные, опыляются птицами или рукокрылыми. Тычинки многочисленные. Плод — продолговатая

Бомбакс сейба: *а* — ветвь с цветками; *б* — плод.

коробочка. 8 видов, в тропиках Ст. Света. Б. сейба, или хлопковое дерево (*B. ceiba*),— дерево выс. до 40 м с досковидными корнями и ярко-красными цветками. Растёт в лесах тропич. Азии до Нов. Гвинеи, часто культивируется. Волокна плодов (капок) используют для набивки подушек и матрацев. Древесина мягкая, лёгкая, идёт на изготовление каноэ, ящиков для чая, спичек; из коры получают грубое волокно, из семян — масло. Мясистые чашелистики молодых цветков используют как овощ. В тропиках разводят как декор. растение вдоль дорог.

БО́МБА́КСОВЫЕ, баобабовые (Bombacaceae), семейство двудольных растений порядка мальвовых. Деревья часто очень крупные, с толстыми, иногда бочонкообразными стволами, содержащими большие запасы воды. Листья простые или пальчатосложные, опадающие в сухое время года. Цветки б. ч. крупные, белые или ярко окрашенные, часто развиваются на ветвях и стволах, опыляются рукокрылыми, птицами и насекомыми. Плод — чаще коробочка, нередко заполненная длинными волосками (выросты околоплодника). Ок. 180 видов (20 родов), в тропиках, гл. обр. Юж. Америки. Растут в дождевых тропич. лесах, а также в саваннах (баобаб) и сухих тропич. лесах (*Cavanillesia*). К Б. принадлежат роды дуриан, бомбакс, сейба, а также бальсовое дерево (*Ochroma pyramidale*) родом из Юж. Америки, дающее лёгкую прочную древесину; из него был построен плот «Кон-Тики», на к-ром Т. Хейердал с экипажем в 1947 проплыл от Перу до Полинезии.

БОМБАРДИ́РЫ (Brachininae), подсемейство жуков сем. жужелиц. Дл. 5—20 мм, окраска обычно яркая, нередко пёстрая. Св. 500 видов; в СССР — ок. 30 видов, б. ч. в юж. р-нах, под камнями, в лесной подстилке и т. п. Защищаясь, Б. выбрызгивают из анального отверстия секрет, к-рый на воздухе мгновенно испаряется с громким треском (как бы взрываясь — отсюда назв.), образуя облачко пара с отпугивающим врагов запахом. Личинки Б. из рода *Brachinus* паразитируют на куколках жуков-водолюбов, вертячек и др., из рода *Pheropsophus* — поедают яйцекладки медведок. Ребристый Б. (*B. aeneicostis*) и яванский Б. (*P. javanus*) — в Красной книге СССР. См. рис. 6 в табл. 28.

БО́НГО (*Tragelaphus euryceros*), млекопитающее рода лесных антилоп. Иногда Б. выделяют в особый род *Boocercus*. Выс. в холке 100—130 см, масса крупных самцов до 200 кг. Рога дл. до 1 м. Окраска рыжая, с поперечными узкими белыми полосами на боках. В Центр. Африке, в густых тропич. лесах. Ведёт скрытный образ жизни. Крайне редок, нуждается в охране. См. рис. 8 при ст. *Полорогие*.

БОНЕ́ЛЛИИ (*Bonellia*), род мор. беспозвоночных животных типа эхиурид. Тело с длинным, раздвоенным на конце хоботом, служащим для захвата грунта с пищей (растит. остатками). Для нек-рых видов (напр., *B. viridis*) характерен резко выраженный половой диморфизм: дл. самки до 7 см, хобота до 1 м; самец карликовый, длиной не более 1—3 мм (паразитирует в половых протоках самки). Неск. видов (в водах СССР Б. нет). *B. viridis* распространена в прибрежной части Средиземного м. и в Атлантич. ок. Объект для изучения фенотипич. определения пола (изолированные личинки дают только самок, но в присутствии половозрелой жен. особи превращаются в самцов).

БОР (*Milium*), род растений сем. злаков. Многолетние или однолетние травы с линейными листьями. Колоски мелкие, с одним обоеполым анемофильным цветком, собраны в метёлки. Цветковые чешуи без остей. Зерновки в цветковых чешуях, распространяются позвоночными животными или муравьями, у однолетних видов — также ветром по типу «перекати-поля». 6—7 видов, во внетропич. поясе Сев. полушария; в СССР — 4 вида. Б. развесистый (*M. effusum*) встречается в лесах почти повсюду; однолетний эфемерный вид Б. весенний (*M. vernale*) — на крайнем Ю. Европ. части СССР, на Кавказе и в Ср. Азии. Все виды — кормовые растения.

БОРЕА́ЛЬНАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ (от лат. borealis — северный), совокупность таёжных растит. сообществ. Распространена циркумполярно (Евразия, Сев. Америка). Отличается относит. бедностью видового состава (в значит. мере вследствие воздействия оледенений), простой структурой, моно- или бидоминантностью. Б. р. в широком смысле включает разл. сообщества, генетически связанные с тёмнохвойными и светлохвойными лесами (напр., производные мелколиств. леса, суходольные луга, болота и пр.).

БОРОДА́ВОЧНИК (*Phacochoerus aethiopicus*), млекопитающее сем. свиных.

Единств. вид в роде. У самцов на боках головы бородавчатые кожные наросты. Клыки верх. челюсти большие, загнутые кверху. Дл. тела до 1,5 м, масса до 150 кг. Распространён в Африке к Ю. от Сахары. Обитает в саваннах, светлых лесах, как на равнинах, так и в горах. Ночное всеядное животное. Объект промысла.

БОРОДА́ВЧАТКА (*Synanceja verrucosa*), рыба сем. бородавчатковых отр. скорпенообразных. Дл. до 40 см. Тело голое, на коже удлинённые выросты, голова большая, покрыта буграми и гребнями. Рот и глаза направлены вверх. У оснований толстых колючих лучей спинного плавника есть ядовитые железы. Обитает в прибрежных тропич. водах Индийского и зап. части Тихого ок. Обычно лежит на дне, подкарауливая добычу, иногда зарывается в грунт. Форма и окраска тела маскирующие. Яд Б. опасен для человека. См. рис. 17 в табл. 36.

БОРОДА́ТКОВЫЕ, бородастиковые (Capitonidae), семейство дятлообразных. Дл. 9—31 см. Коренастого сложения ярко окрашенные большеголовые птицы с крепким клювом; по бокам клюва и на подбородке хорошо развитые щетинки (отсюда назв.). 13 родов, 78 видов, в тропич. лесах Америки, Африки и Азии. Оседлы. Гнездятся в дуплах. В кладке 2—5 яиц. Питаются насекомыми и плодами.

БОРОДА́ТЫЙ КОЗЁЛ, безоаровый козёл (*Capra aegagrus*), млекопитающее рода горных козлов. Дл. тела до 150 см, выс. в холке 80—95 см. Рога саблевидные, сжатые с боков, у самцов дл. до 130 см. В Зап., Ср. и Юж. (Пакистан) Азии; в СССР — на Кавказе, в Юж. Туркмении. Обитает на труднодоступных склонах гор. Стадное животное. Родоначальник домашних коз. 2 подвида в Красной книге СССР. См. рис. 23 при ст. *Полорогие*.

БОРОДА́Ч, ягнятник (*Gypaetus barbatus*), птица подсем. грифов. Дл. до 1,14 м. Хвост длинный, клиновидный. В отличие от остальных грифов может носить добычу в лапах. Распространён в горах Юж. Европы (очень редок), Африки, Передней и Центр. Азии; в СССР — на Кавказе и в горах Ср. Азии, в высокогорье. В кладке одно яйцо. Охотясь на сурков, зайцев, птиц, Б. парит на небольшой высоте; сурков подстерегает у нор. Поедает и падаль, преим. кости, сухожилия, в меньшей степени мягкие ткани. В Красной книге СССР.

БОРОДА́Ч (*Bothriochloa*), род растений сем. злаков. Многолетние травы с жёсткими линейными листьями, образующие густые дерновины. Соцветие из пальчатых или метельчатых колосовидных веточек. На веточках по 2 колоска: сидячий — с одним обоеполым цветком и на ножке — с одним тычиночным. Цветки анемофильные, нередко самоопыление и апомиксис. Зерновки распространяются ветром. Ок. 25 видов, в тропич., субтропич. и отчасти в умеренных поясах обоих полушарий; в СССР — 2 вида: Б. обыкновенный (*B. ischaemum*) — в равнинных и горных степях, образует бородачовые степи; Б. кавказский (*B. caucasica*) — на каменистых склонах и скалах в юж. р-нах. Б. иногда наз. также виды рода андропогон (*Andropogon*), с к-рым Б. прежде объединяли.

БОРЩЕВИ́К (*Heracleum*), род растений сем. зонтичных. Дву-, многолетние, обычно высокие травы с крупными листьями. Ок. 70 видов, гл. обр. в умеренном поясе Евразии; в СССР — ок. 40 видов, преим. на Кавказе, в субальп. поясе гор. Б.— моно- или поликарпич. растения, размножаются семенами, опыляются перепончатокрылыми, характерна протандрия. Б. сибирский (*H. sibiricum*) широко распространён по лугам, берегам рек и опушкам. Кормовое растение. Молодые побеги (как и у нек-рых других видов) съедобны. Плоды Б., богатые эфирными маслами и кумаринами, используются в медицине. Сок мн. видов Б. вызывает дерматиты (типа ожогов). Ряд видов выращивают как декор. растения.

БОРЬБА́ ЗА СУЩЕСТВОВА́НИЕ, одно из основных понятий в теории эволюции Ч. Дарвина, к-рое он употреблял для обозначения всей совокупности отношений между особями и разл. факторами внеш. среды. Эти отношения определяют успех или неудачу данной особи в выживании и оставлении потомства и включают внутривидовую и межвидовую конкуренцию, а также отношения хищник — жертва, взаимодействие организмов с абиотич. факторами внеш. среды и др. По Дарвину, Б. за с.— результат, с одной стороны, тенденции организмов к безграничному размножению, с другой — ограниченности природных ресурсов, необходимых для существования особей данного вида. Термин «Б. за с.» Дарвин предлагал понимать в широком и метафорич. смысле: словом «борьба» он обозначал не столько борьбу, как таковую, сколько *конкуренцию*, а словом «существование» — не только сохранение жизни данной особи, но и её успех в оставлении потомства. Важнейшей формой Б. за с. Дарвин считал внутривидовую конкуренцию, поскольку особи одного вида обладают сходными жизненными потребностями. Б. за с. приводит к элиминации значит. кол-ва особей вида в каждом поколении и дифференцированному участию особей в размножении. Результатом Б. за с. на основе наследств. изменчивости организмов является *естественный отбор*.

По совр. представлениям, перенаселение не является необходимым условием Б. за с. (хотя и обостряет последнюю). Внутривидовая конкуренция и внутривидовая взаимопомощь — категории не взаимоисключающие: отношения взаимопомощи при определённых формах использования организмами ресурсов внеш. среды благоприятствуют выживанию отд. особей и повышают приспособленность вида, но они не снимают пассивной конкуренции между особями. Различия последних определяют разную степень их приспособленности и разные возможности выживания в Б. за с. с абиотич. факторами внеш. среды и организмами др. видов.

Т. н. социальный дарвинизм пытался использовать концепцию Б. за с. для объяснения и оправдания противоречий и конфликтов в человеческом обществе, имеющих классовую природу. Такой перенос биол. понятия в область классовых взаимоотношений неправомерен, т. к. полностью игнорирует закономерности социального развития человеческого общества.

● Шмальгаузен И. И., Факторы эволюции, 2 изд., М., 1968; Галл Я. М., Борьба за существование как фактор эволюции, Л., 1976.

БОТА́ЛЛОВ ПРОТО́К (ductus Botalli; по имени Л. Боталло), артериальный проток, соединяет у зародышей наземных позвоночных лёгочную артерию со спинной аортой. Проводит кровь из правого желудочка (или из правого отдела единого желудочка) в спинную аорту, минуя не функционирующий ещё малый круг кровообращения. С первым вздохом новорождённого Б. п. сжимается сокращением мышц его оболочки, а затем зарастает (у человека через 8—10 дней после рождения), превращаясь в боталлову связку, и кровь по лёгочным артериям идёт в лёгкие. У мн. хвостатых земноводных, у гаттерии, нек-рых черепах, аллигаторов Б. п. сохраняется пожизненно.

БОТА́НИКА (греч. botanikḗ, от botánē — растение, трава), комплекс наук о растениях. Осн. ботан. дисциплины: систематика растений (изучает их классификацию и филогению), морфология (внеш. строение), анатомия (внутр. строение), эмбриология (половые элементы, развитие зародыша), палеоботаника (ископаемые растения), физиология (жизнедеятельность и функции), биохимия (химич. состав и биохимич. процессы), экология (взаимоотношения со средой и с др. организмами), география растений (геогр. распространение таксонов), ботан. география (геогр. распределение растит. покрова), геоботаника, или фитоценология (растит. сообщества), фитопатология (болезни растений), ботан. ресурсоведение, или экономич. Б. (использование растений человеком). В зависимости от объектов и методов изучения, а также практич. потребностей выделяют и мн. др. ботан. дисциплины. Так, из морфологии выделяют карпологию, палинологию, тератологию и др. Отд. систематич. группы растений изучают альгология (водоросли), бриология (мхи), птеридология (папоротники) и др. Дендрология изучает деревья и кустарники независимо от их систематич. положения. Нек-рые ботан. дисциплины (цитология растений, генетика растений) входят в соответствующие общебиол. науки. Традиционно в Б. включают микологию, изучающую грибы, к-рые с сер. 20 в. выделяют в особое царство. Границы наук условны, на их стыках возникают новые дисциплины (биохимич. систематика, или хемотаксономия, палеоботан. экология и др.).

Человек рано осознал свою зависимость от растит. мира, поэтому начатки практич. знаний о растениях относятся, по-видимому, к древнейшим стадиям развития человечества. Первые датируемые сведения о растениях содержатся в письм. документах Др. Востока. Начало Б. как науки положили древние греки (Теофраст — «отец Б.»). После общего упадка естествознания в ср. века Б. начинает интенсивно развиваться с 15 в. Наряду с систематикой и морфологией

постепенно возникают всё новые ботан. дисциплины. В сферу внимания ботаников всё шире входят растения внеевропейских стран, в особенности тропич. В сер. 18 в. итоги развития Б. подведены К. Линнеем. В 19 в. большое влияние на Б. оказали успехи физики и химии, формирование клеточной теории и эволюц. учение Ч. Дарвина, в 20 в.— развитие генетики и мол. биологии. Во 2-й пол. 20 в. всё шире применяются во всех ботан. дисциплинах матем., физич. и химич. методы исследований, возрастает экологизация Б. На первое место вышли проблемы биосферной роли растит. покрова, его охраны как компонента биосферы, сохранения генофонда растит. мира и его рационального использования для нужд человека. Возросла роль Б. в разработке мер для повышения и оптимизации продуктивности диких и культурных растений, в решении обостряющейся продовольств. проблемы. Одновременно с развитием фундаментальных ботан. дисциплин развиваются прикладные её отрасли, служащие биол. основой растениеводства, лесного х-ва, зелёного строительства, ряда областей пром-сти (пищ., целлюлозно-бум., фармацевтич., парфюмерная и др.).

● Базилевская Н. А., Белоконь И. П., Щербакова А. А., Краткая история ботаники, М., 1968; Жизнь растений, т. 1–6, М., 1974–82; Щербакова А. А., История ботаники в России до 60-х гг. XIX в. (Додарвиновский период), Новосиб., 1979; Щербакова А. А., Базилевская Н. А., Калмыков К. Ф., История ботаники в России. Дарвиновский период (1861–1917 гг.), Новосиб., 1983; Жуковский П. М., Ботаника, 5 изд., М., 1982; Александрова К. В., Ботаника: Основные отечеств. библиографич. источники и словари, 1917–1974, Л., 1975; Камелин Р. В., Современный этап развития ботанической науки в СССР (к 60-летию образования СССР), «Ботанич. журнал», 1982, т. 67, № 12, 1569–1599; Urania Pflancenreich, Bd 1–3, Lpz., 1971–74; Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, Begr. von E. Strasburger, 31. Aufl. Stuttg.— N. Y., 1978; Morton A., History of botanical science, L., 1981; Swift L. H., Botanical bibliographies, Minneapolis, 1970.

БОТАНИ́ЧЕСКАЯ ГЕОГРА́ФИЯ, фитогеография, раздел биогеографии, изучающий закономерности распространения растит. мира по Земле. Включает географию растений и географию растит. сообществ.

БОТАНИ́ЧЕСКИЕ САДЫ́, научно-исследовательские, учебные и культурно-просветит. учреждения, в к-рых собирают коллекции живых растений и на их основе изучают разнообразие и богатство растит. мира Земли. Гл. практич. задача Б. с.— поиск новых полезных растений, их комплексное изучение и интродукция. При размещении коллекций растений и устройстве экспозиций используют геогр., систематич. и экологич. принципы. Во мн. Б. с. имеются дендрарии, альпинарии, пруды с водными растениями, экспозиции полезных растений.

Предшественниками Б. с. были монастырские сады (в Зап. Европе с 4 в.). Первые Б. с., основанные в Италии (14 в.), а затем в Германии, Франции, Швеции, Великобритании (16—17 вв.), служили гл. обр. для разведения лекарств. растений. В эпоху великих географич. открытий Б. с. стали активно заниматься испытаниями привезённых растений и их интродукцией. Напр., через Б. с. в Кью (Великобритания) шло распределение по тропич. р-нам кофе, гевеи, хинного дерева; через Б. с. Франции распространились виды айланта, софоры, туи, гинкго. В 18—19 вв. Б. с. в Калькутте (Индия), Богоре (Индонезия), Перадении, пригороде Канди (Шри-Ланка) сыграли большую роль в интродукции мн. тропич. растений в разл. р-ны Земли.

В России предшественниками Б. с. были «аптекарские огороды»: в Москве (1706, ныне филиал Б. с. МГУ), Лубнах (1709), Петербурге (1714, ныне Б. с. Ботанич. ин-та АН СССР). В 19 в. начали создаваться Б. с. при ун-тах (гг. Тарту, Харьков, Казань, Киев, Одесса и др.) и лесных и с.-х. ин-тах. В юж. р-нах России Б. с. стали центрами интродукции субтропич. растений (Никитский, Сухумский, Батумский). Совр. Б. с. становятся местом сохранения генофонда дикой флоры земного шара, их коллекции приобретают природоохранное значение. В СССР — 125 Б. с. (1985). Их деятельность координирует Совет Б. с. СССР (создан в 1953) при Главном Б. с. АН СССР. Все Б. с. ведут исследования по единой науч. проблеме «Интродукция и акклиматизация растений» (с 1963).

● Цицин Н. В., Ботанические сады СССР, М., 1974; Головкин Б. Н., История интродукции растений в ботанических садах, М., 1981; Лапин П. И., Ботанические сады СССР. Альбом, М., 1984.

БОТРИ́ДИУМ (*Botrydium*), род жёлто-зелёных водорослей. Слоевище грушевидное, диам. до 3 мм, одноклеточное, многоядерное, с бесцветными ризоидами. Растёт на глинисто-илистых отложениях у берегов водоёмов, на дне подсыхающих прудов, по колеям лесных дорог, образуя жёлто-зелёные блестящие колонии, напоминающие рассыпанный бисер. Размножение в воде зооспорами, на почве — апланоспорами. Половой процесс неизвестен. В СССР — 8 видов.

БОТРИ́ТИС (*Botrytis*), род несовершенных грибов порядка гифомицетов. Мицелий бесцветный или окрашенный. Конидиеносцы часто буроватой окраски, длинные, разветвлённые. Конидии размером ок. 10 мкм, бесцветные или дымчатые, собранные в головки, образуются на мелких шипиках, покрывающих поверхность конидиогенных клеток. Ок. 50 видов, распространены широко. Сапротрофы на растит. остатках, паразитируют на растениях, вызывая серую гниль.

БОТРОКА́РИУМ (*Bothrocaryum*), род растений сем. кизиловых (иногда включается в род свидина или более обширный род кизил). Деревья или кустарники выс. 9—20 м, часто с горизонтально простёртыми ветвями. 3 вида, в Вост. Азии, на о. Тайвань и в Сев. Америке. В СССР 1 вид — Б. спорный (*B. controversum*), в широколиств. и смешанных лесах на о. Кунашир. Декор. растение, разводимое на Черномор. побережье Кавказа. Редок, в Красной книге СССР.

БО́УМЕНОВА КА́ПСУЛА (по имени У. Боумена), капсула клубочка (capsula glomeruli), двустенный чашевидный слепой конец почечного канальца у позвоночных. Охватывает клубочек капилляров (т. н. почечный клубочек), вместе с к-рым образует мальпигиево тельце. См. *Нефрон, Мочеобразование.*

БОЧЁНОЧНИКИ (Doliolida), класс оболочников (по др. системе, отряд класса Thalliacea). Мор. свободноплавающие колониальные животные. Тело бочёнкообразное, дл. до 3 см. Жизненный цикл сложный, со сменой полового и бесполого поколений. 2 рода, неск. видов, в тропич. морях.

БОЯ́РЫШНИК (*Crataegus*), род кустарников или деревьев сем. розовых. Стебли с колючками дл. 3—6 см (видоизменённые укороченные побеги). Листья от цельных до перисторассечённых. Цветки белые (у садовых форм иногда розовые или красные), в полузонтиках или щитковидных соцветиях. Плод — мелкое красное, оранжево-жёлтое или чёрное яблоко. Ок. 200 видов (по др. данным, ок. 1000), в умеренном поясе Америки и Евразии; в СССР — ок. 50 видов, кроме того, св. 100 видов интродуцировано. Наиболее распространён Б. восточный (*C. orientalis*), произрастающий в Закавказье и Крыму, в кустарниковых зарослях ср. пояса гор. Используется в качестве подвоя для мушмулы, а иногда для груши и айвы. Декоративные виды широко используются в озеленении. Б. опыляются пчёлами (возможно и самоопыление), размножаются семенами, период покоя семян растянут до 2—3 лет. Распространяются животными и птицами. Плоды ряда видов съедобны. Б. кроваво-красный (*C. sanguinea*) и нек-рые др.— лекарств. растения. Древесина Б. используется для мелких поделок. Б. Поярковой (*C. pojarkovae*) и Б. Турнефора (*C. tournefortii*) — в Красной книге СССР. См. рис. 9 в табл. 23.

БОЯ́РЫШНИЦА (*Aporia crataegi*), бабочка сем. белянок. Крылья в размахе 6—7 см. Лёт в июне — нач. июля. Яйца (в среднем 500) откладывает на листья кучками (по 30—150). Гусеницы в конце лета скелетируют листья, зимуют во 2—3 м возрасте в гнёздах из сухих листьев; весной выедают почки и объедают листья, бутоны, цветки; живут вначале группами, в старших возрастах расползаются. Б. распространена в умеренной зоне (отчасти и на С.) Евразии и Сев. Америки. Повреждает плодовые деревья и кустарники сем. розовых. См. рис. 5 в табл. 26.

БРАДИТЕЛИ́Я (от греч. bradýs — медленный и télos — завершение, осуществление, результат, цель), относительно медленный темп эволюции. Б. характерна для филогенетич. развития ряда групп организмов, напр. для нек-рых пластинчатожаберных моллюсков (роды *Nucula, Leda, Lima, Modiolus, Ostrea, Pteria*), претерпевших за последние 400 млн. лет столь незначит. изменения, что совр. и ископаемые формы могут быть отнесены к одним и тем же родам. Обеспечивается стабилизирующей формой естеств. отбора. Термин «Б.» введён в 1944 Дж. Г. Симпсоном. Ср. *Горотелия, Тахителия.*

БРА́ЖНИКИ (Sphingidae), семейство бабочек. Крылья в размахе 2—20 см, передние — узкие, вытянутые, задние — меньше, нередко с яркими пятнами или перевязями. Тело сигарообразное, хоботок у нек-рых тропич. видов дл. св. 25 см, у других недоразвит; усики веретеновидные. Ок. 1200 видов, большинство в тропиках. В СССР — ок. 70 видов, в т. ч. мёртвая голова, сиреневый Б. (*Sphinx ligustri*), глазчатый Б. (*Smerinthus ocellatus*). Активны в сумерки, ночью, нек-рые днём. Мн. Б. могут летать со скоростью ок. 60 км/ч, а также зависать в воздухе у цветка, высасывая нектар. Иногда совершают дальние перелёты (олеандровый Б.— *Daphnis nerii* — из Средиземноморья залетает в Сев. Европу). Гусеницы голые, обычно с рогом на заднем конце тела, чаще зелёные или бурые, многие с косыми полосами или яркими пятнами по бокам. Зимуют, как правило, куколки в почвенных колыбельках или лёгких коконах на почве. 7 видов Б., в т. ч. мёртвая голова,— в Красной книге СССР.

БРАЗЕ́НИЯ (*Brasenia*), род многолетних водных растений сем. кабомбовых порядка кувшинковых. 1 вид — Б. Шребера (*B. schreberi*), в тропич., субтропич. и умеренных поясах (Азия, Австралия, Африка, Сев. Америка); в СССР — на Д. Востоке, в озёрах стариц, на илистых побережьях. Цветёт во 2-й пол. лета — начале осени. Реликтовый вид, находящийся под угрозой исчезновения; в Красной книге СССР. См. рис. 4 в табл. 14.

БРАКОНИ́ДЫ (Braconidae), семейство паразитич. перепончатокрылых из группы наездников. От близкого сем. настоящих наездников отличаются формой жилкования крыльев и слитыми 2-м и 3-м тергитами брюшка. Вторичнобескрылые формы (самки) редки. Дл. 1—25 мм. Св. 20 тыс. видов, распространены широко, но преобладают в тёплых и сухих местообитаниях. В СССР — ок. 3 тыс. видов. Личинки развиваются или на парализованном самкой хозяине (обычно личинке жука, бабочки), или внутри живого хозяина (в личинках насекомых с полным превращением, реже во взрослых жуках, а также перепончатокрылых (шмели, наездники), сетчатокрылых (златоглазки), иногда в клопах и сеноедах. Большинство Б. полезны, т. к. среди них отсутствуют вторичные паразиты; нек-рых, напр. *Bracon (Habrobracon) hebetor*, разводят для биол. защиты с.-х. культур, а также как объект лабораторных исследований.

БРАХИМО́РФНОСТЬ (от греч. brachýs — короткий и morphḗ — вид, форма), в антропологии тип тела человека, характеризующийся широким туловищем и короткими конечностями. См. *Пропорции тела*.

БРАХИОЗА́ВРЫ (*Brachiosaurus*), род вымерших пресмыкающихся подотр. завропод. Известны из верхней юры Сев. Америки и Вост. Африки. Дл. св. 20 м, выс. до 12 м. Череп массивный, зубы мощные, ложечкообразные, шея от туловища поднимается круто вверх (телосложением напоминают жирафов). Передние конечности несколько длиннее задних. Растительноядные. Ок. 5 видов.

БРАХИОЛЯ́РИЯ (от лат. brachiolum — ручка, уменьшит. от brachium — рука), личинка морских звёзд, следующая за бипиннарией. Имеет спец. органы прикрепления — «руки», к-рыми удерживается на субстрате во время превращения в молодую морскую звезду. См. рис. 32 при ст. *Личинка*.

БРА́ЧНЫЙ ПЕРИ́ОД, период спаривания животных. На большей части земного шара имеет чёткий сезонный характер. В Б. п. у самцов (или значительно реже — у самок) мн. позвоночных развиваются вторичные половые признаки и особые формы поведения (см. *Гон*). Развитие половых желёз в Б. п. и сопутствующие этому явления осуществляются на основе внутр. физиол. ритмики организма, контролируемой внеш. факторами. Во внетропич. областях осн. внеш. регулятором сезонности размножения является фотопериод. В тропиках мн. животные размножаются не строго периодично, но и здесь начало Б. п. нередко приурочено к сезону дождей. Сезонные сроки Б. п. сформировались в ходе эволюции таким образом, что рождение молодых приходится на начало наиб. благоприятного сезона года (обычно лето); у животных с небольшим сроком беременности гон происходит ранней весной и летом (зайцы, грызуны, нек-рые хищные), а у видов с продолжит. беременностью — осенью (крупные копытные) или даже летом (соболь, куница). В зависимости от внеш. условий (погода, наличие кормов и т. п.) Б. п. может смещаться во времени.

БРЕДИ́НА, ива козья, ракита (*Salix caprea*), дерево выс. до 12—15 м (иногда кустарник) из рода ива. Листья б. ч. широкоэллиптические, снизу с сероватым густым войлоком. В умеренном поясе Евразии, в т. ч. в СССР, в лесах (единичные) на вырубках, опушках, у дорог. Цветёт задолго до распускания листьев. Размножается только семенами, поэтому при разведении прививают на др. виды. Лучший медонос и дубитель среди ив.

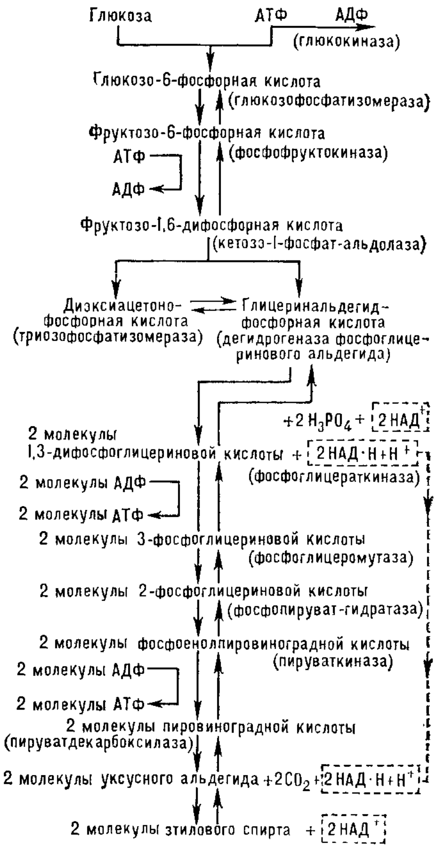
БРИЕ́ВЫЕ МХИ (Bryidae), подкласс листостебельных мхов. Много- или однолетние растения выс. от 1 мм до 50 см и более. обычно зелёные, реже красно-бурые, иногда чёрные. Стебель сложного строения, нередко с дифференциацией на ткани. Листья с жилкой или без жилки, разнообразной формы. Коробочка на настоящей ножке, с устьицами, чаще после опадения крышечки открывается наверху широким отверстием — устьем. У многих по краю устья образуются 1—2 ряда выростов — зубцов (называемых простым или двойным перистомом), к-рые служат для рассеивания спор. 85 сем., 700 родов, в т. ч. политрихум, мний (*Mnium*) и др.; ок. 14000 видов; в СССР — ок. 2000 видов. Распространены повсеместно, поселяются на почве, камнях и скалах, многие эпифиты. См. рис. 7—9 в табл. 11.

БРИЗИНГИ́ДЫ (Brisingidae), семейство глубоководных морских звёзд отр. Euclasterida. От диска диам. 1—5 см отходят многочисленные (до 15) длинные (до 45 см), гибкие, хрупкие лучи. Нек-рые Б. способны светиться. 18 родов, ок. 110 видов, широко распространены в морях и океанах на глуб. до 7 км; характерный элемент донной глубоководной, гл. обр. батиальной, фауны.

БРИОЛО́ГИЯ (от греч. brýon — мох и ...*логия*), раздел ботаники, изучающий моховидные.

БРИОФИ́ЛЛЮМ, бриофиллум (*Bryophyllum*), род растений сем. толстянковых. Прямостоячие суккулентные кустарники или кустарнички выс. до 1—2 м, иногда вьющиеся или стелющиеся, дл. до 6—8 м. Листья супротивные или по три в мутовке, образуют по краю дочерние побеги, легко укореняющиеся и служащие для вегетатив. размножения (особенно у Б. Дегремона — *B. daigremontianum*). Цветки 4-членные, б. ч. повисающие, в метёлках или полузонтиках. Венчик б. ч. ярко окрашенный. Тычинок 8, прикрепляются в основании цветочной трубки (в отличие от каланхое). Плод — многосемянная листовка. Ок. 20 видов, гл. обр. на о. Мадагаскар, 1 вид — Б. перистый (*B. pinnatum*) — пантропический. Растут на сухих, каменистых почвах на выс. до 2450 м, часто вдоль дорог и жилья. Сок листьев (т. н. сок каланхоэ) нек-рых видов используют как лекарств. средство. Ряд видов выращивают в оранжереях и комнатах. Нередко Б. объединяют с каланхое в один род.

БРОЖЕ́НИЕ, анаэробный ферментативный окислительно-восстановит. процесс превращения органич. веществ, посредством к-рого организмы получают энергию, необходимую для жизнедеятельности. По сравнению с процессами, идущими в присутствии O_2, Б.— эволюционно более ранняя и энергетически менее выгодная форма извлечения энергии из питат. веществ. К Б. способны животные, растения и мн. микроорганизмы (нек-рые бактерии, микроскопич. грибы, простейшие растут только за счёт энергии, получаемой при Б.). Б. могут подвергаться спирты, органич. к-ты, аминокислоты, пурины, пиримидины, но чаще всего углеводы. В зависимости от сбраживаемого субстрата и путей его метаболизма (к-рые могут быть различны у разных организмов) в результате Б. образуются спирты (этанол и др.), органич. к-ты (молочная, масляная и др.), ацетон и нек-рые



др. органич. соединения, CO_2, а при ряде Б.— мол. водород. Соответственно осн. образуемым продуктам различают спиртовое, молочнокислое, маслянокислое и др. виды Б. Отсюда получили назв. и нек-рые группы микроорганизмов (молочнокислые, пропионовокислые, маслянокислые бактерии), вызывающие Б. В отличие от аэробного и анаэробного дыхания, при к-ром синтез АТФ сопряжён с функционированием электронтранспортной цепи, при Б. имеет место только субстратное фосфорилирование.

Предположение о том, что превращение сахаров в этанол и CO_2 при спиртовом Б. происходит с участием дрожжей, было высказано ещё в 1837 (франц. исследователь Каньяр де ла Тур). Окончательно биол. природу Б. доказал Л. Пастер (1857), к-рый полагал, что процесс Б. присущ только целым живым клеткам микроорганизмов. Однако в 1897 Э. Бухнер установил, что сбраживание сахара происходит и под действием бесклеточных препаратов (сока), полученных путём разрушения дрожжевых клеток. Это открытие положило начало многочисл. ра-

ботам по выделению и очистке ферментов. Позднее Г. Эмбден, О. Мейергоф и Я. О. Парнас показали, что экстракты мышц катализируют все реакции анаэробного процесса (получившего назв. гликолиз), ведущего к образованию из глюкозы молочной к-ты. У мн. организмов Б. составляет первый этап превращения органич. веществ, и образуемые продукты (чаще всего пируват) полностью окисляются при дыхании.

Б. играет большую роль в круговороте веществ в природе (анаэробная деградация органич. веществ, особенно целлюлозы). Нек-рые типы Б., вызываемых микроорганизмами, имеют важное практич. значение: спиртовое — в виноделии, пивоварении и в получении топлива; молочнокислое — для получения кисломолочных продуктов и молочной к-ты, а также при силосовании кормов; пропионовокислое — в сыроделии, ацетоно-бутиловое — для получения растворителей и т. д.

БРОМЕ́ЛИЕВЫЕ, ананасные, порядок (Bromeliales) однодольных растений и его единств. семейство (Bromeliaceae). Многолетние травы б. ч. с укороченным стеблем и прикорневыми сочными, часто зубчатыми по краям листьями, плотно охватывающими расширенными основаниями друг друга и образующими воронку, в к-рой накапливаются вода (до 5 л), органич. остатки и развивается особая флора и фауна (пузырчатки, древесные лягушки, насекомые). Из воронок влагу с питат. веществами всасывают волоски в основании листьев. Цветки б. ч. ярко окрашенные, обычно обоеполые, правильные, с двойным околоцветником, чаще в соцветиях. Плод — коробочка или ягода. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Ок. 50 родов, св. 2000 видов, в тропич. и субтропич. областях Америки, 1 вид (из рода *Pitcairnia*) — в тропиках Зап. Африки. Большинство Б.— эпифиты влажнотропич. лесов, среди наземных преобладают ксерофиты. Опыляются насекомыми, часто колибри, нек-рые — летучими мышами, есть самоопыляющиеся виды. Размножение гл. обр. семенами, к-рые распространяются птицами, ветром, иногда летучими мышами. В тропиках широко культивируют ананас: съедобные плоды имеют и нек-рые виды бромелии (*Bromelia*). Ряд видов используют для получения волокна.

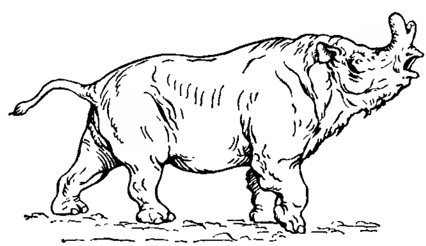
● Коровин С. Е., Чеканова В. Н., Бромелии в природе и культуре, М., 1984.

БРОНЕНО́СЦЕВЫЕ, броненосцы (Dasypodidae), семейство неполнозубых. Известны с верхнего палеоцена в Южной и с плейстоцена в Сев. Америке. Дл. тела от 12 до 100 см, хвоста от 2,5 до 50 см; масса от 0,3 до 55 кг. Спинная сторона тела покрыта костным, а сверху роговым панцирем из щитков, лежащих поясами. Передние лапы четырёх- или пятипалые, с мощными когтями. Зубы одинаковой формы, цилиндрические, число их колеблется от 28 до 100 даже у разных особей одного вида. 9 родов, 20—25 видов — наиболее многочисл. группа совр. неполнозубых. Распространены от Ю. США до Чили и Аргентины. Обитатели гл. обр. открытых пространств. При опасности нек-рые броненосцы сворачиваются в шар. В осн. животноядны. Характерна латентная стадия беременности. В помёте от 2 до 12 детёнышей, обычны однояйцовые двойни (полиэмбриония). Добываются ради мяса и панциря. Используются в качестве лабораторных животных (как носители проказы). Численность мн. видов невысока. 4 вида в Красной книге МСОП; один из них — трёхпоясный броненосец (*Tolypeutes tricinctus*)—возможно, вымер.

БРОНЕНО́СЦЫ, общее название двух отрядов (Sphaerotheriida и Glomerida) двупарноногих многоножек. Дл. 0,3—10 см. Ок. 500 видов. Распространены на всех континентах, кроме Юж. Америки и Антарктиды. В СССР — ок. 25 видов, в осн. на Ю. При опасности Б. сворачиваются шариком и выбрасывают пахучий секрет защитных желёз. В тропиках мн. Б. живут на деревьях, самцы привлекают самок стрекотом стридуляционного аппарата. Развитие с гемианаморфозом. Почвообразователи. См. рис. 5 при ст. *Многоножки*.

БРО́НЗОВКИ (Cetoniinae), подсемейство жуков сем. пластинчатоусых. Дл. 1—10 см. Характерны вырез по бокам надкрылий, позволяющий Б. летать со сложенными надкрыльями, и обычно яркая, с металлич. отливом окраска. Св. 2600 видов, большинство в тропиках, особенно многочисленны в тропич. Африке (напр., голиафы) и Юж. Азии. В СССР — ок. 60 видов, в т. ч. из родов *Cetonia*, *Netocia*, *Epicometis*. Личинки С-образные, развиваются в гнилой древесине, компостах, лесной подстилке, нек-рые — в муравейниках и норах грызунов. Нек-рые Б., напр. олёнка, вредят культурным растениям. См. рис. 26 в табл. 28.

БРОНТОТЕ́РИЙ (*Brontotherium*), род вымерших млекопитающих отр. непарнокопытных. Известен из палеогена Сев. Америки и Евразии. Внешне походил на крупного носорога (выс. в плечах до



2,5 м). Головной мозг был очень мал; череп низкий, вогнутый, в передней его части парные рогообразные выступы. Коренные зубы низкие, бугорчато-гребенчатые. Конечности короткие, массивные. Обитал в открытых местах, вблизи водоёмов, питался мягкой растит. пищей.

БРО́НХИ (от греч. brónchos — дыхательное горло, трахея), воздухопроводящие пути наземных позвоночных, отходящие от трахеи. У земноводных (за исключением пип и гаттерий) Б. отсутствуют. У амниот от трахеи отходят два Б. (главные Б., или Б. 1-го порядка), одетые хрящевыми кольцами, обычно неполными. У пресмыкающихся Б. продолжаются внутрь лёгких и дают ответвления 2-го порядка (вараны, большинство черепах, крокодилы) и до 6—7-го порядков (зелёная черепаха). У птиц от внутрилёгочного главного Б. отходят Б. 2-го порядка — дорсальные Б., или эктобронхи, вентральные Б., или энтобронхи, и Б. латеральные. Б. 2-го порядка соединяются парабронхами. Главный Б. и часть Б. 2-го порядка открываются в воздушные мешки. Верх. часть Б. у птиц принимает обычно участие в образовании нижней, или певческой, гортани. У млекопитающих главный Б. даёт Б. 2-го порядка, к-рые делятся на Б. 3-го порядка, и т. д. (до 18—19-го порядков у ластоногих, китообразных, хоботных), образуя бронхиальное дерево (общая поверхность у человека ок. 4000 см^2). Мелкие Б., входящие в дольку лёгкого, делятся на бронхиолы. Б. выстланы слизистой оболочкой с мерцательным эпителием и мышечным слоем. В подслизистой оболочке у мн. млекопитающих находятся бронхиальные железы, принимающие, как полагают, участие в терморегуляции. См. рис. при ст. *Лёгкие*.

БРОНХИО́ЛЫ, конечные разветвления бронхов в лёгких млекопитающих. Мелкие бронхи, входящие в дольку лёгкого, делятся на терминальные Б., от к-рых отходят респираторные Б., делящиеся на альвеолярные ходы. В лёгком птиц Б. соединяют парабронхи с воздушными мешками.

БРУСНИ́КА (*Vaccinium vitis-idaea*), растение сем. вересковых, из к-рого иногда выделяют сем. брусничных. Кустарничек выс. 2,5—20 см с эллиптич. кожистыми блестящими вечнозелёными листьями. Цветки бледно-розовые, колокольчатые, в густых кистях. Плод — ярко-красная шаровидная ягода. Распространена в умеренном и холодном поясах Евразии и Сев. Америки, в светлохвойных и смешанных лесах. В СССР встречается в лесной зоне, тундре, горах Кавказа. Светолюбивое растение; размножается преим. с помощью корневищ; имеет эндотрофную микоризу. Ягоды Б. употребляют в пищу, листья — лекарств. средство. Медонос.

БРУССОНЕ́ТИЯ (*Broussonetia*), род деревьев и кустарников сем. тутовых. 6—8 видов, в Вост. Азии и Полинезии. Из коры и луба Б. бумажной, или бумажного дерева, бумажной шелковицы (*B. papyrifera*), производят высшие сорта бумаги. Виды Б. используют как декоративные. В СССР — в культуре, гл. обр. в Крыму, на Кавказе и в Ср. Азии.

БРУЦЕ́ЛЛЫ (*Brucella*), род бактерий. Клетки (0,3—0,4×0,4—3,0 мкм) овоидной или палочковидной формы, неподвижны, грамотрицательны, спор не образуют, содержат эндотоксин, аэробы. Растут в большинстве случаев на сложных мясо-пептонных средах, в желточных мешках куриных эмбрионов. Высокоустойчивы к факторам внеш. среды. Возбудители бруцеллёза овец и коз (*B. melitensis*), кр. рог. скота (*B. abortus*), свиней (*B. suis*). Человек заражается всеми видами Б.

БРУЦИ́Н, алкалоид из группы кураринов, содержащийся (наряду со стрихнином) в тропич. растениях рода стрихнос; производное индола. По действию (как и по строению) напоминает стрихнин, но менее ядовит и с более выраженным куреподобным действием на нервные окончания двигат. мышц.

БРЫЖЕ́ЙКА, мезентерий (mesenterium), складка брюшины, подвешивающая и фиксирующая внутренности у целомич. животных и человека. Развивается из висцеральных листков боковых пластинок, к-рые, срастаясь между собой над и под кишечной трубкой, образуют спинную и брюшную Б. У взрослых организмов обычно сохраняется только одна Б.: у позвоночных — спинная, к рая служит подвеском для кишечника и в толще к-рой к нему проходят нервы, кровеносные и лимфатич. сосуды. Брюшная Б. редуцируется, её передний отдел превращается в серповидную связку печени, задний — образует связку, поддерживающую у нек-рых рыб и земноводных клоаку, а у млекопитающих — мочевой пузырь.

БРЫ́ЗГАЛЬЦЕ (spiraculum), рудиментарная передняя жаберная щель у нек-рых рыб. Расположено между челюстной и подъязычной дугами. Его наруж. отверстие находится на голове, позади глаз. Из совр. рыб Б. есть у большинства пластиножаберных (особенно велико у скатов), у осетровых, лопатоносов. У многопёров Б. редуцированное. Через Б., снабжённое клапанами, вода всасывается в полость глотки. У бесхвостых земноводных и амниот из эмбриональной жаберной щели, соответствующей Б., развиваются полости среднего уха и евстахиева труба.

БРЫЗГУНЫ́, брызгуновые (Toxotidae), семейство окунеобразных. Дл. ок. 20 см. 2 рода, 4—5 видов, в пресных и солоноватых водах Юго-Вост. Азии, в мангровых зарослях, на глинистых грунтах. Держатся у поверхности воды, часто небольшими стайками. Питаются насекомыми, сбивая их с растений струйкой воды изо рта. Иногда Б. содержат в аквариумах.

БРЮ́КВА (*Brassica napus*), двулетнее растение сем. крестоцветных. Естеств. гибрид сурепицы или турнепса и капусты (с последующим удвоением хромосом). Опыление перекрёстное. Культура европ. происхождения. Возделывают в Европе, Сев. Америке, Австралии и Нов. Зеландии, гл. обр. как кормовое растение; в СССР — преим. в нечернозёмной полосе Европ. части, а также в Сибири и на Д. Востоке.

БРЮХОНО́ГИЕ, улитки, гастроподы (Gastropoda), самый многочисленный и разнообразный класс раковинных моллюсков. Возникли в допалеозойское время; расцвет с палеозоя. Произошли, вероятно, от моноплакофорообразных предков. Тело асимметричное, разделяется на туловище (нога и внутренностный мешок) и хорошо развитую голову, к-рую втягивают в раковину (выс. от 0,5 мм до 70 см). Нога (способна к значит. видоизменениям или редукции) с ползательной подошвой; плавное скольжение по субстрату облегчается слизью, выделяемой спец. железой и ресничками. Внутренностный мешок обычно завит в спираль (закручена по или против часовой стрелки), покрыт мантией и раковиной. На голове ротовое отверстие и 1—2 пары щупалец, на концах или у основания к-рых находятся глаза. Раковина разнообразной формы — от высококонической до плоскоспиральной и блюдцевидной; у нек-рых Б. она внутренняя или редуцирована (слизни). В ротовом аппарате наиболее разнообразна радула (число зубов от 2 до 17—18 тыс.); анальное отверстие лежит над головой или сбоку от неё. Органы дыхания водных Б. — одна перистая жабра (ктенидий) или (у самых низших) — пара ктенидий; у наземных и мн. пресноводных — лёгкое. Нервная система диффузно-узлового типа. Есть органы равновесия (статоцисты), органы химич. чувства — осфрадии. Раздельнополые или гермафродиты. Оплодотворение внутреннее, у гермафродитов перекрёстное (каждая особь функционирует как самец и самка). Развитие прямое или через стадию планктонной личинки (у мор. форм в процессе развития образуется велигер). 3 подкласса: переднежаберные, заднежаберные, лёгочные (по др. системе, 8 подклассов); ок. 90 тыс. видов, по всему земному шару. Наиболее богаты видами прибрежные зоны тропич. морей и горные системы субтропиков и умеренных широт. В СССР — ок. 2 тыс. видов. Наземные и пресноводные, ползающие, реже шагающие; среди морских есть также прыгающие и плавающие. Хищники, растительноядные. Нек-рые мор. виды ядовиты. Свободноживущие и паразиты. Мн. континентальные виды — промежуточные хозяева гельминтов. Ряд сухопутных форм повреждает с.-х. культуры. Нек-рые Б.— объект промысла. См. также рис. в табл. 31 и 32.

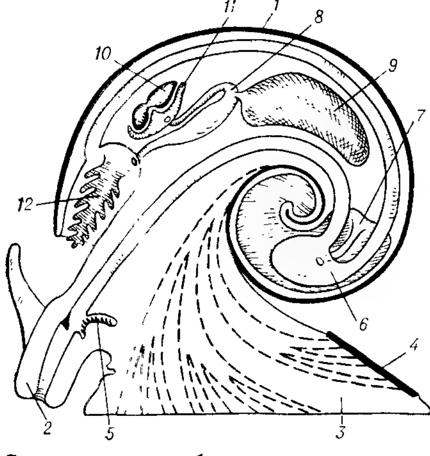


Схема организации брюхоногого моллюска: *1* — раковина; *2* — голова; *3* — нога; *4* — крышечка; *5* — радула; *6* — желудок; *7* — печень; *8* — сердце; *9* — перикард; *10* — почка; *11* — гонада; *12* — жабра.

БРЮХОРЕСНИ́ЧНЫЕ ИНФУЗО́РИИ (Hypotrichida, или Hypotricha), отряд ресничных инфузорий. Тело уплощено в спинно-брюшном направлении. Ресничный аппарат сложно и разнообразно дифференцирован: на спинной стороне — одиночные эластичные, почти неподвижные щетинки (видоизменённые реснички), выполняющие, вероятно, осязат. функцию; на брюшной — небольшое кол во определённо расположенных пальцевидных цирр из пучков склеившихся ресничек, с помощью к-рых Б. и. быстро передвигаются (ползают, «бегают», «прыгают»). Св. 400 видов. Преим. свободноживущие морские и пресноводные формы. Типичные представители — стилонихии.

БРЮХОРЕСНИ́ЧНЫЕ ЧЕ́РВИ, гастротрихи (Gastrotricha), класс первичнополостных червей. Тело уплощённое, дл. 0,05—1,5 мм. Вдоль тела и на заднем его конце прикрепит. трубочки с клейкими железами. Ресничный покров только на брюшной стороне. Органы чувств — осязат. сенсиллы (щетинки), обонят. ямки и пигментные глазки (фоторецепторы). Кишечник начинается массивной мускулистой глоткой. Выделит. система — пара протонефридиев, открывающихся наружу по бокам тела. Гермафродиты или партеногенетич. самки. Обитают в морях и пресных водах. Питаются одноклеточными водорослями и микроорганизмами. 2 отряда: макродазиоиды (Macrodasyoidea) и хетонотоиды (Chaetonotoidea), ок. 160 видов. Фауна СССР изучена слабо.

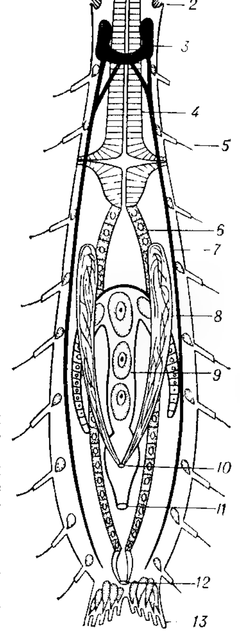


Схема строения брюхоресничного червя (гермафродита): *1* — осязательные сенсиллы; *2* — обонятельные ямки; *3* — окологлоточное нервное кольцо с парными ганглиями; *4* — мускулистая глотка; *5* — прикрепительные трубочки; *6* — средняя кишка; *7* — нервные стволы; *8* — семенники; *9* — яичник; *10* — мужское половое отверстие; *11* — женское половое отверстие; *12* — анус; *13* — клейкие железы.

БРЮШИ́НА (peritoneum), серозная оболочка, выстилающая изнутри стенки брюшной полости и покрывающая расположенные в ней внутр. органы у позвоночных. Полость между пристеночными и внутренностными листками Б. заполнена серозной жидкостью, что облегчает перемещение органов по отношению друг к другу и к брюшной стенке. Общая площадь Б. человека 1,6 –2,04 м², толщина 0,7—1,1 мм.

БРЮШКО́ (abdomen), следующий за грудью отдел тела членистоногих. У большинства Б. членистое, у пауков и клещей брюшные сегменты слиты. У многоножек Б. не выражено. В наруж. скелете каждого сегмента хорошо расчленённого Б. чётко выражены тергит и стернит (вентрит). С грудью Б. соединяется широкой (сидячее Б.) или суженной (стебельчатое Б.) передней частью. Только у высших ракообразных Б. несёт развитые конечности, у низших ракообразных, паукооб-

Брюхоногие моллюски: *1* — бертелиния слизень (*Bertelinia limax*); *2* - раковина речной чашечки (*Ancylus fluviatilis*); *3* — раковина клаузилии (*Clausilia dacica*); *4*—раковина трубача Феркрушена (*Buccinum vercrutzeni*); *5* —раковина литторины обыкновенной (*Littorina littorea*); *6* — раковина нептунии лопастной (*Neptunea varicifera*); *7* — морской заяц (*Aplysia depilans*); *8* — лунка Палласа (*Theodoxus pallasi*); *9* — раковина битинии Лича (*Bithynia leachi*).

разных и большинства насекомых они на Б. отсутствуют. У насекомых на Б. имеются половые и хвостовые (церки) придатки, у нек-рых низших насекомых — грифельки, а у самок нек-рых видов — яйцеклад или жало.

БРЮШНА́Я ПО́ЛОСТЬ (cavum abdominis, cavum abdominale, cavum peritonei), часть целома позвоночных, содержащая внутренности, за исключением почек и сердца, а у млекопитающих — и лёгких. Изнутри выстлана брюшиной и заполнена серозной жидкостью. У миксин, акуловых, осетровых во взрослом состоянии сохраняются каналы, соединяющие Б. п. с *перикардом*. У мн. рыб Б. п. сообщается с внеш. средой т. н. абдоминальными порами. У большинства самцов млекопитающих Б. п. через паховый канал сообщается с полостью мошонки; у самок Б. п. сообщается с наруж. средой через маточные трубы, матку и влагалище. У человека Б. п. ограничена спереди и с боков мышцами живота, сзади — поясничными позвонками, поясничной и квадратной мышцами поясницы, вверху — диафрагмой и снизу — тазовой полостью. В Б. п. расположены желудочно-кишечный тракт (от брюшной части пищевода до прямой кишки), печень, поджелудочная железа, селезёнка, надпочечники и мочеполовые органы.

БУДДЛЕ́Я (*Buddleia*), род растений сем. буддлеевых порядка норичниковых. Кустарники или небольшие деревья, иногда травы. Ок. 100 видов, в тропиках, субтропиках, реже в умеренных поясах. В СССР — только в культуре как декоративные ок. 10 кустарниковых (выс. до 5 м) видов, преим. восточноазиатских.

БУЗИНА́ (*Sambucus*), род растений сем. жимолостных. Кустарники или небольшие деревья, редко многолетние травы. Ок. 40 видов, в умеренном и субтропич. поясах обоих полушарий; в СССР — 11 видов, распространены широко. Б. чёрная (*S. nigra*) и Б. кистистая, или красная (*S. racemosa*),— кустарники или небольшие деревья. Б. травянистая, или бузник (*S. ebulus*),— многолетнее травянистое растение. Нек-рые виды Б. разводят как декоративные и лекарств. растения.

БУ́ЙВОЛОВЫЕ СКВОРЦЫ́, волоклюи (*Buphagus*), род скворцовых. Дл. ок. 23 см. Оперение бурое. Б. с. приспособлены к питанию клещами и насекомыми-кровососами на теле крупных животных: буйволов, носорогов, жирафов, антилоп, зебр и кр. рог. скота. Острые когти и жёсткий хвост, служащий опорой, позволяют Б. с. ловко лазать по телу животного в поисках добычи. Присосавшихся клещей Б. с., склонив голову набок, срезают как ножницами сжатым с боков клювом. 2 вида, в тропич. Африке. Применение химич. методов защиты домашних животных от паразитич. насекомых и клещей ведёт к сокращению численности Б. с.

БУ́ЙВОЛЫ (*Bubalus*), род полорогих. Дл. тела 100—290 см, хвоста 15—90 см, выс. в холке 62—180 см; масса 150—1200 кг. Телосложение тяжёлое. 3 вида: аноа, азиатский Б. и африканский Б. (иногда выделяют три разных рода). У азиатского, или индийского, Б. (*B. arnee*) рога дл. до 2 м, широкие у основания, серповидно изогнутые; распространён в Азии (Индия, Бирма, юж. часть Китая, Индокитая, о. Калимантан); на о. Миндоро (Филиппинские о-ва) — подвид филиппинский Б. (иногда выделяемый в самостоят. вид *B. mindorensis*). Африканский Б. (*B. caffer*) — к Ю. от Сахары. Обитают Б. в лесах и густых зарослях, на равнинах и в горах до выс. 3000 м. Детёныш обычно один, иногда два. Азиатский Б. одомашнен и используется чаще как молочное, реже как рабочее животное в Юж. Азии, Африке и Юж. Европе, в СССР — на Кавказе. Филиппинский и азиатский Б.— в Красной книге МСОП.

БУК (*Fagus*), род растений сем. буковых. Листопадные деревья с гладкой корой. Тычиночные цветки в многоцветковых головчатых соцветиях, свисающих на длинных цветоносах, пестичные (б. ч. 2) — окружены плюской, к-рая ко времени созревания плодов разрастается и древеснеет. Ок. 10 видов, во внетропич. поясах Сев. полушария, в СССР 2—3 вида. Цветут одновременно с развёртыванием листьев. Нек-рые Б.— важные лесообразующие породы. Б. восточный (*F. orientalis*) — дерево выс. до 50 м с мощным стройным колонновидным стволом (диам. до 2 м), растёт на Кавказе, в Крыму, Б. лесной, или европейский (*F. sylvatica*), — преим. в Зап. Европе, в СССР — гл. обр. в Карпатах, Молдавии и в Крыму. Б. крупнолистный (*F. grandifolia*) — характерная лесная порода на В. Сев. Америки. Древесина плотная, тяжёлая, хорошо полирующаяся, используется в мебельном производстве; плоды Б.— корм для животных и птиц; из семян извлекают пищ. и технич. масло. Б. используют для озеленения. См. рис. при ст. *Буковые*.

БУКА́РКА ПЛОДО́ВАЯ (*Coenorrhinus pauxillus*), жук сем. трубковёртов. Дл. 1,8—3 мм, тело зеленовато-синее с металлич. отливом. Встречается в Зап. Европе, в СССР — в Европ. части, на Кавказе. Повреждает плодовые культуры (яблоню, грушу, сливу). Жуки объедают почки, бутоны и соцветия; личинки выедают ходы в черешках, жилках, мякоти листьев, вызывая их опадение. См. рис. 23 в табл. 29.

БУ́КОВЫЕ, порядок (Fagales) и семейство (Fagaceae) двудольных растений. Возникли, вероятно, непосредственно от

Бук лесной (*Fagus sylvatica*): *а* — цветущая ветвь, *б* — плодоносящая ветвь с выступающими из плюски плодами.

гамамелисовых. Листопадные и вечнозелёные деревья и кустарники. Цветки мелкие, невзрачные, безлепестные, б. ч. однополые, в редуцированных дихазиях, обычно собранных в сложные соцветия; чаще ветроопыляемые. Плод — б. ч. жёлудь, заключённый в плюску (у буковых), или орешковидный (у берёзовых). В порядке Б. 2 сем.— буковые и берёзовые. В сем. Б. 7—9 родов, ок. 600 (по др. данным, до 1000) видов, в умеренных, субтропич. и тропич. поясах (кроме тропич. и Юж. Африки). Однодомные (очень редко двудомные) деревья, реже кустарники (иногда кустарнички). Листья б. ч. с опадающими рано прилистниками. Пестичные дихазии из одного или неск. цветков. Гинецей синкарпный; завязь нижняя. Ископаемые остатки Б. находят уже в меловых отложениях. Б.— лесообразующие породы (бук, дуб, каштан, нотофагус и др.).

Дуб черешчатый (*Quercus robur*): *а* — ветвь с мужскими цветками, *б* — часть мужской серёжки, *в* — тычиночный цветок, *г* — пестичный цветок.

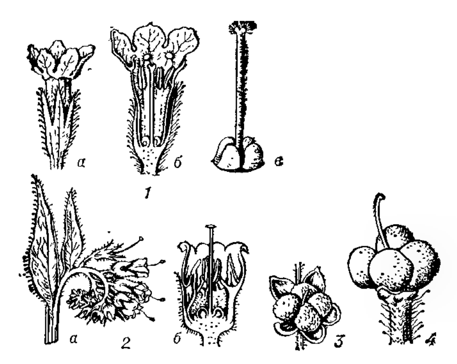
БУЛЬДО́ГОВЫЕ ЛЕТУ́ЧИЕ МЫ́ШИ (Molossidae), семейство летучих мышей. Одно из наиболее высокоспециализированных семейств подотряда. Обладают весьма совершенным летат. аппаратом, обеспечивающим скоростной полёт. Крылья узкие, острые и длинные, мускулистый хвост на половину длины выступает из узкой межбедренной перепонки. Распространены в тропич., субтропич., редко в умеренных поясах обоих полушарий. 6—11 родов, 119 видов; в СССР — 1 вид рода складчатогубов.

БУНГАРОТОКСИ́НЫ, высокотоксичные полипептиды, выделенные из яда змеи *Bungarus multicinctus* сем. аспидовых. α-Б. (мол. м. 7980, содержит 74 аминокислотных остатка) — постсинаптич. нейротоксин, блокирует холинорецепторы постсинаптич. мембран нейромышечного соединения. Конкурируя с ацетилхолином за холинергич. рецепторы, α-Б. действует подобно тубокурарину. β- и γ-Б. блокируют нервно-мышечную передачу, действуя на пресинаптич. мембраны и нарушая процесс высвобождения ацетилхолина. β-Б. (мол. м. 28500, 179 аминокислотных остатков) обладает фосфолипазной активностью. Б. широко используют в нейрохимич. и нейрофизиол. исследованиях.

БУНИАВИ́РУСЫ (Bunyaviridae), семейство РНК-содержащих сферич. вирусов из группы арбовирусов. Диам. вирусных частиц 90—100 нм. Нуклеокапсид спиральный, заключён в липопротеидную оболочку. Содержат фрагменты

линейной одноцепочечной РНК (общая мол. м. 6000000). Размножаются в цитоплазме клеток членистоногих, позвоночных. Передаются комарами и др. членистоногими. Вызывают болезни у животных и человека.

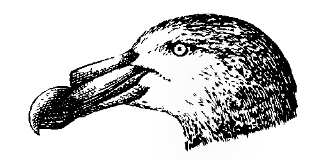
БУРА́ЧНИКОВЫЕ (Boraginaceae), семейство растений порядка синюховых. Нередко Б. выделяют в самостоят. порядок (вместе с сем. водолистниковых — Hydrophyllaceae и ленноевых — Lennoaceae) или относят к порядку губоцветных. Травы, реже полукустарники, кустарники, лианы и деревья с характерным жёстким щетинистым опушением (за немногим исключением). Цветки б. ч. обоеполые, растения энтомофильны. У большинства Б. плод сухой, при созревании распадается на 4 орешковидные доли, у нек-рых — костянка с сочным эпикарпием. Ок. 100 родов, св. 2000 видов, по всему земному шару, особенно обильны в Средиземноморье и на З. Сев. Америки; в СССР — более 50 родов (в т. ч. окопник, медуница, незабудка), 350 видов. Среди Б. много медоносов, есть лекарственные, кормовые, красильные, декоративные и сорные растения. Нек-рые тропич. и субтропич. виды дают ценную древесину, съедобные плоды. 4 вида сем. Б. в Красной книге СССР.



Бурачниковые: *1* — цветок медуницы (*Pulmonaria obscura*): *а* — общий вид, *б* — разрез, *в* — пестик; *2* - окопник (*Symphytum officinale*): *а* — соцветие, *б* — разрез цветка; *3* — плод чернокорня (*Cynoglossum officinalis*); *4* — плод воробейника (*Lithospermum officinale*).

БУРГОМИ́СТР, полярная чайка (*Larus hyperboreus*), птица сем. чайковых. Дл. до 80 см — одна из самых крупных чаек. Клюв жёлтый с красным пятном. Распространён циркумполярно в высоких широтах, в СССР — в приморской тундре и на о-вах Арктики. Гнездится на скалах, особенно близ птичьих базаров, реже в равнинной тундре. Часто поедает яйца и птенцов мор. колониальных птиц.

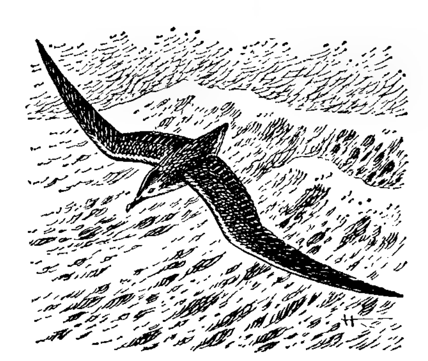
БУРЕВЕ́СТНИКОВЫЕ (Procellariidae), семейство буревестникообразных. Дл. 28—90 см. Летают обычно низко над водой, чередуя активный полёт с парением (скольжением на распростёртых крыльях). Нек-рые виды хорошо ныряют. 12 родов, 55 видов, от Арктики до Антарктики. Мн. виды совершают дальние кочёвки, напр. от мыса Горн до Гренландии или от Тасмании до Чукотского м. В СССР — 2 вида: глупыш и пестроголовый, или пестролицый, буревестник (*Calonectris leucomelas*); во время кочёвок в воды СССР залетают ещё 6—8 видов. Гнездятся по берегам морей, нек-рые Б. — в горах, за десятки км от моря. Гнёзда в норах, между камнями или на



Голова буревестника *Macronectes halli*.

скалах. 8 видов и 8 подвидов в Красной книге МСОП, пестролицый буревестник — в Красной книге СССР.

БУРЕВЕСТНИКООБРА́ЗНЫЕ, трубконосые (Procellariiformes), отряд птиц. Древняя группа, ископаемые Б. известны с олигоцена. Нек-рые черты строения сближают Б. с пингвинообразными и пеликанообразными. Дл. от 14 до 150 см. Клюв с крючком на конце. Ноздри открываются на клюве в образованные разрастанием стенок носовой капсулы роговые трубочки (отсюда второе назв.). Лапы с плаваг. перепонкой. Строение локтевого сустава у Б. позволяет закреплять крыло в распростёртом состоянии, что облегчает длит. парение. По земле Б. (кроме альбатросовых) передвигаются с трудом, опираясь на цевки. 4 сем.: альбатросовые, буревестниковые, качурковые и ныряющие буревестники. 95 видов; в СССР — 5 видов гнездящихся и 13 залётных. Распространены на всех океанах и крупных морях. Кочуют часто на большие расстояния, напр. от Нов. Зеландии до Берингова м. С сушей связаны лишь в период размножения. Моногамы. Гнездятся колониями. В кладке одно яйцо. Насиживают самец и самка, от 30 до 80 сут. Птенцы вылупляются слепыми, долго остаются в гнезде (у королевского альбатроса *Diomedea epomophora* — до 250 сут). Питаются мор. беспозвоночными, рыбой. Мясо нек-рых Б. используют в пищу или для вытапливания жира. В Красных книгах МСОП (9 видов и 8 подвидов) и СССР (3 вида).



Парящий буревестник.

● Птицы СССР. История изучения. Гагары. Поганки. Трубконосые, М., 1982.

БУРОЗУ́БКИ (*Sorex*), род землеройковых. Дл. тела 4—9 см, хвоста 2,5—8 см. Носовая часть вытянута в хоботок. Хвост равномерно покрыт волосами одинаковой длины. Ушные раковины небольшие. Отмечено обратимое изменение размеров мозгового черепа и головного мозга по сезонам. Коронки зубов имеют красно-коричневый цвет (отсюда назв.). В каждой половине верх. челюсти по 5 зубов. 50—65 видов, в Сев. полушарии — в Сев. и Центр. Америке, в Европе, в Азии — к Ю. до М. Азии, Гималаев, Тибета. В СССР — 16—18 видов, повсеместно к Ю. от сев. границ тундры, кроме пустынь Ср. Азии. Предпочитают увлажнённые места. 2 вида в Красной книге СССР. См. рис. при ст. *Землеройковые*.

БУРУНДУКИ́ (*Tamias*), род беличьих. Вдоль спины чёрные полосы. 18 видов, в лесах Сев. полушария. В СССР один вид - азиатский Б. (*T. sibiricus*), к В. от 45—50° в. д. (недавно проник на Камчатку). Дл. тела ок. 14 см, хвоста ок. 9 см. Б. на зиму впадают в спячку. Один раз в год (редко 2) рождают 4—10 детёнышей. Питаются семенами хвойных, почками, ягодами; делают запасы. Имеют нек-рое промысловое значение. В Сибири местами наносят ущерб лесному и с. х-ву. Азиатский Б.— второстепенный носитель вируса клещевого энцефалита. См. рис. 3 при ст. *Грызуны*.

● Зверев М., Бурундук Восточной Сибири, М., 1980.

БУ́РЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Phaeophyta), отдел водорослей. Многоклеточные, преим. макроскопич. водоросли дл. до 60 м. Слоевища желтовато-бурые из-за большого кол-ва фукоксантина и др. ксантофилловых пигментов, содержат хлорофиллы *а* и *с*. В клеточных стенках — альгиновая к-та и фукоидин. Цитоплазма включает физоды — пузырьки с дубильными веществами. Запасные вещества — ламинарин и маннитол, реже масло. Для Б. в. характерны: многоклеточные волоски с базальной зоной роста; многогнёздные вместилища, функционирующие как гаметангии или спорангии; зооспоры и гаметы с двумя жгутиками, прикреплёнными сбоку. Половой процесс — изо-, анизо- или оогамия. Цикл развития изоморфный (более древний) или гетероморфный. 2 класса: фэозооспоровые водоросли и циклоспоровые водоросли. Ок. 250 родов (3 рода — пресноводные, остальные — морские), ок. 1500 видов. Растут во всех морях, в холодных водах образуют большие заросли. Используются в пищу, на корм скоту, в медицине, для получения альгинатов, маннитола, кормовой муки. См. рис. 1—4 в табл. 9.

● Зинова А. Д., Определитель бурых водорослей северных морей СССР, М.— Л., 1953.

БУ́РЫЙ МЕДВЕ́ДЬ (*Ursus arctos*), млекопитающее сем. медвежьих. Дл. тела самцов наиболее крупных географич. рас (Камчатка, Аляска) до 2,55 м, выс. в холке до 1,35 м; масса до 600 кг. Окраска шерсти от соломенно-жёлтой до бурой и угольно-чёрной. Населяет равнинные и горные леса Евразии и Сев. Америки. В историч. время встречался в Сев. Африке (Атласские горы). Географич. изменчивость велика, выделяют ряд подвидов (напр., гризли, пищухоед). В СССР — в лесной зоне Евразии, в горах Кавказа и Ср. Азии. Местами истреблён. Питается преим. растит. пищей, на Д. Востоке — нерестящейся лососёвой рыбой; иногда нападает на копытных. На зиму залегает в берлогу, в юж. р-нах при малоснежье не залегает. Зимний сон неглубок. Гон в мае — июне. Медвежата (1—5, обычно 2—3) рождаются в январе — феврале слепыми. Следующий приплод через год. Лактация ок. 4 мес. Половая зрелость к 3 годам. Малочислен в местах, где леса осваиваются человеком, а также ведётся промысел. В ряде мест охота ограничена, в Прибалтике полностью запрещена. Местами повреждает посевы овса, изредка нападает на дом. животных. Тяньшанский (*U. a. isabellinus*) и закавказский (*U. a. syriacus*) подвиды Б. м. в Красной книге

СССР, ещё два подвида (*U. a. nelsoni* и *U. a. richardsoni*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 1 при ст. *Медвежьи*.

БУ́СЕННИК (*Coix*), род растений сем. злаков. Однолетние травы выс. до 2 м с ланцетно-линейными листьями. Соцветие из колосовидных веточек, несущих однополые колоски. Опыляются ветром. Ок. 10 близких видов (иногда объединяемых в один вид), известны только в культуре, преим. в тропиках и субтропиках Юж. и Юго-Вост. Азии, а также на о-вах Тихого ок. Блестящие, как бы выточенные из кости ложные плоды Б. обыкновенного (*C. lacryma-jobi*) используются для украшений; культивируется на Ю. СССР. Все виды Б.— ценные кормовые, нек-рые — пищ. растения.

БУ́ТЕНЬ (*Chaerophyllum*), род растений сем. зонтичных. Двулетние (корни клубневидные или цилиндрический стержневой) или многолетние (толстое корневище) травы. Листья многократно перистосассечённые. Зонтики с обёрточками, плоды с широкими рёбрами. Ок. 40 видов, в Евразии и Америке (4 вида). В СССР — ок. 20 видов, гл. обр. на Кавказе. Б. Прескотта (*C. prescottii*) засоряет яровые и озимые культуры, его молодые побеги и корни используют в пищу; медонос. Б. клубненосный (*C. bulbosum*) культивируют в Зап. Европе из-за съедобных клубневидных корней. Б. астранциевый (*C. astrantiae*) — в Красной книге СССР.

БУТО́Н (франц. bouton — почка, бутон), цветочная почка, распускающаяся в цветок. Число и взаимное расположение элементов цветка в Б. учитывают при составлении диаграмм цветка. Порядок взаимного перекрывания чашелистиков и лепестков (или долей чашечки и венчика) — систематич. признак.

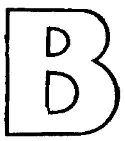
БУТЫЛКОНО́СЫ (*Hyperoodon*), род китов сем. клюворылых. Дл. до 9,4 м. Окраска тёмно-серая, на брюхе немного светлее. Жировая подушка образует отвесный лобный выступ. Зубы конические, две пары (в ниж. челюсти), задняя пара часто не прорезается. 2 вида. Высоколобый Б. (*H. ampullatus*) — в сев. части Атлантич. ок., заходит в Белое, Баренцево и Балтийское моря; почти истреблён промыслом, в Красных книгах МСОП и СССР. Плосколобый Б. (*H. planifrons*), дл. до 7,5 м — в Юж. полушарии. Б. питаются головоногими моллюсками, ныряют глубоко и надолго (иногда св. 1 ч), изредка обсыхают на берегу. Промысел в открытом океане запрещён (с 1978). См. рис. 9 в табл. 39.

БУФАДИЕНОЛИ́ДЫ, группа стероидных соединений растительного и животного происхождения, обладающих кардиотонич. действием. В виде гликозидов содержатся в растениях сем. лилейных и лютиковых, в свободном или связанном виде — в яде кожных желёз нек-рых жаб. Все Б. остро токсичны (сердечные яды), т. к. при попадании в кровь вызывают резкое сокращение сердечной мышцы. Механизм действия Б. связан с подавлением активного транспорта ионов K^+ и Na^+ через мембраны клеток сердца вследствие ингибирования мембранной АТФазы. В малых дозах Б. оказывают лекарств. действие.

БЫКИ́, настоящие быки (*Bos*), род парнокопытных. Дл. тела 180—325 см, хвоста 70—140 см, выс. в холке — 62—180 см; масса 325—1200 кг. Самки значительно меньше самцов. 5 видов (иногда относимых к 3 родам): бантенг, гаур, купрей, тур (вымерший к 17 в.) и як; в Европе, Сев. Африке, Передней, Ср., Юж. и Центр. Азии (Тибет) и на Б. Зондских о-вах. Одомашнены. Все Б. в Красной книге МСОП.

БЫЧКО́ВЫЕ, бычки (Gobiidae), семейство окунеобразных. Дл. от 10 мм до 20—35 см. Брюшные плавники сращены и образуют присоску. Св. 200 родов, ок. 600 видов, гл. обр. в тропич. и субропич. водах всех океанов; донные, прибрежные морские, солоноватоводные и пресноводные рыбы. В СССР — ок. 20 родов, ок. 50 видов, в Чёрном, Азовском, Каспийском и дальневост. морях. Нерест весной, икру откладывают в гнёзда, кладку охраняет самец. Бентофаги, планктофаги или хищники. Нек-рые виды (бычок-кругляк — *Neogobius melanostomus*, бычок-песочник — *N. fluviatilis*) — объект промысла. См. рис. 27—28 в табл. 35.

БЮЛЬБЮ́ЛЕВЫЕ ДРОЗДЫ́, бюльбюли, короткопалые дрозды (Pycnonotidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 14—28 см. Крылья у большинства короткие, ноги слабые, короткие. На затылке тонкие волосовидные перья, иногда на голове хохол. 15 родов, 120 видов, в субтропиках и тропиках Африки и Азии — к В. до Филиппин и Молуккских о-вов. В СССР 2 залётных вида: белощёкий бюльбюль (*Pycnonotus leucogenys*), на Ю. Узбекистана, и короткопалый бюльбюль (*Microscelis amaurotis*), на Сахалине, о. Кунашир и на Ю. Приморского края. Древесные птицы, обитают в разрежённых участках леса и садах. Питаются мелкими плодами и насекомыми. В кладке 2—4 яйца.



ВА́ЖЕНКА (от саамского вадж), употребляемое на севере назв. самки северного оленя.

ВАЗОПРЕССИ́Н, антидиуретический гормон, пептидный нейрогормон мн. позвоночных, синтезируемый крупноклеточными ядрами гипоталамуса; выделяется нейрогипофизом. В. поддерживает на определ. уровне обратное всасывание воды в почечных канальцах, т. е. уменьшает кол-во выделяющейся мочи (антидиуретич. эффект). При недостатке В. резко повышается выделение мочи, что может привести к несахарному диабету. Т. обр. В.— один из факторов, определяющих относит. постоянство водно-солевого обмена в организме. В. вызывает также сужение сосудов и повышение кровяного давления (прессорный эффект). По строению и действию В. близок окситоцину. У нек-рых позвоночных (птиц, земноводных, рыб) в гипофизе обнаружен аналог В.— вазотоцин, обладающий биол. активностью как В., так и окситоцина.

ВА́ЙДА (*Isatis*), род растений сем. крестоцветных. Одно-, дву- или многолетние травы с цельными листьями. Цветки жёлтые. Плод — односемянный повислый стручочек со вздутым или перепончатым крылом; распространяются ветром. Ок. 60 видов, в Евразии и Сев. Африке. В СССР — ок. 40 видов, гл. обр. на Ю. Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии; растут б. ч. в степях и на сухих горных склонах. В. красильная (*I. tinctoria*) с древности культивировалась в Зап. Европе как красильное растение (листья содержат индиго); в СССР ограниченно выращивают в Узбекистане. В. выемчатая (*I. emarginata*) — пастбищный корм для верблюдов и овец в пустынях Ср. Азии. Редкий эндемичный вид Якутии В. якутская (*I. jacutensis*) — в Красной книге СССР.

ВА́ЙЯ (от греч. báïon — пальмовая ветвь), крупный, сильно расчленённый, похожий на ветку лист папоротника (иногда листья пальм). Назв. «В.» чаще встречается в старой лит-ре.

ВАКУО́ЛИ (франц. vacuole, от лат. vacuus — пустой), полости в цитоплазме животных и растит. клеток, ограниченные мембраной и заполненные жидкостью. В цитоплазме простейших находятся содержащие ферменты пищеварительные В. и выполняющие функции осморегуляции и выделения сократительные В. Для многоклеточных животных характерны пищеварительные и аутофагирующие В., входящие в группу вторичных *лизосом* и содержащие гидролитические ферменты.

У растений В.— производные эндоплазматич. сети, окружены полупроницаемой мембраной — тонопластом. Вся система В. растит. клетки наз. вакуомом, к-рый в молодой клетке представлен системой канальцев и пузырьков; по мере роста и дифференцировки клетки они увеличиваются и сливаются в одну большую центральную В., занимающую 70—95% объёма зрелой клетки. Клеточный сок В.— водянистая жидкость с pH 2—5, содержит растворённые в воде органич. и неорганич. соли (фосфаты, оксалаты и т. п.), сахара, аминокислоты, белки, конечные или токсичные продукты обмена веществ (таннины, гликозиды, алкалоиды), нек-рые пигменты (напр., антоцианы). Функции В.: регуляция водно-солевого обмена, поддержание тургорного давления в клетке, накопление низкомолекулярных водорастворимых метаболитов, запасных веществ и выведение из обмена токсичных веществ. См. рис. при ст. *Лизосома*.

ВАЛЕРИА́НА, маун (*Valeriana*), род одно- и многолетних трав, полукустарников, кустарников и лиан сем. валериановых порядка ворсянковых. Листья цельные, тройчатые или перисторассечённые. Цветки мелкие, в сложных соцветиях. Плод — семянка. Св. 200 видов, в умеренных и холодном поясах Сев. полушария и в Юж. Америке, 1 вид — в горах Килиманджаро, наибольшее разнообразие — в Андах. В СССР — ок. 40 видов, растут повсюду как во влажных местах, так и на скалах, на альп. лугах и т. п. Почти по всей территории СССР,

кроме Крайнего Севера и пустынь, распространена В. лекарственная (*V. officinalis*) — травянистое растение с прямым стеблем выс. до 2 м. Образует большое число разновидностей, различающихся формой листьев и размерами корневища. Широко культивируется как лекарств. растение. В. аянская (*V. ajanensis*) и В. двудомная (*V. dioica*) — в Красной книге СССР.

ВАЛИ́Н (Вал, Val), α-аминоизовалериановая к-та, незаменимая аминокислота. Входит в состав всех белков, участвует в биосинтезе пантотеновой к-ты. В биосинтезе В. у растений и микроорганизмов участвуют две молекулы пирувата; заключит. стадия — переаминирование α-кетоизовалериановой к-ты. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

ВАЛЛИСНЕ́РИЯ (*Vallisneria*), род многолетних растений сем. водокрасовых. Подводные двудомные травы с розеткой лентовидных листьев. Цветки мелкие, однополые. 6—10 видов, в пресных водах тропич., субтропич. и отчасти умеренных поясов. В СССР 1 вид — В. спиральная (*V. spiralis*), на Ю. Европ. части, в Ср. Азии и на Д. Востоке. Растёт в стоячих и медленно текущих водах, в прибрежной полосе на глуб. до 1 м. Цветёт во 2-й половине лета. Высоко специализирована к опылению на поверхности воды. Вегетативно размножается укореняющимися побегами. Часто разводят в аквариумах. См. рис. при ст. *Гидрофилия*.

ВАЛО́НИЯ (*Valonia*), род зелёных водорослей класса сифоновых (Siphonophyceae). Слоевище выс. 5—15 см, кустистое, из небольшого числа крупных многоядерных клеток или из одной гигантской клетки (диам. до 10 см), с небольшими ризоидами при основании. Размножение зооспорами, изредка — изогамия. 18 видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. морях. Благодаря крупным размерам клеток, В. удобный объект для эксперим. изучения внутриклеточных процессов.

ВАЛУ́Й (*Russula foetans*), гриб рода сыроежка. Шляпка диам. 8—15 см, у молодого гриба полушаровидная, затем плоскораспростёртая, в центре вдавленная, грязно-жёлтая или светло-жёлто-коричневая, слизистая. Пластинки приросшие, белые, затем желтоватые. Ножка дл. 5—10 см, толщиной 2—3 см, ровная, беловатая, с пустыми камерами или полая. Мякоть белая, позже охряная, плотная. Распространён в Зап. Европе, Сев. Америке, в СССР — в Европ. части и Зап. Сибири. Растёт в смешанных и хвойных лесах с июля по сентябрь. Употребляется в пищу только в солёном виде.

ВА́ЛЬДШНЕП (*Scolopax rusticola*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 35 см. Окраска оперения маскирует В. на фоне лесной подстилки. Глаза сдвинуты назад и вверх, клюв крепкий, что связано с добыванием пищи на глубине в плотной лесовой подстилке. Распространён в Евразии, в СССР — к Ю. от 60—64° с. ш. Обитает в смешанных и лиственных лесах с болотами. Весной у самцов утренняя и вечерняя тяга (токовые полёты). Объект спортивной охоты (гл. обр. на тяге).

Самка, переносящая птенца.

ВАЛЬКИ́, коньки (*Prosopium*), род рыб сем. сиговых. Дл. обычно 20—40 см, масса до 2 кг. Рот маленький, тело вальковатое. 6 видов, в Сев. Америке. Один из них, валёк (*P. cylindraceum*), в СССР, в реках Вост. Сибири и в р. Пенжина на Камчатке. Созревает в 5—6 лет. Нерест в октябре — ноябре, на быстром течении. Средняя плодовитость 14,2 тыс. икринок. Питается личинками насекомых и икрой проходных лососёвых рыб. Живёт 10—15 лет. Объект промысла.

ВАМПИРОМО́РФЫ (Vampyromorpha), отряд головоногих моллюсков. Архаичная группа, в начале мезозоя отошедшая от общего предка кальмаров, каракатиц и осьминогов. Единств. совр. вид — *Vampyroteuthis infernalis*. Дл. тела с руками до 38 см. Сочетает признаки строения, свойственные кальмарам и примитивным осьминогам. Окраска тёмно-фиолетовая и бархатно-чёрная. Менять цвет не могут. Глубоководные животные с полустуденистым телом. 8 рук с 1 рядом присосок, по бокам к-рых ряд коротких чувствит. усиков. Органы осязания — пара втяжных бичевидных филаментов, гомологичных щупальцам кальмаров. Есть пара языковидных плавников, скелетная пластинка (гладиус) и радула. Многочисл. органы свечения. Распространены в тропич. и субтропич. морях на глуб. 700—1500 м. Малоподвижные. Яйца крупные (3—4 мм), вымётываются поодиночке прямо в воду. Питаются планктоном. См. рис. 29 в табл. 31.

ВАМПИ́РЫ, семейство летучих мышей, то же, что *десмодовые*. Один из родов амер. листоносов — *Vampyrum*, ранее считавшийся кровососущим, наз. *ложными вампирами*.

ВАНИ́ЛЬ (*Vanilla*), род наземных или эпифитных растений сем. орхидных. Лианы, лазящие при помощи воздушных корней. Ок. 100 видов, в тропиках обоих полушарий. Нек-рые виды, из к-рых наиб. ценный В. плосколистная (*V. planifolia*) родом из Мексики, издавна культивируются из за плодов, содержащих ароматич. вещество ванилин.

ВА́ПИТИ (*Cervus elaphus canadensis*), сев.-амер. геогр. раса благородного оленя. Часто В. считают отд. видом.

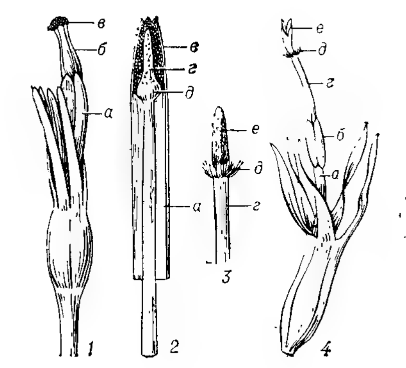
ВАРА́КУШКА (*Cyanosylvia svecica*), птица сем. дроздовых. Единств. вид рода (иногда включают в род соловьёв). Дл. в среднем 14 см. Весной горло у самца голубое с рыжим или белым пятном, осенью — беловатое. Распространена в Евразии; в СССР — к С. до лесотундры, к Ю. до гор и степей на Ю. страны. Перелётная птица. Обитает преим. в кустарниках по берегам водоёмов и на болотах. Самцы с песней взлетают вверх, затем спускаются, развернув крылья и хвост. Гнёзда на земле среди кочек или под кустами. Питается насекомыми, осенью поедает ягоды. См. рис. 13 в табл. 46.

ВАРА́НОВЫЕ (Varanidae), семейство крупных ящериц. Ископаемые остатки гигантских (дл. до 10 м) предковых форм известны из плейстоцена. Дл. совр. В. от 0,8 до 3 м (комодский варан—*V. komodoensis* — крупнейшая ящерица мира), обычно ок. 1 м. Голова покрыта мелкими роговыми щитками. Чешуи туловища округлые, выпуклые. Язык длинный, глубоко рассечённый на конце. Один совр. род — вараны (*Varanus*), 24 вида, в тропич., субтропич. и отчасти умеренном поясах Вост. полушария (кроме Мадагаскара). Ведут наземный, реже полудревесный образ жизни. Многие хорошо плавают и ныряют. Питаются ящерицами, змеями, мелкими млекопитающими, разоряют гнёзда птиц; живущие у воды поедают лягушек, рыб, крабов, моллюсков и др. Яйцекладущие. Мясо съедобно. Кожа использовалась для изготовления обуви и др. изделий. Находящийся на грани исчезновения комодский варан (сохранился на о-вах Малайского арх.— Комодо, Ринджа и Флорес) — в Красной книге МСОП. В СССР 1 вид — серый варан, или земзем (*V. griseus*), дл. тела с хвостом до 1,5 м, в кладке 6—23 яйца, обитает в пустынях Ср. Азии. В Красной книге СССР. См. рис. 16 в табл. 42.

ВАРИЕТЕ́Т (от лат. varietas — разнообразие, переменчивость), термин, применяющийся в зоол. номенклатуре по отношению к любым подразделениям внутри вида, связанным с изменчивостью (мутации, возрастные изменения окраски, геогр. изменчивость). Неопределённость термина «В.» делает нежелательным его использование. В., описанные до 1961, рассматривают либо как подвиды, либо как инфраподвидовые категории. В ботанич. номенклатуре В. соответствует разновидность.

ВАРО́ЛИЕВ МОСТ (pons Varolii; по имени К. Варолия), мост головного мозга, часть ствола мозга у млекопитающих, входящая в состав заднего мозга. В. м. расположен между продолговатым мозгом и средним мозгом, по бокам переходит в ножки мозжечка. Образован клеточными и волокнистыми структурами. Важное функц. значение В. м. обусловлено расположением в нём ядер *черепномозговых нервов* (V—VIII пар), *ретикулярной формации*, ядер самого моста, а также прохождением через него эфферентных и афферентных путей, имеющих для организма жизненно важное значение и осуществляющих двустороннюю связь между головным и спинным мозгом. См. рис. при ст. *Головной мозг*.

ВАСИЛЁК (*Centaurea*), род многолетних, реже дву- и однолетних трав сем. сложноцветных. Все цветки в соцветии трубчатые, срединные — обоеполые, краевые — бесполые, различной окраски. Семянки б. ч. с хохолком. Св. 550 видов,



Василёк луговой (*Centaurea jacea*): *1* — верхняя часть цветка в мужской фазе; *2* — разрез пыльниковой трубки перед вскрытием пыльников; *3* — верхушка столбика, вынутая из пыльниковой трубки; *4* — верхняя часть цветка в женской фазе после удаления пыльцы (столбик удлинился и вынес раскрывшееся рыльце): *а* — пыльниковая трубка; *б* — придатки пыльников, которые вначале закрывают верхушку пыльниковой трубки; *в* — пыльца; *г* — столбик; *д* — кольцо собирательных волосков; *е* — рыльце.

в Евразии, Африке, Америке, Австралии (1 вид). В СССР — ок. 180 видов, повсюду, кроме Крайнего Севера. Опыляются насекомыми. При прикосновении насекомого чувствительные нити тычинок сокращаются и пыльниковая трубка резко опускается, а находящийся под ней столбик с особыми выметающими волосками выносит пыльцу, к-рая попадает на насекомого. Распространение семянок связано с разл. приспособлениями: перекати-поле у нек-рых степных видов, напр. у В. раскидистого (*C. diffusa*); колючие обёртки, благодаря к-рым корзинки цепляются за шерсть животных, напр. у В. колючеголового (*C. calcitrapa*); у мн. В. щетинки грубого и короткого хохолка на верхушке семянки обладают гигроскопичностью и, растопыриваясь в сухую погоду, помогают выталкиванию семянок из корзинки и т. д. В. синий (*C. cyanus*) и др. виды — хорошие медоносы, лекарств. и декор. растения, нек-рые — сорняки. 7 видов в Красной книге СССР. См. также рис. 10 в табл. 19.

ВАСИЛИ́СКИ (*Basiliscus*), род ящериц сем. игуановых. У самцов на голове клиновидный вырост, вдоль спины и хвоста — кожистый гребень, поддерживаемый остистыми отростками позвонков. 4 вида, в тропич. Америке; наиб. известен шлемоносный В. (*B. basiliscus*), дл. до 80 см. Живут на деревьях и кустарниках, вблизи воды. Хорошо плавают и ныряют. Способны бегать по воде, удерживаясь на поверхности вследствие быстрых движений задних ног, пальцы к-рых имеют чешуйчатую оторочку. Питаются преим. насекомыми. Откладывают 12—18 яиц. См. рис. 13 в табл. 42.

ВАСИЛИ́СТНИК (*Thalictrum*), род многолетних трав сем. лютиковых. Листья дважды-, триждыперистые или тройчатые. Цветки мелкие, невзрачные, правильные, в метельчатом или кистевидном соцветии. Плод — многоорешек. Ок. 120 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, горах Юж. Африки и тропиках Юж. Америки; в СССР — ок. 40 видов. В. водосборолистный (*T. aquilegifolium*) растёт в смешанных и широколиств. лесах Европ. части; по сухим лугам, опушкам, степям встречается В. малый (*T. minus*). Все В. ядовиты. Нек-рые виды — лекарств. и декор. растения.

ВАХНЯ́, дальневосточная навага (*Eleginus gracilis*), рыба рода навага. Дл. до 53 см, масса до 1,1 кг. Обитает у азиат. и амер. побережий Сев. Ледовитого и сев. части Тихого океанов, в СССР — в Чукотском, Беринговом, Охотском и Японском морях. Стайная рыба, иногда заходит в эстуарии. Половая зрелость в 2—3 года. Нерест в декабре — феврале. Икра донная, клейкая. Плодовитость 25—210 тыс. икринок. Питается беспозвоночными и молодью др. рыб. Объект промысла.

ВАШИНГТО́НИЯ (*Washingtonia*), род вееролистных пальм. Стволы толстые, выс. до 25 м, крона мощная. 2 вида: В. нитеносная (*W. filifera*) и В. крепкая (*W. robusta*), в США (юго-вост. Калифорния, зап. Аризона, Колорадо) и в сев.-зап. Мексике, в каменистых руслах рек и ручьёв, в каньонах и ущельях; образуют рощи. В СССР культивируют как декоративные на Черномор. побережье Кавказа.

ВЕ́БЕРОВ АППАРА́Т (по имени Э. Вебера), система четырёх пар подвижно сочленённых между собой косточек, соединяющих плават. пузырь с внутр. ухом у нек-рых костистых рыб. В. а. воспринимает, трансформирует в механич. смещения и передаёт внутр. уху изменения объёма плават. пузыря (резонатора звука). Рыбы, имеющие В. а. (напр., карповые, нек-рые сомовые, харациновые), способны воспринимать звуки с частотой до 13 кГц, а рыбы без В. а.— лишь до 2,5 кГц.

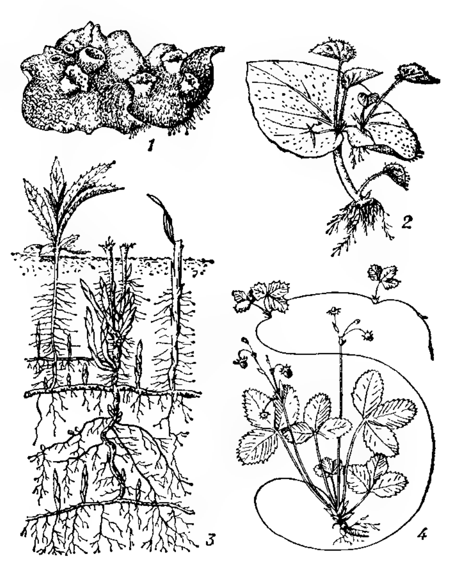
ВЕГЕТАТИ́ВНАЯ НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА, автономная нервная система (systema nervosum autonomicum), часть нервной системы, регулирующая деятельность органов кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения, размножения, а также обмен веществ и рост; играет ведущую роль в поддержании постоянства внутр. среды организма и в приспособит. реакциях всех позвоночных, кроме круглоротых. Термин «В. н. с.» ввёл в 1800 М. Биша, исходя из того, что эта часть нервной системы регулирует жизненные процессы, свойственные не только животным, но и растениям.

Наиб. детально строение и функции В. н. с. изучены у млекопитающих. Анатомически и функционально В. н. с. подразделяется на симпатическую (СНС), парасимпатическую (ПНС) и метасимпатическую (МНС). Симпатич. и парасимпатич. центры находятся под контролем координирующих их функцию гипоталамич. центров, а также коры больших полушарий головного мозга, к-рая посредством В. н. с. осуществляет целостное реагирование организма на разл. воздействия, а также поддержание соответственно текущим потребностям уровня интенсивности осн. жизненных процессов. Парасимпатич. нервы выходят из среднего и продолговатого мозга, а также из крестцовой части спинного мозга, прерываясь далеко на периферии в узлах у иннервируемого органа или внутри него (интрамуральные ганглии). Симпатич. нервы выходят из спинного мозга в области 1-го грудного — 4-го поясничного сегментов, прерываются в узлах пограничного симпатич. ствола или в неск. дальше расположенных (экстрамуральных) ганглиях, откуда распространяются по всему телу. Соответственно этому в ПНС постганглионарные волокна короткие, а в СНС более длинные. Поэтому результаты раздражения СНС всегда носят более распространённый, диффузный характер, тогда как проявления ПНС более локальны, захватывают один к.-л. орган. К МНС относят комплекс микроганглиев, расположенных в стенках внутренних органов, обладающих моторной активностью (пищеварит. тракт, сердце, мочеточник и др.). Как правило, большинство внутр. органов имеет двойную, а иногда и тройную иннервацию (СНС, ПНС, МНС). Нек-рые органы (сосуды, потовые железы, мозговой слой надпочечников) находятся под контролем только симпатич. нервной системы. СНС и ПНС на большинство органов оказывают противоположное влияние: соответственно расширение и сужение зрачка, учащение и замедление сердечных сокращений, изменение секреции и перистальтики кишечника и т. д. В зависимости от медиаторов, находящихся в окончаниях нервных волокон, последние подразделяются на холинергич. (связаны с выделением ацетилхолина в ПНС), адренергич. (норадреналина в СНС) и пуринергические (АТФ и родств. нуклеотиды в МНС). Для волокон В. н. с. характерна малая скорость проведения возбуждения и низкая возбудимость, они обладают способностью к регенерации. В. н. с. принадлежит ведущая роль в осуществлении приспособит. реакций при охлаждении, кровопотере, интенсивной мышечной работе, эмоциональном напряжении и др. неблагоприятных факторах. При эмоциональных состояниях под влиянием В. н. с. происходит возбуждение нек-рых желёз внутр. секреции, сопровождающееся интенсивным выделением адреналина, гормонов гипофиза и щитовидной железы. В целом В. н. с. оказывает на органы тройное действие: пусковое, характеризующееся возбуждением органа, функционирующего не всё время (напр., секреция потовых желёз); корригирующее (направляющее), что проявляется в усилении или ослаблении деятельности органа, обладающего автоматизмом (работа сердца, перистальтика кишок), и адаптационно-трофическое, заключающееся в регуляции обмена веществ.

Части нервной системы, обеспечивающие координацию внутр. органов у беспозвоночных, наз. висцеральными. Их элементы обнаруживаются у низших червей как образования, связанные с кишечной трубкой, а начиная с немертин и кольчатых червей — формируют самостоят. ганглии. У членистоногих достаточно чётко дифференцирована система ганглиев и нервных стволов, идущих к сердцу, мышцам желудка, но лишь у насекомых обособляются краниальный и каудальный отделы, иногда сравниваемые с ПНС позвоночных, и туловищный отдел, сопоставляемый с СНС. См. табл. 52.

● Физиология вегетативной нервной системы (Руководство по физиологии), Л., 1981; Ноздрачев А. Д., Физиология вегетативной нервной системы, Л., 1983.

ВЕГЕТАТИ́ВНОЕ РАЗМНОЖЕ́НИЕ, образование новой особи из части родительской, один из способов бесполого размножения, свойственный многоклеточным организмам. Нек-рые биологи противопоставляют В. р. бесполому размножению одноклеточных как возникшее вторично и независимо в разных группах организмов. В. р., так же как и бесполое размножение одноклеточных, приводит к образованию клонов — генетически однородных групп особей.



Вегетативное размножение: *1* — выводковыми почками (на слоевище мха маршанции); *2* — придаточными почками (лист брионии); *3* — придаточными почками (на корневой системе осота полевого); *4* — ползучими стеблями (земляника).

У растений и грибов В. р. происходит путём отделения неспециализир. участков таллома (у мн. водорослей и высших грибов) или образования специализир. участков таллома (выводковые почки водоросли сфацелярии, клубеньки харовых водорослей, соредии и изидии у лишайников, споры у грибов и т. д.). У высших растений в основе В. р. лежит способность к регенерации. Естеств. неспециализир. В. р. осуществляется у них при распадении материнской особи на 2 или более дочерних вследствие перегнивания протонемы или слоевища (у моховидных), разрушения старых участков наземно-ползучих и полегающих побегов (у плауна, голосеменных и цветковых растений) и неспециализир. эпигеогенных корневищ (у папоротников и цветковых растений). Специализир. В. р.— отделение от материнской особи развитых дочерних особей или их зачатков (опадающие пазушные почки, придаточные почки на листьях или корнях, выводковые корзиночки моховидных), возникающих из специализир. побегов размножения (клубни, луковицы, клубнелуковицы, столоны, гипогеогенные корневища). У цветковых растений с опадающими пазушными или придаточными почками В. р. осуществляется ежегодно, у одно- или двулетних растений, размножающихся клубнями, луковицами, корневищами,— ежегодно или раз в 2—3 года, у многолетних растений с длительно существующими подземными побегами — 1 раз в неск. лет (от 5—10 у сныти обыкновенной до 100—150 у липы). У видов, обладающих специализир. побегами, В. р. сопровождается вегетативным разрастанием и освоением дочерними особями новых территорий (напр., мать-и-мачеха). Различные сочетания способов В. р. и вегетативного разрастания приводят к появлению клонов разных типов, к-рые используются в растениеводстве.

У животных В. р. осуществляется либо путём деления (обособление частей тела, принадлежащих ранее единому индивидууму, причём каждая часть дополняет себя до состояния целого индивидуума), либо посредством *почкования*. Способностью к В. р. среди многоклеточных обладают губки, кишечнополостные, плоские черви, мшанки, нек-рые кольчецы, из хордовых — оболочники.

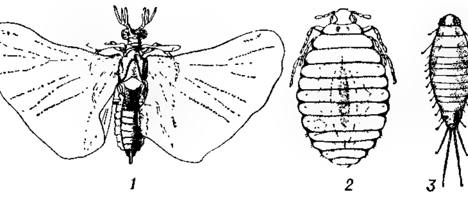
ВЕГЕТАТИ́ВНЫЕ О́РГАНЫ у растений, части тела высших растений, выполняющие осн. функции питания и обмена веществ с внеш. средой. Не участвуют непосредственно в спорообразовании и половом размножении, но могут выполнять функцию вегетативного размножения. Осн. В. о.— листостебельные побеги (обеспечивают фотосинтез) и корни (обеспечивают водоснабжение и минер. питание). При изменении функций претерпевают метаморфозы. В эволюции В. о. возникли в результате усложнения тела растений при выходе на сушу и освоении воздушной и почвенной сред. У низших многоклеточных растений (водоросли), а также у грибов вегетативное тело (таллом, или слоевище) имеет более простое и однородное строение и либо совсем не расчлеиено на органы (нитчатые, нек-рые пластинчатые водоросли, мицелии грибов), либо расчленено на специализир. части, внешне сходные с органами высших растений (листоподобные, стеблеподобные, корнеподобные), но не имеющие сложного тканевого строения (мн. крупные зелёные и бурые водоросли). У животных В. о. ранее называли органы дыхания, пищеварения, выделения и др. Ср. *Генеративные органы.*

ВЕГЕТАЦИО́ННЫЙ ПЕРИО́Д, 1) период года, в к-рый возможны рост и развитие (вегетация) растений в данных климатич. условиях. В. п.— время активной жизнедеятельности. Продолжительность В. п. в зависимости от природных условий, прежде всего географич. широты, климата местности, м. б. большей или меньшей или даже охватывать круглый год (в тропиках и отчасти в субтропиках). В условиях умеренного климата В. п. травянистых растений примерно соответствует промежутку времени от последних весенних до первых осенних сильных заморозков; у деревьев — от начала сокодвижения (фенологически отмечают у клёна и берёзы) до конца листопада. Продолжительность В. п. в значит. мере определяет состав местной растительности. В. п.— важнейший биоклиматич. показатель, к-рым пользуются при интродукции и акклиматизации растений. 2) Время, необходимое для прохождения полного цикла развития растения; в с.-х. практике — период от начала роста до уборки урожая. Ср. *Покой* у растений.

ВЕ́ДЬМИНЫ КО́ЛЬЦА, ведьмины круги, характерное расположение плодовых тел грибов сем. агариковых и болетовых по периферии почти правильного круга, обусловленное центробежным ростом их мицелия. Появляются на лугах, полянах, ежегодно увеличиваясь в диам. на 8 -50 см. Чаще В. к. образуют опёнок луговой, шампиньон, млечники, грибы-зонтики, а также нек-рые растения (плауны).

ВЕЕРОКРЫ́ЛКИ, веерницы, пальцекрылки (Alucitidae, или Orneodidae), семейство ночных бабочек. Крылья в размахе 12—25 мм, веерообразные, расщеплены каждое на 6 узких лопастей (отсюда назв.). Хоботок хорошо развит. Гусеницы развиваются в тканях растений. Окукливание в коконе на почве или в местах питания. Ок. 100 видов, распространены широко, но гл. обр. в тропиках; в СССР — не более 30 видов. Обычны *Alucita dodedactyla* и *A. hexadactyla* — на жимолости, *A. grammodactyla* — на скабиозе. См. рис. 7 в табл. 27.

ВЕЕРОКРЫ́ЛЫЕ (Strepsiptera), отряд насекомых. По ряду признаков (грызущий ротовой аппарат, строение личинок и др.) близки к жесткокрылым. Дл. обычно 2—2,5 мм, у тропич. форм —до 3 см. Большинство видов — эндопаразиты насекомых, вызывающие кастрацию хозяина. Резко выражен половой диморфизм: самцы крылатые (развиты задние крылья, передние редуцированы), подвижные, живут ок. 3 сут; самки безглазые, лишены конечностей и крыльев, обычно не покидают тела хозяина, выставляя наружу головогрудь, их червеобразное тело представляет мешок, наполненный яйцами. Ок. 300 видов, распространены широко. Превращение полное усложнённое (*гиперметаморфоз*). Расселяются в стадии триунгулина — подвижной личинки 1-го возраста. Нек-рые виды паразитируют на домашней пчеле.



Веерокрылые. Эоксен *Eoxenos laboulbenei*: *1* — самец; *2* — самка; *3* — триунгулин; *4* — личинка старшего возраста.

ВЕЕРОУ́СЫЕ (Rhipiphoridae), семейство жуков подотр. разноядных. Усики у самцов вееровидные или гребневидные, у самок пиловидные; надкрылья часто укорочены, у самок нек-рых видов крыльев и надкрыльев нет. Ок. 400 видов, распространены широко; в СССР — ок. 15 видов. Развитие с гиперметаморфозом. Личинки В.— паразиты др. насекомых: общественных и одиночных ос, одиночных пчёл, жуков (точильщиков), тараканов. У рода *Rhipidius* взрослые мокрицеобразные бескрылые самки остаются в теле хозяина, самцы — крылатые (летают только ночью).

ВЕЕРОХВО́СТЫЕ ПТИ́ЦЫ, новые птицы (Ornithurae, или Neornithes), подкласс птиц. Объединяет всех птиц, кроме археоптерикса. Клюв покрыт роговым чехлом (рамфотекой), позвонки седлообразные — гетероцельные (исключая вымерших ихтиорнисов), последние хвостовые позвонки слиты в пигостиль, в области к-рого прикрепляются веером рулевые перья хвоста (отсюда назв.); дистальные элементы скелета крыла слиты и частично редуцированы, мозг большой, мозжечок сложный. По одной из принятых классификаций включают 4 надотр.: зубастые птицы, плавающие, ихтиорнисы и новонёбные птицы; 34 отр., ок. 9600 видов, в т. ч. ок. 8660 современных. В. п. освоили все среды обитания — воздушную, водную, наземную и даже частично подземную (гуахаро и салanганы обитают в пещерах). Обычно хорошо летают, но многие ведут гл. обр. наземный или водный образ жизни. Нек-рые вторично утратили способность летать. Для В. п. характерны высокий уровень обществ. организации — образование стай, колоний, постоянных пар и т. п.— и сложные формы поведения с совершенной акустической и зрительной сигнализацией (отсюда разнообразие голосов, окраски и формы оперения). См. также *Птицы.*

ВЕ́ЙНИК (*Calamagrostis*), род многолетних трав сем. злаков. Одноцветковые колоски в метёлках. Св. 150 видов, во внетропич. поясах обоих полушарий, отчасти в высокогорьях тропиков; в лесах, на лугах, болотах, нередко — доминанты растит. группировок. В СССР — ок. 60 видов. Наиб. распространены В. наземный (*C. epigeios*), растущий большими зарослями, особенно на песчаных почвах, и В. тростниковый (*C. arundinacea*), образующий крупные дерновины в хвойных и смешанных лесах. Все В.— грубые кормовые растения.

ВЕ́КИ (palpebrae), кожные складки вокруг глаз у позвоночных, выстланные изнутри конъюнктивой; защищают глаза от повреждений и пересыхания. У большинства костистых рыб имеется неподвижное кольцевидное В. У быстроплавающих акул образуются неподвижное верхнее и подвижное нижнее В. и мигательная перепонка (третье В.). У наземных позвоночных хорошо развиты верх., ниж. и, обычно, третье В. У бесхвостых земноводных, пресмыкающихся и большинства птиц подвижно и более развито ниж. В., а у крокодилов и млекопитаю-

щих — верх. В. У гекконов и змей В. срастаются, образуя прозрачное окошечко («очки»). В. млекопитающих снабжены сальными железами и ресницами, у основания к-рых открываются мейбомиевы железы.

ВЕ́КША, употребляемое в Сибири назв. обыкновенной белки.

ВЕ́ЛИГЕР (от лат. velum — парус и gero — несу), парусник, пелагическая личинка мн. мор. брюхоногих и двустворчатых моллюсков (из пресноводных — лишь у дрейсен). У одних видов моллюсков В. выходит из яйца, у других проходит стадию *трохофоры*. Имеет *велум*, ногу, кишечник, глаза, органы равновесия (статоцисты), раковинную железу, выделяющую вещество личиночной раковины (протоконха), в к-рую может втягиваться передняя часть тела и др. органы и их системы. Нек-рые В. долго плавают в толще воды, часто переносятся течением на большие расстояния. После оседания на дно В. превращается во взрослого моллюска. См. рис. 37 при ст. *Личинка*.

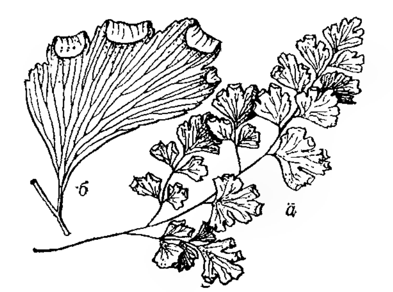
ВЕ́ЛУМ (от лат. velum — парус), орган движения у нек-рых беспозвоночных. У гидромедуз и медузоидных зооидов сифонофор это мускулистая складка эктодермы на краю зонтика, направленная внутрь от оси тела. При сокращении тела и В. вода выталкивается из-под зонтика и медуза двигается аборальным полюсом вперёд. У кубомедуз аналогичный орган — веляриум. У личинок брюхоногих и двустворчатых моллюсков — велигеров, В.— двулопастный или непарный орган. Расположен на голове, несёт длинные реснички; служит для плавания и подгона ко рту пищевых частиц.

ВЕЛЬВИ́ЧИЯ (*Welwitschia*), род растений сем. вельвичиевых (Welwitschiaceae) класса гнетовых. 1 вид — В. удивительная (*W. mirabilis*), своеобразное дерево-карлик с низким и толстым (диам. до 1,2 м), напоминающим обрубок или пень стволом, почти полностью скрытым в земле и лишь не более чем на 0,5 м выступающим над её поверхностью. На верхушке ствола 2 супротивных кожистых ремневидных листа (дл. 2—3 м, иногда до 8 м, шир. до 1,8 м), растущих в течение всей жизни В., к-рая длится неск. столетий, а у нек-рых экземпляров — 2000 лет и более; у взрослого растения листья разрываются на ленты. Растение двудомное. Стробилы в сложных ветвистых собраниях, сидят на оси по одному в пазухах кроющих чешуй. Семена могут находиться в покое долгие годы. В.—ярко выраженный ксерофит, растущий в безводных каменистых приокеанич. пустынях Зап. и Юго-Зап. Африки (гл. обр. в пустыне Намиб). Влага поглощается через многочисл. устьица на обеих сторонах листа (22 200 устьиц на 1 см^2), к-рые открываются во время тумана и закрываются при его рассеивании. Иногда В. разводят в оранжереях. Редкое реликтовое растение, нуждается в охране.

Вельвичия удивительная.

ВЕНД (назван по древнему славянскому племени венды, или венеды), эокембрий, последнее подразделение протерозоя, предшествующее фанерозою. Иногда В. относят уже к фанерозою. Начало по абс. исчислению 650—690 ± 20 млн. лет, конец — 570 ± 20 млн. лет назад, длительность 80 ± 20 млн. лет. Остатки разных групп беспозвоночных (лишённых минерализов. скелета) — кишечнополостных, плоских и кольчатых червей, членистоногих, возможно, иглокожих — найдены на берегу Белого м. (св. 20 видов) и в др. местах. В Австралии известна т. н. эдиакарская фауна (по местности Эдиакара, расположенной к С. от Аделаиды), б. или м. сопоставимая с вендской. Поэтому в лит-ре встречается термин «эдиакарий», в какой-то степени соответствующий В. См. *Геохронологическая шкала*. См. табл. 1.

ВЕНЕ́РИН ВО́ЛОС (*Adiantum capillus veneris*), папоротник рода адиантум. Тонкие стержни листьев В. в. (рахисы), блестящие и упругие, напоминают волосы, а изящная листва — женские кудри (отсюда назв.). Встречается в умеренных, субтропич. и тропич. поясах, в СССР — в Крыму, на Кавказе и в Ср. Азии. Растёт в трещинах скал, у водопадов, по берегам горных рек. Декоративен, часто выращивается в оранжереях и комнатах.



Венерин волос: *а* — часть листа; *б* — сегмент с сорусами.

ВЕНЕ́РИН ПО́ЯС (*Cestus veneris*), гребневик отряда щупальцевых. Тело студенистое, лентовидное, дл. до 1,5 м. В середине одного узкого края тела — щелевидный рот, на противоположном узком крае — орган равновесия. 8 рядов гребных пластинок (4 длинные, вытянутые вдоль тела, 4 короткие). Способен светиться в темноте. Обитает в тропич. и субтропич. морях с высокой солёностью, в водах СССР не встречается. См. рис. при ст. *Гребневики*.

ВЕНО́ЗНЫЙ СИ́НУС (sinus venosus), венозная пазуха, тонкостенный задний отдел сердца позвоночных животных, открывающийся в предсердие. Представляет резервуар, собирающий венозную кровь и перекачивающий её в предсердие. В. с. имеется у зародышей всех позвоночных животных и у взрослых особей круглоротых, рыб и земноводных. У пресмыкающихся (кроме гаттерии) сильно редуцирован, у птиц и млекопитающих отсутствует. У мн. беспозвоночных животных В. с. — то же, что венозные лакуны, т. е. наполненные кровью пространства между внутр. органами.

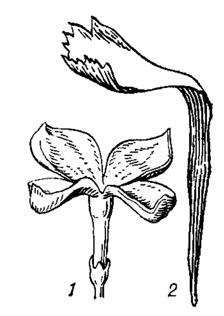
ВЕНТРА́ЛЬНЫЙ (от лат. venter — живот, брюхо), брюшной, расположенный на брюшной поверхности тела, обращённый к ней. Напр., В. сторона туловища — его брюшная сторона, В. корешок спинномозгового нерва расположен ближе к брюшной стороне, чем дорсальный, или спинной, корешок. Ср. *Дорсальный*. См. рис. при ст. *Тело*.

ВЕ́НУЛЫ (лат. venula — жилка, сосудик), самые мелкие вены, образующиеся при слиянии венозных капилляров; соединяясь, дают начало более крупным сосудам — венам. Сходны с капиллярами по структуре стенок, через к-рые может происходить обмен веществ между кровью и тканевой жидкостью. У человека диам. В. ок. 20 мкм, толщина стенок ок. 2 мкм.

ВЕНЦЕНО́СНЫЕ ГО́ЛУБИ (*Goura*), род голубиных. Дл. до 89 см. На голове стоячий, сжатый с боков, как бы кружевной хохол. 3 вида, в тропич. лесах Нов. Гвинеи и прилежащих о-вов. Находятся под охраной. См. рис. 5 при ст. *Голубеобразные*.

ВЕНЦЕНО́СНЫЙ ЖУРА́ВЛЬ (*Balearica pavonina*), птица сем. журавлиных. Дл. до 1 м. Темя покрыто бархатистыми чёрными перьями, на затылке — стоячий пучок золотисто-жёлтых перьев (отсюда назв.). Распространён в Африке (к Ю. от Сенегала и Эфиопии). Обитает на поросших кустарником берегах больших рек и озёр. Вне гнездового времени В. ж. собирается в стаи, иногда вместе с зимующими серыми журавлями и красавками. Известны единичные случаи размножения в неволе. См. рис. 2 при ст. *Журавлиные*.

ВЕ́НЧИК (corolla), внутренняя, обычно ярко окрашенная часть двойного околоцветника, состоящая из лепестков. М. б. раздельнолепестным (лепестки, образующие В., свободные, как у сурепки, земляники, звездчатки) и сростнолепестным (у медуницы, шалфея, табака). Сростнолепестный В. свойствен семействам со специализир. опылением насекомыми. Обычно В.— наиб. заметная часть цветка, отличающаяся разнообразием формы, окраски и размеров, что связано с разл. способами опыления.



Венчик: *1* — сростнолепестный венчик сирени; *2* — лепесток гвоздики.

ВЕ́НЫ (лат. vena — кровеносный сосуд, жила), кровеносные сосуды, несущие насыщенную углекислотой, продуктами обмена веществ, гормонами и др. веществами (венозную) кровь от органов и тканей к сердцу (исключая лёгочные, а у млекопитающих и пупочную В., к-рые несут артериальную кровь). В. большого круга кровообращения от органов и частей тела несут кровь в правое предсердие. В. малого круга обеспечивают отток обогащённой кислородом крови из лёгких в левое предсердие. Ряд В. образуют воротные системы. Венозная система берёт начало от капиллярной сети. Из венозных капилляров формируются венулы, при слиянии к-рых образуются В. Стенка В. значительно тоньше и эластичнее стенки артерий (у человека — ок. 0,5 мм), мускулатура её развита относительно слабо, иногда отсутствует. Большинство В. не имеет

внутр. эластич. мембраны. Давление крови в В. очень мало, а в крупных В.— ниже атмосферного. На продвижение крови по В. у амниот влияют дыхат. движения грудной клетки (присасывающее действие), движения диафрагмы (млекопитающие), на глубокие В. конечностей — мышечные сокращения. В нек-рых В. есть клапаны, препятствующие обратному току крови. Многочисл. нервные окончания в стенках нек-рых крупных В. (воротная и др.) участвуют в регуляции кровообращения. У человека объём крови в венозной системе составляет в среднем ок. 3200 мл. См. рис. в табл. 53.

ВЕПРЬ, старинное рус. назв. *кабана*.

ВЕ́РБА, виды из рода ива. Чаще всего В. наз. иву волчниковую, или шелюгу жёлтую (*Salix daphnoides*),— дерево выс. до 15 м или кустарник с белошелковистыми (молодые) или светло-зелёными и даже тёмно-каштановыми (более старые) ветвями с сизым налётом. Листья продолговато-ланцетные, голые. Серёжки густо покрыты серебристо-белыми волосками. Растёт в горах Европы, в СССР выращивают у домов, в посадках. Размножают черенками. В. красной наз. также иву остролистную (*S. acutifolia*) с красно-бурыми или ярко-красными ветвями, распространённую по всей Европ. части СССР, на Кавказе, в Ср. Азии.

ВЕРБЕ́ЙНИК (*Lysimachia*), род растений сем. первоцветных. Многолетние травы, редко низкие полукустарники. Листья б. ч. супротивные или мутовчатые. Чашечка и венчик глубоко раздельные. Ок. 200 видов, гл. обр. в умеренных поясах, особенно в Вост. Азии и Сев. Америке. В СССР — 11 видов, обычно по сырым лугам и лесам, болотам, берегам водоёмов. В Европ. части и Сибири растёт В. обыкновенный (*L. vulgaris*) с жёлтыми цветками в густом метельчатом соцветии, крупными и перекрёстноопыляющимися у растений освещённых мест и мелкими клейстогамными — у растущих в тени. В Европ. части и на Сев. Кавказе встречается В. монетчатый, или луговой чай (*L. nummularia*), со стелющимися стеблями и одиночными жёлтыми цветками; размножается укореняющимися побегами; листья и цветки прежде использовались как суррогат чая.

ВЕРБЕ́НОВЫЕ (Verbenaceae), семейство порядка губоцветных. Деревья, кустарники или травы, обычно с супротивными или мутовчатыми б. ч. простыми листьями. Ок. 100 родов, ок. 3000 видов, преим. в тропиках и субтропиках; в СССР — 9 видов (включая заносные, гл. обр. на юге) из 5 родов. К В. относятся растущее в тропиках Азии тиковое дерево (*Tectona grandis*), дающее ценную древесину, и липпия лимонная, или т. н. вербена лимонная (*Lippia citriodora*), из Юж. Америки, культивируемая (в т. ч. в СССР) для получения эфирного масла. Многие В.— пряные, лекарств. и декор. растения.

ВЕРБЛЮ́ДКА (*Corispermum*), род однолетних ветвистых трав сем. маревых. Цветки обоеполые, по одному в пазухах листьев. Плоды плоские, часто крылатые. Св. 60 видов, в Евразии, неск. видов — в Сев. Америке; в СССР — ок. 45 видов, в юж. р-нах, преим. по пескам. Нек-рые В.— пастбищный корм для верблюдов, коз и овец. В. повислая (*C. declinatum*) засоряет поля в Заволжье и Сибири, образует при созревании плодов форму перекати-поле.

ВЕРБЛЮ́ДКИ (Raphidioptera), отряд насекомых. Дл. 15—20 мм. Крылья (2 пары) в размахе 20—30 мм, прозрачные, складываются кровлеобразно. Характерна удлинённая переднегрудь. У самки длинный яйцеклад. Ок. 100 видов, распространены в Сев. полушарии, в СССР — ок. 20 видов. Взрослые (живут ок. 2,5 мес) обитают открыто на деревьях. Превращение полное. Личинки развиваются ок. 2 лет, обычно в растит. опаде или под корой, куколки подвижны. В.— хищники, охотятся на насекомых, уничтожают гусениц, а также кладки яиц непарного шелкопряда, короедов, тлей.

Верблюдка из рода *Raphidia*: *1* — взрослое насекомое (вид сверху и сбоку); *2* — личинка.

ВЕРБЛЮ́ДОВЫЕ (Camelidae), семейство мозоленогих. В. возникли в Сев. Америке, где известны с позднего эоцена до голоцена. В раннем плиоцене мигрировали в Вост. полушарие, в раннем плейстоцене — в Юж. Америку. Конечности двупалые, боковые пальцы (кроме ископаемых форм) полностью редуцированы, третьи и четвёртые пястные и плюсневые кости слиты в одну, с расходящимися ниж. концами; пальцеходящие животные. Верх. губа раздвоена. Желудок сложный («жвачный»). Эритроциты овальные (единств. случай среди млекопитающих). 2 совр. рода: верблюды и ламы.

ВЕРБЛЮ́ДЫ (*Camelus*), род парнокопытных животных сем. верблюдовых. Крупные животные (масса до 800 кг), на спине 1 или 2 жировых горба. 5 видов, в т. ч. 2 совр.: дромедар и бактриан. Распространены в пустынях и полупустынях Старого Света. В диком состоянии сохранился лишь бактриан. Ареал В. Кноблоха (*C. knoblochi*), жившего в плейстоцене, доходил на З. до Поволжья. В. могут поедать колючие растения, длительное время (видимо, до 10 сут) обходиться без питья (теряя при этом 25% массы) и пить солоноватую воду. Благодаря мозолям на запястьях, локтях, груди и коленях способны лежать на горячей почве. Половая зрелость в 2—4 года. Гон зимой. Беременность 12,5—14,5 мес. Раз в 2 года рождают одного детёныша. Продолжит. жизни 35—40 лет. Одомашнены более 5000 лет назад. Выносливые и мощные вьючные, упряжные и верховые животные. От В. получают также молоко, мясо, шерсть.

Одногорбый верблюд (дромедар).

ВЕРБЛЮ́ЖЬЯ КОЛЮ́ЧКА (*Alhagi*), род растений сем. бобовых. Ветвящиеся полукустарники или многолетние травы. Цветки красные или розовые, в пазухах листьев на колючих веточках. 7 видов, в пустынях и полупустынях Евразии и Сев. Африки, в СССР — 5 видов. В. к. обыкновенная (*A. pseudalhagi*) встречается зарослями в Ср. Азии, Казахстане, на Ю. В. Европ. части и на Кавказе. Мощная корневая система достигает грунтовых вод (иногда до глуб. 18—20 м). Опыляется насекомыми, размножается семенами (разносятся вместе с частью растения) и корневыми отпрысками. Медонос; охотно поедается верблюдами; в посевах часто бывает злостным сорняком. В. к. персидская (*A. persarum*), произрастающая в Зап. и Ср. Азии, выделяет клееобразную сахаристую жидкость, затвердевающую в виде зёрен (т. н. манна).

ВЕ́РЕСК (*Calluna*), род растений сем. вересковых. Один вид — В. обыкновенный (*C. vulgaris*), вечнозелёный, сильно ветвящийся кустарничек с мелкими трёхгранными листьями. Цветки мелкие, в однобоких кистях. Чашечка длиннее венчика, окрашена, как и венчик, в лиловорозовый цвет. Встречается в Европе, умеренном поясе Азии, на Атлантич. побережье Сев. Америки, в Гренландии, Сев. Африке и на Азорских о-вах, в СССР — в Европ. части, Зап. и Вост. Сибири; растёт в сосновых лесах, на гарях, торфяных болотах, нередко образует большие заросли, т. н. верещатники (вересковые пустоши). Размножается преим. семенами. Медонос; кормовое (особенно в приатлантич. странах Зап. Европы) растение. Нередко В. наз. виды рода эрика.

ВЕ́РЕСКОВЫЕ, порядок (Ericales) и сем. (Ericaceae) двудольных растений. Порядок близок к чайным и имеет общее с ними происхождение от диллениевых. Кустарники, кустарнички, лианы, реже небольшие деревья. Листья часто мелкие, с загнутыми вниз краями и черепитчато налегающие друг на друга. Цветки обычно обоеполые, в зонтиковидных или метельчатых соцветиях, иногда одиночные. Венчик сростно-, редко свободнолепестный, б.ч. ярко окрашен. Гинецей ценокарпный; плод — коробочка, костянка или ягода. Семена мелкие с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Ок. 10 сем., важнейшие из к-рых — актинидиевые (Actinidiaceae), клетровые (Clethraceae), водяниковые (Empetraceae), эпакридовые (Epacridaceae), диапенсиевые (Diapensiaceae), цирилловые (Cyrillaceae) и В. Сем. В.— самое обширное в порядке. Ок. 80 родов, св. 2000 видов, в обоих полушариях (от арктич. пустынь до тропиков), в СССР — более 50 видов (до 20 родов). В.— насекомоопыляемые растения (возможно и самоопыление). Характерна эндотрофная микориза. Медоносные (рододендрон, толокнянка) и декор. (рододендрон, эрика, земляничное дерево, клетра) растения. К В. относятся и брусничные, нередко выделяемые в самостоят. семейство. См. рис. на стр. 92.

ВЕРЕТЕ́НИЦЕВЫЕ (Anguidae), семейство ящериц. Одни имеют типичное для ящериц сложение с развитыми конечностями, другие — безногие, со змеевидным телом. Дл. до 1,2 м (желтопузик). Язык короткий, раздвоенный. Подвижные веки хорошо развиты. 7 родов, ок. 60 видов. Большинство обитает в Центр. Америке. 2 рода: веретеницы (*Anguis*), с единств. видом веретеница ломкая (*A. fragilis*), и панцирные веретеницы (*Ophisaurus*), с 7 видами, распространены в Евразии и Сев. Африке. Ведут наземный, часто роющий образ жизни. В СССР обитают жел-

Вересковые: *1* — вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), *а* — цветущий побег, *б* — часть соцветия, *в* — цветок в разрезе; *2* — земляничное дерево (*Arbutus andrachne*), *а* — ветвь с соцветием, *б* — ветвь с плодами, *в* — цветок в разрезе, *г* — плод в разрезе; *3* — эрика крестолистная (*Erica tetralix*); *4* — багульник болотный (*Ledum palustre*); *5* — толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uva-ursi*), *а* — цветущий побег, *б* — плодоносящий побег, *в* — цветок в разрезе.

топузик и безногая змеевидная веретеница ломкая (дл. до 60 см, питается моллюсками, дождевыми червями, насекомыми; яйцеживородящая).

ВЕРЕТЕ́ННИКИ (*Limosa*), род ржанковых. Дл. до 40 см. Клюв и ноги очень длинные, т. к. В. живут на топких болотах и добывают корм, зондируя клювом мягкий грунт на мелководье. 4 вида, из к-рых 2 — в Сев. Америке, 2 — в Евразии, в т. ч. в СССР. На гравянистых болотах в лесостепной и частью в лесной зонах обитает большой В. (*L. limosa*), в тундре — малый В. (*L. lapponica*). Объект спортивной охоты.

ВЕРЕТЕНО́ ДЕЛЕ́НИЯ, ахроматиновое веретено, система микротрубочек в делящейся клетке, обеспечивающая расхождение хромосом в митозе и мейозе. В. д. формируется в прометафазе и распадается в телофазе. Нити В. д., представляющие собой пучки микротрубочек, обладают двулучепреломлением и могут быть видны в живой клетке в поляризационный микроскоп. В составе В. д. два основных типа микротрубочек: отходящие от полюсов (полюсные) и от кинетохоров хромосом (хромосомальные). Расхождение хромосом происходит в результате укорочения хромосомальных микротрубочек, скольжения их относительно полюсных и удлинения последних; точный механизм движения неизвестен. В. д. может быть астральным (с выраженными полюсами, напр. у многоклеточных животных) или анастральным (без чётких полюсов, напр. у цветковых растений). В. д. вместе с центрами сборки микротрубочек образует митотич. аппарат.

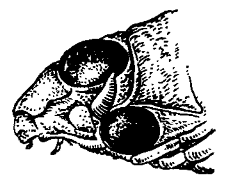
ВЕРО́НИКА (*Veronica*), род трав или реже полукустарничков сем. норичниковых. Ок. 250 видов, на всех материках, но большинство — в умеренном и холодном поясах Сев. полушария, многие в горах. В СССР — св. 100 видов. Входят в состав разл. группировок растительности, где иногда играют роль доминантов. Нек-рые В. — сорные, напр. В. полевая (*V. arvensis*), одно растение к-рой даёт ок. 1000 семян, способных прорастать сразу после созревания. Ряд видов разводят как декоративные. К роду В. иногда присоединяют род геба (*Hebe*) — кустарники и небольшие деревья, ок. 100 видов, большинство из к-рых эндемичны для Нов. Зеландии. В. нителистная (*V. filifolia*), эндемик Кавказа, — в Красной книге СССР.

ВЕРТИЦИ́ЛЛ (*Verticillium*), род грибов порядка гифомицетов. Мицелий бесцветный. Ок. 40 видов. Поражают сосуды высших растений, вызывают вертициллёзный вилт (увядание), паразитируют также на шляпочных грибах, как сапротрофы поселяются на древесине и почве. Наиб. распространён *V. albo-atrum* (*V. dahliae*) — опасный патоген хлопчатника, паслёновых и плодовых деревьев. Его сумчатая стадия относится к роду *Hupomyces* (пиреномицеты).

ВЕРТИШЕ́ЙКИ (*Jynx*), род дятловых. Клюв тонкий, острый. В отличие от др. дятловых рулевые перья мягкие, хвост не служит опорой при лазании. Дл. в среднем 17 см. Оперение цвета древесной коры. 2 вида, в Африке (исключая центр. часть) и Евразии (кроме Крайнего Севера). В сев. частях ареала — перелётные птицы. В СССР 1 вид — вертишейка (*J. torquilla*). Гнездится в дуплах, выдолбленных дятлами, изредка в расселинах стен и обрывов. В кладке до 12 яиц. Питается насекомыми, полезна. Отпугивая от гнезда врагов, вертит головой (отсюда назв.) и шипит как змея. См. рис. 4 при ст. *Дятловые*.

ВЕРТЛУ́Г (trochanter), членик ноги членистоногих, подвижно соединяющий тазик с бедром или (у трилобитов) с предбедром. У большинства многоножек, стрекоз и перепончатокрылых В. двухчлениковый.

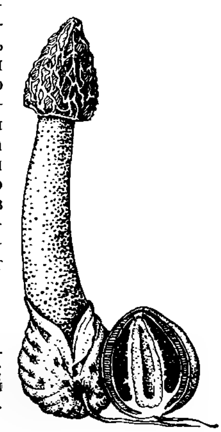
ВЕРТЯ́ЧКИ (Gyrinidae), семейство жуков подотр. плотоядных. Дл. до 8 мм. Тело тёмное, блестящее, передние ноги хватательные, средние и задние — в виде широких вёсел. Верх. часть глаз служит для воздушного зрения, нижняя — для подводного (рис.). Св. 800 видов, преим. в тропиках, в СССР — до 25 видов. Обитают в водоёмах, лучшие пловцы из насекомых, быстро кружатся (плавают, не бегают) на поверхности воды (отсюда назв.). Питаются мелкими насекомыми (в т. ч. личинками комаров) и др. беспозвоночными. Личинки живут в иле на дне водоёмов, окукливаются на берегу. См. также рис. 4 в табл. 28.



Голова вертячки сбоку (увеличено).

● Зайцев Ф. А., Плавунцовые и вертячки, М. — Л., 1953 (Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, т. 4).

ВЕСЁЛКА (*Phallus*), род гастеромицетов. Плодовое тело молодого гриба шаровидное, белое или желтоватое, диам. до 6 см (т. н. чёртово яйцо), покрыто плотной оболочкой — перидием. При созревании плодущая часть (глеба) выносится через разорванную оболочку цилиндрическим столбиком (рецептакулом) на выс. до 30 см (скорость роста его достигает 5 мм в мин, гриб буквально растёт на глазах). Глеба имеет вид ячеистого колокола или шляпки оливково-зелёного цвета, с неприятным запахом гниющего мяса, привлекающим насекомых, к-рые способствуют распространению спор. Ок. 20 видов, в СССР — 2, из к-рых наиб. распространена В. обыкновенная (*P. impudicus*), в лесах повсеместно. Сапрофит, однако, может быть микоризообразователем с дубом, буком, под к-рым часто растёт. Молодой гриб съедобен.



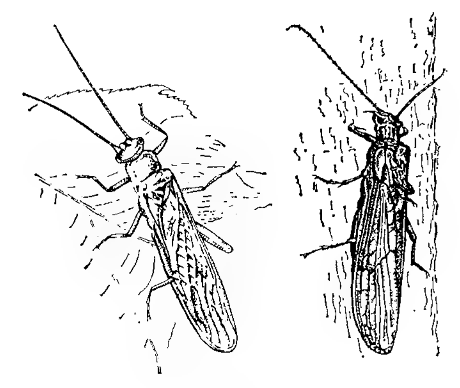
Весёлка обыкновенная: слева — гриб; справа — продольный разрез «чёртова яйца».

ВЕСЛОНО́ГИЕ (Copepoda), подкласс (по др. системе, отряд) ракообразных. Известны с триаса. Дл. 0,1 мм—3 см, у нек-рых паразитич. форм до 30 см. Тело состоит из сложной головы (в состав к-рой входит первый грудной сегмент), 5-члениковой груди и обычно 4-членикового, лишённого ног брюшка, оканчивающегося тельсоном, несущим вилочку. Имеется лишь науплиальный глазок. Длинные антеннулы служат органами чувств и используются при плавании и «парении». Грудные конечности при движении рачка действуют наподобие вёсел (отсюда назв.). Дышат всей поверхностью тела. В. в массе поедаются рыбами, многие паразитируют на животных, чаще на рыбах, претерпевая регрессивные изменения, ведущие к общей морфол. дегенерации. Св. 6000 видов, в морях и пресных водоёмах составляют значит. часть планктона, неск. видов — почвенные. 3 отряда: каланиды, циклопы, гарпактициды.

ВЕСЛОНО́СОВЫЕ (Polyodontidae), семейство рыб отр. осетрообразных. Тело голое. Ганоидная чешуя только на верх. лопасти хвостового плавника. Рыло веслообразное. 2 усика. 2 рода, в каждом по ви-

ду. Американский веслонос (*Polyodon spathula*) обитает в реках и озёрах Сев. Америки. Дл. до 2 м, масса до 75 кг. Планктофаг. Нерест с марта по июнь. Малочислен, в Красной книге МСОП. Псефур (*Psephurus gladius*) обитает в р. Янцзы (КНР). Дл. до 7 м. Питается рыбой. См. рис. 7,8 в табл. 37Б.

ВЕСНЯ́НКИ (Plecoptera), отряд примитивных насекомых. Известны с перми. Тело уплощённое, на конце брюшка — пара церков. Две пары сетчатых, прозрачных крыльев, в размахе 10—80 мм. Голова крупная, с длинными усиками. Ротовой аппарат грызущий, у взрослых б. или м. редуцирован, часто не функционирует. Ок. 2 тыс. видов, преим. в Голарктике, в СССР —ок. 220 видов. Взрослые В. обитают у проточных водоёмов, малоподвижны, нек-рые не летают. У самцов ряда видов крылья укорочены или отсутствуют, у самок — нормальные. Лёт короткий, у нек-рых видов — ранней весной. Превращение неполное. Яйца откладывают на дно быстротекущих чистых



Весняики: *Nemura avicularis* (слева) и *Leuctra sp.* (справа).

и холодных рек и ручьёв. Личинки водные (у одного рода из Юж. Америки — наземные), хищные, развиваются в течение 1—4 лет; в период массовой встречаемости служат пищей для рыб.

ВЕСТИБУЛЯ́РНЫЙ АППАРА́Т (от лат. vestibulum — преддверие, вход), рецепторный аппарат, расположенный в полукружных каналах и мешочках внутр. уха; воспринимает изменение положения головы и тела в пространстве и направление движения тела у позвоночных. Представлен чувствит. волосковыми клетками внутр. уха, эндолимфой, включёнными в неё отолитами и купулами ампул полукружных каналов. Естеств. раздражителями В. а. являются инерционные сдвиги эндолимфы, возникающие в полукружных каналах при воздействии угловых ускорений, и перемещение отолитов относительно волосковых клеток при линейных ускорениях и изменении силы тяжести. Вследствие разной инерции эндолимфы и купулы при ускорении происходит смещение купул, а сопротивление трения в тонких каналах служит демпфером (глушителем) всей системы. Овальный мешочек (утрикулюс) участвует в восприятии положения тела и, вероятно, в ощущении вращения. Круглый мешочек (саккулюс) дополняет овальный и, по-видимому, воспринимает вибрации. Центры вестибулярной функции связаны с мозжечком, ядрами глазодвигат. нервов и вегетативной нервной системой, а также с корой больших полушарий головного мозга. Импульсы, поступающие в ЦНС при раздражении зрительных и тактильных проприорецепторов и рецепторов В. а., обусловливают вестибуло-моторные, вестибуло-сенсорные и вестибуло-вегетативные рефлексы, позволяющие сохранить равновесие при изменении положения тела. У человека при сильных раздражениях В. а. может развиться синдром «укачивания» (головокружение, тошнота, рвота), напр. при мор. болезни. При частых вестибулярных раздражениях реакция на них ослабевает (на этом основана тренировка В. а. моряков, лётчиков, космонавтов). В. а. приобретает особое значение в космосе, когда в результате устранения привычной гравитации создаются условия временного рассогласования всех сенсорных систем, к-рые определяют положение тела в пространстве. См. рис. при ст. *Внутреннее ухо*.

● Кисляков В. А., Левашов М. М., Орлов И. В., Вестибулярная система, в кн.: Физиология сенсорных систем, ч. 2, Л., 1972.

ВЕТВИСТОУ́СЫЕ (Cladocera), подотряд ракообразных отр. листоногих. Дл. обычно меньше 1 мм, редко до 5 мм, ископаемых — до 10 мм. У большинства В. тело заключено в полупрозрачный двустворчатый карапакс. Голова вытянута в направленный вниз клюв (рострум). Имеется непарный фасеточный глаз, науплиальный глазок у нек-рых видов отсутствует. Антеннулы небольшие, антенны очень длинные, с перистыми щетинками, служат для плавания. Грудные ноги у большинства видов образуют фильтрационный аппарат. Брюшко обычно оканчивается 2 когтями. У самок полость между спинной поверхностью тела и карапаксом служит выводковой камерой. Ок. 380 видов, повсеместно, в пресных водоёмах, мор. форм немного, преим. прибрежные; известны немногие наземные обитатели мхов в тропич. лесах. Развитие с чередованием поколений. Большинство В. питается детритом, бактериями и одноклеточными водорослями, есть хищные формы (с редуцированным карапаксом), напр. *Leptodora*. В.— излюбленный корм мн. рыб. Их разводят на рыбоводных заводах на корм молоди осетровых и лососёвых рыб. См. *Дафнии*.

ВЕТВЛЕ́НИЕ, образование новых побегов и характер их взаимного расположения на стебле, многолетней ветви и корневище. Растения характеризуются несколькими типами В. Исходным считается дихотомическое (вильчатое) В., при к-ром конус нарастания побега делится на 2 точки роста и образуются одинаковые или почти одинаковые (изотомия) ветви (характерно для нек-рых риниофитов и совр. плауновидных и папоротниковидных). Затем в процессе эволюции возникает анизотомия, при к-рой вследствие неравномерного роста дочерних ветвей одна из них перерастает другую (у девонского рода астероксилон, мн. плаунов, селагинелл и папоротниковидных), переходящая затем в моноподиальное В., при к-ром гл. ось выпрямляется, боковые ветви закладываются под верхушкой гл. ветви (напр., у ели, пальм). Из моноподиального возникает симподиальное В., при к-ром боковая ветвь перерастает гл. ветвь, сдвигает её в сторону и принимает её направление и внеш. вид. Этот тип В. ярко выражен у берёзы, лещины, липы и характерен для большинства цветковых. В. определяет внеш. вид растения. У злаков один из способов В.— кущение, т. е. ветвление, которое происходит в одном узле (узел кущения) у поверхности почвы.

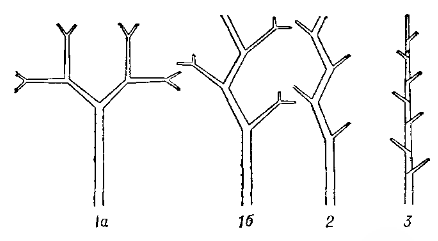


Схема ветвления побегов высших растений: *1* — дихотомическое (*а* — изотомия, *б* — анизотомия); *2* — моноподиальное; *3* — симподиальное.

ВЕТЛА́, белотал, ива белая, или серебристая (*Salix alba*), дерево выс. до 30 м из рода ива. Листья ланцетные, длинно заострённые, серебристо-шелковистые. В Евразии, по берегам водоёмов, в СССР — б. ч. в культуре, на юге Европ. части, Кавказе, в Сибири и Ср. Азии. Живёт до 80—100 лет. Цветёт одновременно с распусканием листьев. Размножают кольями. Разводят (особенно плакучие формы с красными веточками) во мн. странах в парках, близ домов, по берегам водоёмов.

ВЕ́ТРЕНИЦА, анемона (*Anemone*), род растений сем. лютиковых. Многолетние травы с прикорневыми и мутовчато расположенными стеблевыми листьями, редко полукустарники. Цветки б. ч. одиночные, правильные, гомогамные, с простым лепестковидным околоцветником; опыляются насекомыми. Плод — многоорешек; распространяются ветром благодаря опушению плодиков или крыловидным выростам, реже муравьями. Ок. 150 видов, почти по всему земному шару, в СССР — ок. 50 видов. В Европ. части обычны В. лютиковая (*A. ranunculoides*) с жёлтыми цветками и В. дубравная (*A. nemorosa*) — с белыми; цветут рано весной. Мн. виды В. разводят как декоративные. Иногда из рода В. выделяют ряд др. родов (*Anemonastrum* и др.). В. байкальская (*A. baikalensis*) и В. Кузнецова (*A. kuznetzowii*) — виды с сокращающимися ареалами, в Красной книге СССР. См. рис. 3 в табл. 22.

ВЕХ, цикута (*Cicuta*), род многолетних трав сем. зонтичных. Листья дважды-, четырежды перистые. Цветки белые, в сложных зонтиках; плод округлый. Ок. 10 (по др. данным, до 20) видов, в умеренном поясе Сев. полушария (б.ч. в Сев. Америке). В СССР 1 евразиатский вид — В. ядовитый (*C. virosa*), встречается почти повсеместно (по заболоченным берегам водоёмов, болотам). Все части растения, а в особенности корневище, разделённое поперечными перегородками на камеры, содержат токсин, вызывающий сильнейшие, часто смертельные отравления у домашних животных и человека. См. рис. 5 при ст. *Зонтичные*.

ВЕЧЕ́РНИЦЫ (*Nyctalus*), род гладконосых летучих мышей. Дл. тела 10—50 мм. 7 видов, в Европе, Передней, Вост. и Юго-Вост. Азии, в СССР — 3 вида. Рыжая В. (*N. noctula*) обычна в широколиственных и смешанных лесах Европ. части, в Ср. Азии, Казахстане, Юго-Зап. Сибири. Малая В. (*N. leisleri*) и гигантская В. (*N. lasiopterus*) — в Европ. части и на Кавказе; последняя — в Красной книге СССР. Убежища в дуплах деревьев, реже в постройках человека. Активны в сумерки и ночью. Совершают дальние сезонные миграции.

ВЕЧНОЗЕЛЁНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, покрыты листьями в течение всего года. При этом каждый лист, в отличие от летне- и зимнезелёных растений, живёт более одного года, иногда неск. лет. В. р. преобладают в тропиках и субтропиках (пальмы, фикус, лавр, олеандр, маслина, виды магнолии и др.). В умеренных и холодных поясах представлены хвойными (кроме лиственницы), кустарничками, гл. обр. из сем. вересковых (вереск, брусника, клюква), нек-рыми травами (копытень, грушанка) с листьями, зимующими под снежным покровом. В зимний период фотосинтез у них приостанавливается, вместо крахмала в листьях образуются низкомолекулярные сахара или масла, что способствует повышению их зимостойкости.

ВЗАИМОПО́МОЩЬ у животных, форма отношений между особями одного или разных видов, когда каждая из взаимодействующих особей извлекает для себя определ. выгоды, используя те или иные биол. особенности партнёра (партнёров), причём полезные результаты В. всеми его участниками используются одновременно. Осн. формы В.— коллективная защита от хищников (обществ. насекомые, колониально гнездящиеся птицы, стадные копытные, приматы), совместное стр-во гнёзд и уход за потомством (обществ. насекомые, нек-рые птицы). Как форму В. при межвидовых отношениях можно рассматривать мутуалистич. симбиоз. На роль В. в эволюции обращали внимание Ч. Дарвин и особенно П. А. Кропоткин («Взаимная помощь как фактор эволюции», СПБ, 1907). Ср. *Альтруистическое поведение.*

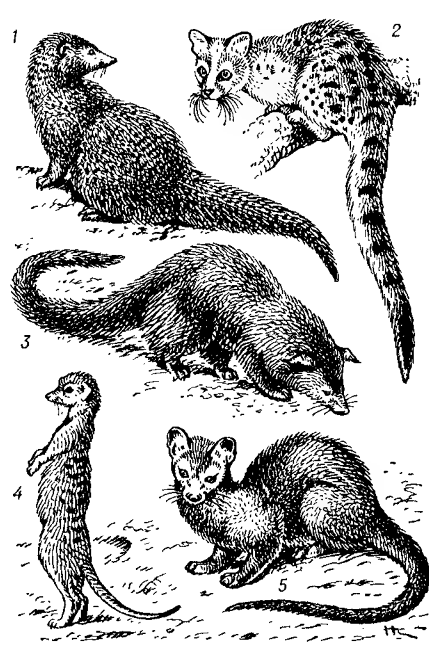
ВЗМО́РНИК, зостера, морская трава (*Zostera*), род растений сем. взморниковых порядка наядовых. Погружённые в воду мор. многолетние травы с длинными (1,5—2 м), узкими линейными листьями. Цветки однополые, однодомные, без околоцветника, в початковидном соцветии; опыляются под водой. Размножаются корневищами и семенами. 15 видов, во внетропич. областях обоих полушарий, отчасти в Арктике, по мелководьям (на глуб. 1—4 м, редко до 10 м и более) мор. заливов, образуя подводные луга, служащие пастбищами для мор. животных и рыб. В СССР — 5 видов. Наиб. распространён В. морской (*Z. marina*), в Белом, Балтийском, Чёрном и дальневост. морях. Высушенные растения В. (гл. обр. В. морского) используются для упаковки стекла (особенно в Венеции), набивки матрацев и др.

ВЗРЫВНА́Я ЭВОЛЮ́ЦИЯ, взрывное формообразование, резкое увеличение числа видов в к.-л. группе организмов, связанное с её *адаптивной радиацией*. В. э. обычно приурочена к ранним этапам эволюции таксона. Иногда сопровождается переходом в новую, *адаптивную зону* и формированием нового таксона высокого ранга. См. также *Квантовая эволюция.*

ВИБРИО́НЫ (*Vibrio*), род бактерий. Грамотрицательные, изогнутые в виде запятой, обычно подвижные клетки с полярным жгутикованием. Хемоорганотрофные факультативные анаэробы, образующие из углеводов к-ты. Обитают в водоёмах, почве, содержимом кишечника. Патогенные виды вызывают вибриозы у животных и холеру у человека.

ВИБРИ́ССЫ (от лат. vibro — колеблюсь, извиваюсь), длинные жёсткие механочувствительные волосы, стержни к-рых выступают над поверхностью волосяного покрова мн. млекопитающих и могут воспринимать малейшие колебания окружающей среды. В коже разл. видов млекопитающих, на разных стадиях онтогенеза, первыми, как правило, закладываются В. Они иннервируются богаче обычных волос (у усатых китов в корень В. может проникать до 10 000 нервных волокон). Немногочисленны, обычно расположены на голове (усы у кошачьих, т. н. моржовые усы у тюленей, моржей и др.), иногда на брюхе (у белки), на лапах (у мн. сумчатых) и конце хвоста (у крота). Хорошо развиты у животных, ведущих преим. ночной (напр., у мн. хищных, лемуров) или подземный (у кротов, слепышей) образ жизни.

ВИВЕ́РРОВЫЕ (Viverridae), семейство млекопитающих отр. хищных. Небольшие стройные животные. Конечности короткие, у большинства пятипалые, пальцеходящие или полустопоходящие; хвост длинный (у бинтуронга его конец хватательный). У нек-рых В. в анальной области — пахучие железы, выделяющие мускус. 71 вид, 35 родов: генеты, циветы, мангусты, бинтуронги, мунго, сурикаты, фоссы (в 4 последних по одному виду) и др. В Малой, Передней и Юж. Азии, в Африке и Юго-Зап. Европе. Ведут преим. наземный образ жизни, нек-рые обитают на деревьях. Большинство В. активны ночью. 1 помёт в год, лишь у нек-рых 2. Детёнышей 1—6, у большинства 2—4. Питаются мелкими млекопитающими, птицами, пресмыкающимися, насекомыми, иногда плодами и орехами. Многие В.— объект охоты (ради мускуса). 4 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП.



Виверровые: *1* — египетский мангуст (*Herpestes ichneumon*); *2* — обыкновенная генета (*Genetta genetta*); *3* — бинтуронг (*Arctictis binturong*); *4* — сурикатa (*Suricata suricata*); *5* — фосса (*Cryptoprocta ferox*).

ВИВИПА́РИЯ (от лат. vivus — живой и pario — рожаю), живорождение, прорастание семян на материнском растении в ещё не зрелых плодах. Свойственна мангровым деревьям (*Rhizophora, Avicennia*), у к-рых из завязавшегося плода появляется гипокотиль проростка с зачатком корня. Проростки, достигнув дл. 50—70 см, опадают и сразу закрепляются в илистом грунте. С В. внешне сходно «прорастание на корню» хлебных злаков, у к-рых, однако, трогаются в рост спелые зерновки, уже утратившие физиол. связь с материнским растением. В. наз. также случаи метаморфоза цветков в луковички (мятлик луковичный) и клубеньки (гречиха живородящая), к-рые быстро прорастают и легко опадают, что наблюдается обычно в крайних условиях существования (полярные, высокогорные, пустынные р-ны). Это явление близко к вегетативному размножению с помощью выводковых почек, прорастающих на материнском организме в небольшие растеньица — «детки». О В. у животных см. *Живорождение.*

ВИ́ГНА (*Vigna*), род одно- и многолетних растений сем. бобовых с вьющимися стелющимися или прямостоячими стеблями. Листья тройчатые, цветки от белых до фиолетовых, собраны в кисть. До 100 видов, в тропиках, преим. в Африке, а также в Юж. и Юго-Вост. Азии. Пищевые (зерновые и овощные), кормовые и сидеральные (как зелёное удобрение) растения. В культуре наиб. распространён коровий горох (*V. unguiculata*), возделываемый в умеренных, субтропич. и тропич. поясах, в СССР — в Ср. Азии, на Ю. Украины и в Молдавии. Родина — Центр. Юж. Африка и Азия. К роду В. относят азиатские виды фасоли (маш и др.).

ВИД (species), основная структурная единица в системе живых организмов, качественный этап их эволюции. Вследствие этого В.— осн. таксономич. категория в биол. систематике. Строгое общепринятое определение В. до сих пор не разработано, обычно под В. понимается совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодовитого потомства, населяющих определ. ареал, обладающих рядом общих морфофизиол. признаков и типов взаимоотношений с абиотич. и биотич. средой и отделённых от др. таких же групп особей практически полным отсутствием гибридных форм. Накопление к кон. 17 в. сведений о многообразии форм животных и растений привело к представлению о В. как о вполне реальных группах особей. Основополагающая работа в этом направлении была проведена К. Линнеем, заложившим основы совр. систематики животных и растений в своём труде «Система природы» (1735). Объединив близкие В. в роды, а сходные роды в отряды и классы, Линней ввёл для обозначения В. двойную лат. номенклатуру (т. н. бинарную номенклатуру). В 1-й пол. 19 в. стали складываться представления об изменении В. в процессе развития живой природы, завершившиеся появлением эволюц. теории Ч. Дарвина (см. *Дарвинизм*). К кон. 19 в. был накоплен большой материал по внутривидовой геогр. изменчивости и введено понятие подвида. Увеличение числа описанных В. и подвидов организмов (к сер. 20 в. ок. 2 млн.) привело, с одной стороны, к «дроблению» В. и к описанию локальных форм в качестве В., с другой — стали «укрупнять» В., описывая в качестве В. группы или ряды геогр. рас (подвидов), образующих совокупность явно родственных и обычно связанных друг с другом переходами форм. В результате в систематике появились понятия «мелких» В.— *жорданонов*, «больших» В. — *линнеонов*, стали различать монотипич. и политипич. В. (последние состоят из ряда *подвидов*). Классич. период в развитии систематики

завершила работа А. П. Семенова-Тян-Шанского (1910), принявшего за основу линнеон и давшего определения подвидовых категорий (подвид, *морфа* и т. д.).

В 30-е гг. 20 в. стало развиваться учение о микроэволюции как совокупности эволюц. механизмов видообразования. Это привело к пересмотру осн. определений и концепций в систематике низш. таксонов (Дж. Хаксли, Э. Майр и др.). В совр. определении понятия биол. В. важнейшее значение имеет практически полная репродуктивная изоляция в природных условиях (нек-рые В., абсолютно изолированные в природе, в искусств. условиях могут эффективно скрещиваться с др. В.). Различают В. аллопатрические (имеющие разные неперекрывающиеся ареалы) и симпатрические, ареалы к-рых в большей или меньшей степени перекрываются или даже совпадают. Аллопатричность и симпатричность В. в большинстве случаев связаны с условиями их возникновения и с тем, какая форма изоляции — территориальная или биологическая — играла осн. роль при образовании данного В. При детальном изучении почти все В. оказываются политипическими; степень их политипии обычно возрастает с увеличением ареала, а также зависит от разнообразия условий среды в отд. его частях. Известны т. н. виды двойники, практически неразличимые и обычно имеющие перекрывающиеся ареалы; такие В. возникают, по-видимому, в результате одной из форм биол. изоляции. При установлении понятия В. у облигатно бесполых (агамных), партеногенетических (см. *Партеногенез*) и самооплодотворяющихся форм возникают трудности, связанные с концепцией биол. В. В этих случаях В. приходится считать группы сходных клонов или линий, обладающие морфофизиол. сходством, занимающие определённый ареал и находящиеся в сходных взаимоотношениях со средой обитания. Сложно сравнивать и гомологизировать совр. В. с ископаемыми. Сравнение одновременно существовавших форм в пространстве, как это делают для ныне живущих организмов (в неонтологии), в палеонтологии затруднено неполнотой ископаемого материала и трудностью определения границ существования В. во времени. Для обозначения понятия, эквивалентного В., в палеонтологии предложен термин «фратрия». Лит. см. при ст. *Видообразование*.

ВИДООБРАЗОВА́НИЕ, процесс возникновения новых видов посредством разветвления предковой филетич. линии на неск. новых. Проблема В. принципиально решена Ч. Дарвином (1859) в его концепции *дивергенции*; последняя происходит под влиянием естеств. отбора, действующего в условиях острой внутривидовой конкуренции в пользу вариаций, наиб. уклоняющихся от исходной формы. По совр. представлениям, В. обычно происходит под контролем *дизруптивного отбора* и не требует обострённой внутривидовой конкуренции как обязательного условия. Наиб. изучен механизм аллопатрического В., связанного с пространственной *изоляцией* отд. популяций данного вида. Популяции, обитающие в разл. участках ареала вида, подвергаются действию разных направлений естеств. отбора, а геогр. изоляция препятствует обмену генетич. информацией между обособленными популяциями. Постепенно в таких популяциях происходит генетич. дивергенция, приводящая к микроэволюц. процессам (см. *Микроэволюция*), и особи этих популяций приобретают отчётливые различия с особями исходного вида. Если эти различия приводят к нескрещиваемости с особями др. популяций родительского вида, то обособленная форма становится новым самостоят. видом. При расселении вида за пределы его ареала может произойти закрепление в новом р-не т. н. популяции основателей, к-рая с самого начала не имеет сбалансированного отбором генофонда, т. к. состоит из случайного подбора особей. Такой несбалансированный генофонд популяции основателей может подвергнуться быстрой перестройке под контролем отбора, приспосабливающего её к новым условиям, что может привести к особенно быстрому В. («генетическая революция»). При территориальной изоляции малочисленных популяций определ. роль в микроэволюционных процессах, ведущих к В., может играть *дрейф генов*. Симпатрическое В. происходит на основе территориально единой

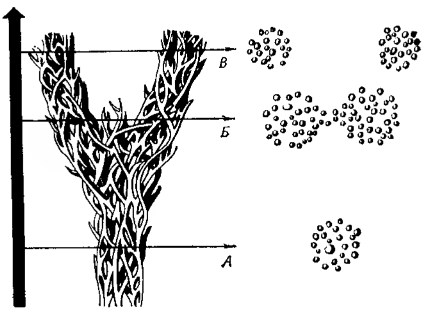


Схема видообразования (каждая отдельная веточка представляет популяцию): *А* — уровень исходно единого вида; *Б* — момент незавершённого разделения видов; *В* — два новых вида.

популяции при существовании в ней нескольких чётко различающихся форм особей (полиморфизм). Особый случай симпатрич. В.— возникновение новых видов у растений (реже у животных) путём полиплоидизации; при этом новые формы сразу оказываются генетически изолированными от родительских и могут сохраниться как новые виды, если они способны к бесполому размножению или к партеногенезу и не скрещиваются с исходной формой.

Иногда термин «В.» употребляют в широком смысле, включая в это понятие постепенное превращение (во времени) одного вида в другой (т. н. филетич. В., происходящее без увеличения числа видов), а также образование новых видов путём гибридизации (т. н. сетчатая эволюция). Мн. проблемы В. остаются спорными.

● Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, Соч., т. 3, М.— Л., 1939; Завадский К. М., Вид и видообразование, Л., 1968; Майр Э., Зоологический вид и эволюция, пер. с англ., М., 1968; его же, Популяции, виды и эволюция, пер. с англ., М., 1974; Гриценко В. В. и др., Концепция вида и симпатрическое видообразование, М., 1983.

ВИ́КА, горошек (*Vicia*), род многолетних и однолетних растений сем. бобовых. Ок. 150 видов, в умеренных поясах Сев. и Юж. полушарий — Европа, сев.-вост. р-ны Азии, Средиземноморье, Юж. Америка (Чили); в СССР —ок. 80 видов. Растут в умеренно влажных лесах, поймах рек, на лесных опушках, заливных лугах, в кустарниках, степях. Мн. однолетние виды — сорняки. Кормовые растения, медоносы. В культуре 10 видов. В. посевная (*V. sativa*) и В. французская (*V. ervilia*) возделываются с античного времени, озимые виды — с кон. 18 — сер. 19 вв.; в СССР — в Европ. части, в Сибири, на Д. Востоке, в Закавказье.

ВИКАРИ́РУЮЩИЕ ВИ́ДЫ (от лат. vicarius — замещающий), близкородственные виды растений или животных, географически или экологически замещающие друг друга. Напр., ареал рода лиственницы образован непрерывным рядом её географич. В. в.: лиственницей сибирской (Европ. часть СССР и Зап. Сибирь), даурской (Вост. Сибирь), американской (Сев. Америка). В Альпах ареал рододендрона образован его экологич. В. в.— рододендроном жестколистным (на известковых почвах) и рододендроном ржавым (на силикатных); в пустынях Евразии обитают тушканчики — мохноногий (на песках) и малый (на глинистых участках). Термин «В. в.» применяется также к конвергентно сходным таксономически удалённым друг от друга видам, относящимся к определ. жизненной форме и занимающим сходную экологич. нишу в биоценозах, напр. крот (Европа), златокрот (Африка), сумчатый крот (Австралия).

ВИКТО́РИЯ (*Victoria*), род водных растений сем. кувшинковых. Плавающие листья крупные, округло-щитовидные, с загнутыми вверх в виде бортиков краями, снизу с сетью толстых жилок, снабжённых сильно развитой воздухоносной тканью. 2 южноамер. вида — от Гайаны до Парагвая и на о. Ямайка. В. амазонская (*V. amazonica*, или *V. regia*) обитает в тёплых заводях басс. р. Амазонка. Листья диам. до 2 м, способны выдерживать груз св. 50 кг. Цветки диам. 25—35 см, издают сильный аромат. Цветёт обычно 2 сут (бутоны распускаются очень быстро), в течение к-рых окраска лепестков меняется от снежно-белой и розовой до свекольно-красной. Днём цветки закрываются. Увядающие цветки опускаются под воду, где происходит созревание плодов. В. Круса (*V. cruziana*), с листьями диам. до 1,4 м, встречается в басс. р. Парана. Оба вида культивируют в ботанич. садах. См. рис. 5 в табл. 14.

ВИКУ́НЬЯ, вигонь (*Lama vicugna*), млекопитающее рода лам. Дл. тела ок. 1,5 м, выс. в холке 70—90 см, масса до 65 кг. Тело покрыто короткой, но мягкой и тонкой шерстью, состоящей преим. из пуховых волос, у взрослых животных — рыжеватой на спине и боках и светло-серой на брюхе. Руно одной особи весит до 800—1000 г. В нач. 19 в. была широко распространена в высокогорьях Анд. В результате истребления ареал значительно сократился, и в 1970 В. была отнесена к исчезающим видам; благодаря принятым мерам по охране численность стала увеличиваться. Обитает гл. обр. в малодоступных высокогорных пустынях на Ю. Перу и частично на З. Боливии. Держится небольшими семейными группами (один самец и 5—10 самок с молодыми), занимающими определ. территорию. В Красной книге МСОП. Начаты работы (Перу) по одомашниванию и разведению В.

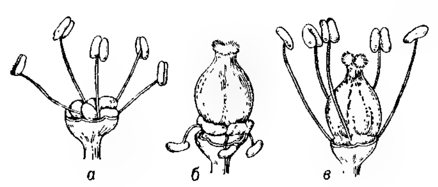
ВИЛОРО́Г, вилорогая антилопа (*Antilocapra americana*), млекопитающее подотр. жвачных. Единств. вид семейства. У самцов короткие толстые рога, раздвоенные в виде вилки, у самок они меньше. У В., в отличие от оленевых, сменяются только роговые чехлы, а костное основание рога сохраняется. Дл. тела 100—130 см. Распространён в степях Сев. Америки. Стадное. полигамное животное. Гон в конце лета. Детёнышей обычно

2. В неволе выживает плохо. Малочислен, 2 подвида в Красной книге МСОП.

ВИ́ЛОЧКОВАЯ ЖЕЛЕЗА́, зобная железа, тимус (thymus), центральный орган иммунной системы позвоночных. Развивается из жаберных карманов. Наиб. изучена В. ж. у птиц и млекопитающих. У большинства млекопитающих В. ж. представлена 2—3 долями, разделёнными на более мелкие дольки, и расположена в грудной полости в области переднего средостения. Каждая долька состоит из коркового и мозгового вещества. В корковом веществе происходит процесс дифференцировки родоначальной кроветворной клетки костномозгового происхождения (через ряд стадий) в иммунокомпетентные Т-лимфоциты (они определяют клеточный иммунитет и регулируют, после контакта с антигеном, активность В-лимфоцитов), к-рые мигрируют в мозговой слой, а оттуда с кровью и лимфой поступают в периферич. лимфоидные органы — лимфатич. узлы, селезёнку, пейеровы бляшки и др. В эмбриогенезе В. ж. формируется раньше др. лимфоидных образований и к рождению является самым большим лимфоидным органом. У человека абс. масса В. ж. увеличивается до начала полового созревания (в среднем до 30 г), а затем снижается (в среднем до 20 г). Из В. ж. в кровь поступают также пептидные гормоны тимозины и тимопоэтины, стимулирующие дифференцировку и пролиферацию Т- и В-лимфоцитов, а также участвующие в регуляции жизненно важных функций (контроль за нейромышечной передачей, состоянием углеводного обмена). Секреция этих гормонов регулируется глюкокортикоидами и соматотропином гипофиза.

● Кемилева З., Вилочковая железа, пер. с болг., М., 1984.

ВИНОГРА́Д (*Vitis*), род растений сем. виноградовых. Многолетние древесные лианы, цепляющиеся при помощи усиков. Цветки полигамные: функционально женские, или мужские, обоеполые и даже двудомные. Собраны в метельчатое соцветие, сидящее на ножке, снабжённой усиком. Плод — мясистая, сочная ягода. Опыление перекрёстное (с помощью насекомых и ветра) и самоопыление (встречается и клейстогамия). 60—70 видов, в Центр. и Юж. Европе, Азии и Сев. Америке; в СССР 7—8 видов, на Д. Востоке, на



Цветки винограда: *а* — мужской; *б* — женский; *в* — обоеполый.

Кавказе, в Ср. Азии и на юге Европ. части. В. культурный (*V. vinifera*), возделываемый на всех континентах,— лиана, живущая 50—300 лет; имеет до 4—5 тыс. сортов, склонен к мутациям (мускатные сорта, нек-рые узбекские сорта — результат мутаций). Произошёл В. культурный, вероятно, от В. лесного (*V. sylvestris*) и др. диких видов. Возделывание его началось в Вост. Средиземноморье, Передней Азии и др. древнейших очагах культуры за неск. тысяч лет до н. э. Используется В. для изготовления вин, соков и в пищу — в свежем и сухом (изюм) виде. Виды В. часто используются как декоративные растения. В. гиссарский (*V. hissarica*), реликт доледниковой флоры, растущий в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая, — в Красной книге СССР.

ВИНОГРА́ДНАЯ УЛИ́ТКА (*Helix pomatia*), моллюск сем. гелицид. Одна из самых крупных сухопутных улиток фауны СССР. Выс. раковины до 45 мм, шир. 47 мм. Распространена в Центр. и Юго-Вост. Европе, завезена в Юж. Америку, в СССР — преим. на З. Европ. части. Обитает в листв. лесах, в зарослях кустарников. Питается листьями, в т. ч. винограда. Спариванию предшествует сложный брачный танец. Для яиц выкапывает ямку или откладывает их в естеств. укрытия. На зиму уходит в почву. В. у. употребляют в пищу, в нек-рых странах разводят.

ВИНОГРА́ДОВНИК, ампелопсис (*Ampelopsis*), род растений сем. виноградовых. Листопадные древесные лианы или кустарники с очередными цельными 3—5-лопастными, пальчатыми или перистыми листьями, цепляющимися за опору с помощью усиков. Цветки мелкие, звездчатые, однополые, однодомные, в щитковидном соцветии. Плод — белая, синяя или оранжевая мелкая ягода, б. ч. несъедобная. Ок. 20 видов, в умеренных и субтропич. поясах Америки и Азии; в СССР — 4 вида, из них 3 на Д. Востоке и 1 в Таджикистане. Растут на каменистых склонах гор среди кустарников, по долинам рек. Нек-рые виды используют как декоративные. В. японский (*A. japonica*), растущий на Ю. Приморья,— в Красной книге СССР.

ВИНОГРА́ДОВЫЕ (Vitaceae), семейство двудольных растений порядка крушиновых. Невысокие деревья, кустарники, часто деревянистые лианы. Цветки обоеполые, обычно полигамно-двудомные, в соцветиях, опыляются ветром или насекомыми. Плод — мясистая или сухая ягода. Ок. 700 видов (из 12 родов), в умеренных, субтропич. и тропич. поясах, б. ч. их — обитатели влажных лесов. Наиб. крупные роды: циссус (*Cissus*), ок. 350 видов, и виноград. В СССР — 3 рода (ок. 15 видов): виноград, виноградовник и девичий виноград. Мн. виды разводят как декоративные.

ВИНТЕ́РОВЫЕ (Winteraceae), семейство двудомных растений порядка магнолиевых. Деревья и кустарники с цельными кожистыми листьями, на к-рых просвечивают точечки (желёзки). 7—8 родов, св. 70 (по др. данным, 100—120) видов, гл. обр. в странах юж. части басс. Тихого ок. (от Малайзии до Вост. Австралии и Нов. Зеландии), а также в Центр. и Юж. Америке, гл. обр. в горных лесах. От др. семейств порядка магнолиевых отличаются мн. морфол. признаками (отсутствием сосудов и прилистников, наличием секреторных клеток на листьях, укороченным цветоложем и др.), характером распространения (преим. тропики с необычным ареалом) и др. особенностями. В самом большом роде дримис (*Drimys*) — ок. 45 видов, нек-рые из них растут на выс. св. 4000 м. Ароматич. кора южноамериканского вида дримис Винтера (*D. winteri*) и ряда др. используется как тонизирующее и противоцинготное средство.

ВИНТОРО́ГИЙ КОЗЁЛ, мархур (*Capra falconeri*), млекопитающее рода горных козлов. Дл. тела до 170 см, выс. ок. 90 см, масса до 90 кг, иногда больше. Рога прямые, штопорообразно закрученные. Окраска рыжеватая, иногда грязно-белая. У самцов на шее и груди подвес из удлинённых волос. Встречается в горах на С. и С.-З. Индии, на Ю.-В. Ирана и Афганистана, в СССР — только в горах по р. Пяндж, хребтах Кугитангтау и Бабатаге. Населяет крутые склоны ущелий, скалы. Под угрозой исчезновения, в Красных книгах МСОП и СССР. В неволе размножается. См. рис. 22 при ст. *Полорогие*.

ВИРИО́Н, вирусная частица, внеклеточная покоящаяся форма существования вируса.

ВИРОГЕНИ́Я (от *вирусы* и греч. -géneia — создание, происхождение), форма сосуществования вируса с клеткой, при к-рой геном вируса включается в хромосому клетки. При В. не происходит автономной репродукции вируса, а его нуклеиновая к-та реплицируется совместно с ДНК клетки-хозяина. Вирусы, обусловливающие В., наз. умеренными. К ним относятся бактериофаги, вызывающие лизогению, а также онкогенные вирусы, под действием к-рых в заражённых клетках наблюдаются наследств. изменения (трансформация), проявляющиеся в их неограниченном росте и делении. В трансформированных клетках геном вируса содержится в виде вирусной ДНК — провируса. Частный случай провируса — профаг. См. также *Лизогения*.

ВИРО́ИДЫ (от *вирусы* и греч. éidos — форма, вид), инфекционные агенты, представляющие собой низкомолекулярную одноцепочечную кольцевую РНК (мол. м. 150 000—170 000), не кодирующую, по-видимому, собственные белки. Вызывают болезни растений. Механизм репликации В. окончательно не выяснен. Предполагается, что В. в клетках растений индуцируют синтез вироидных РНК, используя ферменты растений-хозяев. Возможно, что нек-рые болезни человека и животных (куру, скрейпи овец и др.), вызываются агентами, сходными с В.

ВИРУЛЕ́НТНОСТЬ (от лат. virulentus — ядовитый), количественное выражение патогенности данного штамма микроорганизма в отношении определ. вида животного или растения при определ. условиях естеств. или искусств. заражения. Может изменяться в зависимости от условий культивирования штамма или в результате мутационных процессов. Зависит от особенностей клеточной поверхности микроорганизма, образования активных веществ, выделяемых в среду, особенностей метаболизма, от восприимчивости инфицируемого объекта. Измеряют В. условными величинами — минимальной летальной (смертельной) дозой (DLM), 50%-ной летальной дозой (LD 50) или 50%-ной инфицирующей дозой (ID 50) для определ. вида эксперим. животного.

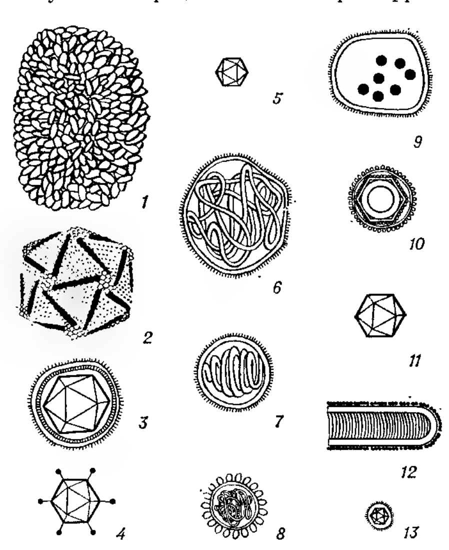
ВИРУСОЛО́ГИЯ (от *вирусы* и ...*логия*), наука о вирусах. Возникла в кон. 19 в. как ветвь микробиологии в связи с открытием Д. И. Ивановским в 1892 способности возбудителя мозаичной болезни табака проходить через фильтры, задерживающие бактерии. Позднее эти результаты были подтверждены М. Бейеринком, предложившим для инфекц. начала термин «вирус» (1899). Осн. стимулом к формированию В. как самостоят. науки явилось открытие Ф. Туортом (1915) и Ф. Д'Эреллем (1917) вирусов бактерий, или бактериофагов. Мн. методы работы с бактериофагами и возникшие при этом концепции были затем использованы для изучения вирусов растений и животных. Исследования химич. состава вирусных частиц были начаты в 1930-х гг., после того как У. Стэнли (1935) выделил чистый препарат вируса табачной мозаики в

виде кристаллов. В 1930—50-х гг. были разработаны методы культивирования вирусов, а для изучения структуры вирусных частиц были применены электронная микроскопия и рентгеноструктурный анализ. Дальнейшее развитие В. тесно связано с успехами мол. генетики: установлена генетич. роль вирусных ДНК (А. Херши, М. Чейз, 1952) и РНК (А. Гирер, Г. Шрамм, 1956), открыты явления самосборки вирусных частиц из РНК и белка (Х. Френкель-Конрат, 1955), интерференции вирусов (А. Айзекс и Дж. Линденман, 1957), РНК-зависимого синтеза ДНК, т. е. обратной транскрипции (Х. Темин и Д. Балтимор, 1970—80-е гг.) и др. Современная В. подразделяется на общую и частную. Общая В. изучает осн. принципы строения, размножения вирусов, их взаимодействие с клеткой-хозяином, происхождение и распространение вирусов в природе. Один из важнейших разделов общей В.— молекулярная В., изучающая структуру и функции вирусных нуклеиновых к-т, механизмы экспрессии вирусных генов, природу устойчивости организмов к вирусным заболеваниям, мол. эволюцию вирусов. Частная В. исследует особенности определ. групп вирусов человека, животных и растений и разрабатывает меры борьбы с вызываемыми этими вирусами болезнями.

● Общая вирусология, пер. с англ., М., 1981; Общая и частная вирусология, т. 1—2, М., 1982.

ВИ́РУСЫ (от лат. virus — яд), неклеточные формы жизни, способные проникать в определённые живые клетки и размножаться только внутри этих клеток. Подобно всем др. организмам В. обладают собств. генетич. аппаратом, к-рый кодирует синтез вирусных частиц из биохим. предшественников, находящихся в клетке-хозяине; при этом используются биосинтетич. и энергетич. системы этой клетки. Т. о., В. являются внутриклеточными паразитами на генетич. уровне. Открыты (В. табачной мозаики) Д. И. Ивановским в 1892. Термин «В.» введён в 1899 М. Бейеринком. В. распространены в природе повсеместно. Поражают все группы живых организмов. Описано ок. 500 В., поражающих теплокровных позвоночных, и более 300 В., поражающих высшие растения. Нек-рые виды раковых опухолей у животных и, возможно, у человека имеют вирусную природу.

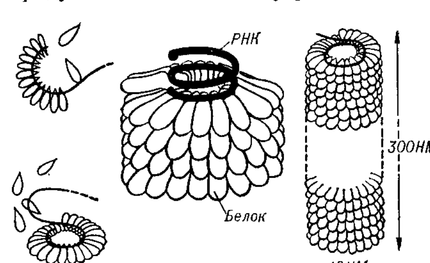
В. существуют в 2 формах: покоящейся, или внеклеточной (вирусные частицы, или вирионы), и репродуцирующейся, или внутриклеточной (комплекс В.-клетка). Все В. условно разделяют на простые и сложные. Простые В. состоят из нуклеиновой к-ты и белковой оболочки — капсида; нек-рые кристаллизуются; форма палочковидная, нитевидная и сферическая. Сложные В. помимо белков капсида и нуклеиновой к-ты могут содержать липопротеидную мембрану, углеводы и неструктурные белки — ферменты. Размер вирионов 15—350 нм (длина нек-рых нитевидных В. достигает 2000 нм); большинство видимы только в электронный микроскоп. В В. присутствует всегда один тип нуклеиновой к-ты (либо ДНК, либо РНК, поэтому все В. делят также на ДНК-содержащие и РНК-содержащие), к-рая является носителем наследств. информации. Белки защищают нуклеиновую к-ту и обусловливают ферментативные и антигенные свойства В. Мол. м. вирусных ДНК неск. более 10^6— ок. $200 \cdot 10^6$, вирусных РНК — от 10^6 до $15 \cdot 10^6$. Формы нуклеиновых к-т многообразны: наряду с двухцепочечными ДНК и одноцепочечными РНК встречаются одноцепочечные ДНК и двухцепочечные РНК; ДНК могут иметь линейную и кольцевую структуры, РНК, как правило, линейны и у нек-рых В. могут быть представлены набором фрагментов (каждый фрагмент несёт определённую часть генетической информации, необходимой для репродукции В.).



Форма и относительные размеры вирусов животных. ДНК-содержащие вирусы: *1* — поксвирус, *2* — иридовирус, *3* — герпесвирус, *4* — аденовирус, *5* — паповавирус; РНК-содержащие вирусы: *6* — парамиксовирус, *7* — ортомиксовирус, *8* — коронавирус, *9* — аренавирус, *10* — лейковирус, *11* — реовирус, *12* — рабдовирус, *13* — тогавирус.

Все активные процессы В. протекают в клетках-хозяевах, причём одни В. размножаются в их ядре, другие — в цитоплазме, третьи — и в ядре, и в цитоплазме. Различают 3 осн. типа взаимодействия В. и клетки: продуктивную инфекцию (нуклеиновая к-та вириона индуцирует в заражённой клетке вирусспецифич. синтезы, что приводит к образованию нового поколения инфекц. вирусных частиц), абортивную инфекцию (цикл репродукции прерывается на к.-л. промежуточной стадии и потомство не образуется) и вирогению (нуклеиновая к-та В. встроена в геном клетки-хозяина и не способна к автономной репродукции), частным случаем к-рой является *лизогения*. Проникновение вирусной частицы в клетку начинается с её адсорбции на клеточной поверхности (благодаря взаимодействию клеточных и вирусных рецепторов). Капсид претерпевает изменения, приобретает чувствительность к клеточным протеазам, разрушается, освобождая нуклеиновую к-ту. Нуклеиновая к-та мн. В. животных высвобождается после проникновения В. в клетку путём пиноцитоза, у нек-рых бактериофагов в клетку проникает свободная нуклеиновая к-та. Фитопатогенные В. проникают через повреждения в клеточной стенке, после чего адсорбируются на внутр. клеточных рецепторах и высвобождают нуклеиновую к-ту. Последующие стадии репродукции В.— синтез вирусспецифич. белков с участием информационных РНК (у одних В. они входят в состав вирионов, а у других синтезируются в заражённых клетках на матрице вирионной РНК или ДНК) и репликация вирусных нуклеиновых к-т. Сборка вирусных частиц у нек-рых простых В. происходит в результате спонтанной агрегации макромолекул по типу кристаллизации. Самосборка нек-рых В. осуществлена в искусств. условиях. Из клеток вирусные частицы выходят одновременно (при разрушении клеток) или постепенно (без разрушения клеток). При продуктивном взаимодействии В. и клетки могут происходить разл. патологич. изменения — угнетение синтеза клеточных макромолекул, повреждение клеточных структур и т. д. Известны также защитные реакции клетки (образование интерферона). В природе В. могут распространяться с помощью переносчиков или механически.

Пути и механизмы эволюции В. окончательно не установлены. О происхождении В. существует множество гипотез. Основные из них: В. возникли из микроорганизмов в результате их паразитич. дегенерации по схеме бактерии → риккетсии → хламидозоа → В.; В. развились из органоидов клеток — митохондрий, хлоропластов, эписом; В.— часть генома нормальных клеток. Поскольку для филогенетической (эволюционной) классификации В. нет достаточных данных, их группируют на основании химич. и морфол. свойств и особенностей репродукции. В. объединяют в роды и семейства, для обозначения к-рых применяют латинизир. назв. с окончаниями virus для рода (напр., *Enterovirus*) и viridae для сем. (напр., *Poxviridae*). Виды В., как правило, имеют тривиальные назв., напр. В. табачной мозаики, В. полиомиелита, бактериофаг Х-174 и др. (бинарные латинизированные наименования, применяемые для обозначения всех видов живых организмов, для В. не привились). Свойства В. описываются криптограммой. В. резко отличаются от всех др. форм жизни. По строению и организации они представляют собой нуклеопротеидные частицы, по способу репродукции являются внутриклеточными паразитами. Будучи автономными генетич. структурами, они обладают рядом атрибутов жизни, в т. ч. таким важным, как способность к эволюции. Иногда В. выделяют в особое царство живой природы — Vira. В.— объект мол. биологии. Они используются при изучении генетич. функций нуклеиновых к-т, расшифровке генетич. кода и др., принципов и механизмов работы генетич. аппарата. В. широко применяются в работах по генетич. инженерии, канцерогенезу. См. также *Бактериофаги*.



Структура и самосборка частицы вируса табачной мозаики из белковых субъединиц и молекул РНК.

● Биология вирусов животных, пер. с англ., т. 1 2, М., 1977; Гиббс А., Харрисон Б., Основы вирусологии растений, пер. с англ., М., 1978; Майер В., Кенда М., Невидимый мир вирусов, пер. со словац., М., 1981.

ВИСКА́ША, равнинная вискача (*Lagostomus maximus*), млекопитающее сем. шиншилловых. Единств. вид рода. Дл. тела 47—66 см, хвоста 15—20 см. Голова крупная с продольными чёрно-белыми полосами. Сильные трёхпалые конечности приспособлены для рытья нор и быстрого бега. Обитает в кустарниковых саваннах Аргентины и на Ю. Парагвая; в горах на выс. до 2000 м. В. селятся колониями, образующими долговременные «городки». Активны в утренние и вечерние часы. Раз в год рождают 2 детёнышей. Объект охоты. См. рис. 34 при ст. *Грызуны*.

ВИСЛОПЛО́ДНИК (cremocarpium), двусемянный дробный плод, распадающийся на 2 мерикарпия (доли), повисающих на двураздельном плодоносце. Типичен для большинства зонтичных, встречается у аралиевых и нек-рых других.

ВИСО́ЧНЫЕ ДУ́ГИ (arcus temporalis), костные перегородки в заглазничной области черепа у наземных позвоночных, ограничивающие височные окна. У пресмыкающихся различают анапсидный череп — без В. д., диапсидный — с двумя В. д. и монапсидный — с одной В. д. Диапсидный череп характерен для архозавров и примитивных лепидозавров. Монапсидный череп подразделяется на неск. типов. У ихтиозавров и синаптозавров имеется только верх. В. д., образованная у ихтиозавров заднелобной и надвисочной (парапсидный тип), а у синаптозавров — заглазничной и чешуйчатой (эвриапсидный тип) костями. У зверообразных пресмыкающихся и млекопитающих височная (или скуловая) дуга образована скуловой и чешуйчатой костями (синапсидный тип). Черепа ящериц, змей и птиц эволюционировали от диапсидного типа. У ящериц в связи с усилением кинетизма черепа исчезла нижняя В. д., а у змей — и верхняя. У птиц сохранилась нижняя В. д., но исчезла верхняя.

ВИСТЕ́РИЯ, глициния (*Wisteria*), род растений сем. бобовых. Крупные древесные листопадные лианы. Цветки душистые, в повислых кистях. 10 видов, в Вост. Азии и на В. Сев. Америки; в СССР — 6 видов в культуре, в Крыму и на Кавказе. Как декоративная издавна выращивается обильно и длительно цветущая В. китайская (*W. sinensis*). Медонос.

ВИСЦЕРА́ЛЬНАЯ МУСКУЛАТУ́РА, мускулатура внутр. органов хордовых. Происходит из висцерального листка боковых пластинок (нек-рые мышцы из эктодермы и дерматома). Составляет часть мышечной системы и противопоставляется *париетальной мускулатуре*. К В. м. относятся мышцы кожи и кожных желёз, стенок кровеносных сосудов, выводных протоков мочеполовой системы, кишечника, глотки, сердца. В. м. в осн. гладкая, в сердце и глотке — поперечнополосатая. В ходе эволюции позвоночных наибольшим преобразованиям подверглась часть В. м., связанная с челюстями и глоткой.

ВИСЦЕРА́ЛЬНЫЙ (от лат. viscera — внутренности), внутренностный, относящийся к внутренностям. Напр., В. листок брюшины — внутренностный листок, покрывающий органы брюшной полости, В. мускулатура — мускулатура внутренностей. Ср. *Париетальный*.

ВИСЦЕРА́ЛЬНЫЙ ЧЕ́РЕП, висцеральный скелет, спланхнокраниум (splanchnocranium), скелет рта и переднего отдела кишечника (глотки) у позвоночных. У их общих предков В. ч. состоял из опорных элементов межжаберных перегородок — висцеральных дуг. Передние висцеральные дуги соединялись с осевым (мозговым) черепом. У круглоротых передние висцеральные дуги преобразуются в скелет языка, задние образуют жаберную решётку. У рыб передние дуги превращены в челюсти и подвесок, остальные представлены жаберными дугами, к-рых обычно бывает 5 (у акул до 7). У наземных позвоночных подвесок превращается в слуховую косточку, а жаберные дуги — в подъязычный аппарат и частично в хрящи гортани. В отличие от мозгового черепа, В. ч., или лицевой череп, развивается не из мезодермы сомитов, а из мезэктодермы (эктомезенхимы), являющейся производным нервного гребня. См. также ст. *Череп* и рис. при ней.

ВИТАЛИ́ЗМ (франц. vitalisme, от лат. vitalis — жизненный, животворный, живой), идеалистич. течение в биологии, допускающее наличие в организмах особой нематериальной жизненной силы. В. берёт начало от первобытного анимизма — представления об одушевлённости всех тел природы. Элементы В. обнаруживаются в представлениях крупнейших античных философов: Платона — о бессмертной душе (психее) и Аристотеля — об особой нематериальной силе «энтелехии», управляющей явлениями живой природы. После эпохи Возрождения идея одушевлённости неживых тел уступила место механистич. пониманию явлений как неорганич., так и органич. мира. В 17 в. появилось дуалистич. учение, проводившее резкую грань между телами неживой природы и живыми существами. Я. Б. ван Гельмонт создал учение об «археях» — духовных началах, регулирующих деятельность органов тела. Более детально эту виталистич. концепцию развил в нач. 18 в. Г. Шталь, полагавший, что жизнью организмов управляет душа, к-рая и обеспечивает их целесообразное устройство. В нач. 19 в. виталистич. идеи возродились как реакция на упрощённые механистич. представления франц. материалистов 18 в. Нематериальное начало жизни Г. Р. Тревиранус назвал жизненной силой (vis vitalis — отсюда и назв. всего направления). Виталистич. взгляды И. Мюллера, приписывавшего живым существам творческую силу, к-рая обусловливает их единство и гармонию, В. И. Ленин относил к физиол. идеализму. Во 2-й пол. 19 в. вульгарный механистич. материализм снова сменился волной В., названного тогда неовитализмом. Его вдохновителем был Х. Дриш, считавший, что сущность жизненных явлений составляет т. н. энтелехия (нечто, в самом себе несущее цель), к-рая действует вне времени и пространства и непознаваема. Существование непознаваемых жизненных факторов допускали и др. виталисты, называя их «жизненной энергией», «жизненным порывом», «доминантой». Утверждая несводимость жизни к совокупности химич., физич. и механич. явлений, отделяя живую природу от неживой, В. абсолютизирует качественное своеобразие жизненных явлений, привлекая для его объяснения нематериальные факторы. Для В. характерно игнорирование историч. метода (напр., отрицание Х. Дришем и его последователями теории Ч. Дарвина). В. идеалистически истолковывал не только природу живых организмов вообще, но и природу сознания. После победы эволюц. представлений в биологии В. проникает и в эту область в форме различных антидарвинистских концепций эволюции (напр., психоламаркизм, творческая эволюция А. Бергсона и др.). Возрождение время от времени виталистич. воззрений связано со сложностью жизненных явлений, нерешённостью тех или иных биол. проблем, реакцией на механистич. теории, исходными идеалистич. установками нек-рых философов и естествоиспытателей.

● Энгельс Ф., Диалектика природы, М., 1975; Ленин В. И., Материализм и эмпириокритицизм, Полн. собр. соч., 5 изд., т. 18; Тимирязев К. А., Витализм и наука, Соч., т. 5, М., 1938; Дриш Г., Витализм. Его история и система, М., 1915; Тейяр де Шарден П., Феномен человека, пер. с франц., М., 1965; Кремянский В. И., Структурные уровни живой материи, М., 1969.

ВИТАМИ́Н А, группа жирорастворимых соединений, производных β-ионона. В природе наиб. распространены: ретинол (витамин A_1, аксерофтол, I), дегидроретинол (витамин A_2), ретиналь (ретинен, альдегид витамина A_1, II), ретиноевая к-та (III). Содержатся в животных тка-

H_3C CH_3 CH_3 CH_3 R CH_3

I: $R=CH_2OH$
II: $R=CHO$
III: $R=COOH$

нях, особенно в больших кол-вах — в печени мор. рыб и др. животных. Преобладающая форма В. А — ретинол. В растениях присутствуют провитамины — каротиноидные пигменты, в частности каротины, при окислит. распаде к-рых в тканях животных и человека образуется витамин А. В виде 11-цис-ретиналя В. А входит в состав зрительного пигмента родопсина. Необходим также для дифференцировки и развития эпителия, для нормального роста. Недостаток В. А вызывает нарушение темновой адаптации (т. н. куриную слепоту, или гемералопию), ксерофтальмию (сухость роговицы), кератоз, снижение сопротивляемости к инфекц. заболеваниям, нарушение воспроизводства потомства; избыток приводит к накоплению ретинола в гидрофобной фракции клеточных мембран и их разрушению. Суточная потребность взрослого человека 0,4—0,7 мг, детей — 1,0 мг.

ВИТАМИ́Н B_6, группа водорастворимых соединений, производных 2-метилпиридина. В природе широко распространены: пиридоксин (пиридоксол, адермин, I), пиридоксаль (II) и пиридоксамин (III). Все три формы В. B_6 легко превращаются в организме друг в друга. Синтезируются микроорганизмами, зелёными растениями, у жвачных и человека — кишечной микрофлорой. В форме кофермента — пиридоксальфосфата входит в состав т. н. пиридоксалевых ферментов, катали-

R HO CH_2OH H_3C N

I: $R=CH_2OH$
II: $R=CHO$
III: $R=CH_2NH_2$

зирующих переаминирование, декарбоксилирование и др. превращения аминокислот в организмах, а также в состав фосфорилазы гликогена. Недостаток В. B_6 вызывает анемию, дерматит и судороги. Суточная потребность взрослого человека 1,5—2,8 мг, детей — 0,5—2 мг.

ВИТАМИ́Н B_{12}, к о б а л а м и н, группа водорастворимых соединений, производных коррина. Важнейшие представители: цианкобаламин (I) и оксикобаламин (витамин B_{12a}, II). Синтезируются микроорганизмами. В растениях практически отсутствуют. Обнаружены почти во всех тканях животных. У жвачных в достаточном кол-ве синтезируются микрофлорой кишечника, рубца. У человека и нек-рых животных (птиц, свиней и др.) синтез их кишечной микрофлорой незначителен, поэтому кобаламин должен поступать в организм с пищей. Всасывание его в кишечнике осуществляется с участием внутр. фактора — гликопротеида, образующего с витамином комплекс. В. B_{12} переносится к тканям спец. трансп. белками — транскобаламинами. Богаты им печень, почки, рыбная мука. В форме коферментов участвует в ферментативных реакциях переноса одноуглеродных фрагментов в обмене метионина и др. соединений. В. B_{12} во взаимодействии с фолиевой к-той ускоряет развитие эритроцитов, обеспечивая кроветворную функцию организма, благоприятно влияет на регенерацию нервных волокон, нормализует функцию печени. Недостаток В. B_{12} вызывает злокачеств. анемию и дегенеративные изменения нервной ткани. Суточная потребность взрослого человека 2—3 мкг, детей — 0,5—2 мкг.

I : R=CN
II : R=OH

ВИТАМИ́Н K, группа жирорастворимых соединений, производных нафтохинона. Важнейшие представители: филлохинон (витамин K_1), мультипренилменахиноны (витамины $K_{2(30)}$, $K_{2(35)}$), различающиеся длиной боковой изопреноидной цепи, менадион (витамин K_3, боковая изопреноидная цепь отсутствует). Синтезируется зелёными частями растений, нек-рыми микроорганизмами. У млекопитающих образуется микрофлорой кишечника. Участвует в биосинтезе факторов свёртывания крови (протромбин, факторы VII, IX и X). У мн. бактерий функционирует как переносчик электронов в дыхательной цепи, заменяя убихинон. Недостаток В. К ведёт к нарушению свёртывания крови, развитию геморрагич. диатеза; у животных чаще связан не с недостатком витамина в пище, а с нарушением всасывания его кишечником при нек-рых заболеваниях. Суточная потребность человека 0,2—0,3 мг. Водорастворимый аналог В. К — викасол — применяют в медицине.

Витамин K_1

ВИТАМИ́НЫ (от лат. vita — жизнь), низкомолекулярные органич. соединения разл. химич. природы, выполняющие важнейшие биохимич. и физиол. функции в живых организмах. Основоположник учения о В.— рус. врач Н. И. Лунин. Термин «В.» предложен в 1912 польск. учёным К. Функом. В. требуются организму в очень небольших кол-вах (от неск. мкг до неск. мг в сутки), т. к. обладают высокой биол. активностью. Человек и животные не синтезируют В. или синтезируют их в недостаточном кол-ве (никотиновая к-та) и поэтому должны получать их с пищей. Осн. источник В.— растения, в к-рых могут содержаться и т. н. п р о в и т а м и н ы (каротины и др.), превращающиеся в В. в животном организме. Важная роль в образовании В. принадлежит микроорганизмам (напр., микрофлора рубца обеспечивает жвачных В. группы В). Различают водо- и жирорастворимые В. К водорастворимым В. относятся: аскорбиновая к-та (витамин С), В. группы В — тиамин (витамин B_1), рибофлавин (витамин B_2), витамин B_6, витамин B_{12} (кобаламин), ниацин (витамин РР), фолацин, пантотеновая к-та, биотин; к жирорастворимым: витамины А, D (кальциферолы), Е (токоферолы) и К. Имеется также группа витаминоподобных соединений — нек-рые флавоноиды (рутин и др.), холин, инозит, липоевая, оротовая, пангамовая к-ты и др.

В отличие от др. незаменимых факторов питания (аминокислоты, жирные к-ты и др.), В. не являются материалом для биосинтезов или источником энергии. Однако они участвуют практически во всех биохимич. и физиол. процессах, составляющих в совокупности обмен веществ. Большинство В. группы В в организме — предшественники коферментов и простетич. групп ферментов. Коферменты и простетич. группы каталитич. активностью не обладают и приобретают её лишь при взаимодействии со специфич. белками — апоферментами. Связанные с разл. В. ферменты участвуют в энергетич. обмене (тиамин, рибофлавин), биосинтезе и превращениях аминокислот (витамины B_6 и B_{12}), жирных кислот (пантотеновая к-та), пуриновых и пиримидиновых оснований (фолацин), в образовании ацетилхолина, стероидов и др. соединений. Функции жирорастворимых В. связаны с процессами фоторецепции (витамин А), свёртывания крови (витамин К), всасывания Са (витамин D) и т. д. Нек-рые аналоги и производные В., т. н. а н т и в и т а м и н ы, проникая в клетки, вступают в конкурентные отношения с В. (напр., при биосинтезе коферментов и активных ферментов). Заняв место В. в структуре ферментов, антивитамины не могут выполнять функции В. (вследствие различий в строении), в связи с чем развиваются явления витаминной недостаточности. К антивитаминам относятся также в-ва, связывающие или разрушающие В. (тиаминаза, авидин). Нек-рые антивитамины (напр., сульфаниламидные препараты — антагонисты парааминобензойной к-ты) обладают антимикробной активностью и применяются как химиотерапевтич. средства. В. получают химич. и микробиол. синтезом, а также из природных источников. Используют для профилактики и лечения гипо- и авитаминозов, витаминизации продуктов питания. О потребностях организма в В. см. соответств. статьи о В.

● Б е р е з о в с к и й В. М., Химия витаминов, 2 изд., М., 1973; Витамины, под ред. М. И. Смирнова, М., 1974.

ВИТЕЛЛОГЕНЕ́З (от лат. vitellus — желток и ... *генез*), ж е л т к о о б р а з о в а н и е, синтез и накопление желтка в ооцитах в фазе их быстрого роста. Степень участия в этом процессе структур ооцита зависит от типа оогенеза. При с о л и т а р н о м оогенезе желточные белки синтезируются в гранулярной эндоплазматической сети ооцита (т. е. эндогенно), а формирование желточных гранул происходит в комплексе Гольджи, где к белкам присоединяются углеводы. При а л и м е н т а р н о м оогенезе осн. масса желточных белков синтезируется вне яичника (т. е. экзогенно) и поступает в ооцит из гемолимфы или крови путём пиноцитоза, а желточные гранулы формируются из белка вителлогенина в пиноцитозных пузырьках, к рые сливаются друг с другом и с веществами из комплекса Гольджи. У ряда моллюсков и земноводных часть желточных гранул кристаллич. строения формируется внутри митохондрий, однако источник желточных белков в этом случае не известен.

ВИТЕЛЛОФА́ГИ (от лат. vitellus — желток и ...*фаг*), клетки, остающиеся в желтке после поверхностного дробления яиц у насекомых, ракообразных, паукообразных и не участвующие в построении тела будущего зародыша. Предполагают, что под влиянием В. происходит фрагментация желтка и его резорбция на более поздних стадиях развития организма

ВИХЛЯ́Й, д ж е к (*Chlamydotis undulata*), птица сем. дрофиных. Дл. ок. 60 см. На голове хохол, по бокам шеи воротник из длинных перьев. Распространён в пустынях Сев. Африки и Азии, в СССР — от закаспийских пустынь до Тувинской АССР, в глинистых полупустынях и закреплённых песках. В. хорошо бегает (со скоростью до 40 км/ч), летает обычно низко над землёй. Гнёзда на земле на открытых местах. Численность сокращается, в Красной книге СССР.

ВИШНЁВАЯ МУ́ХА (*Rhagoletis cerasi*), насекомое сем. пестрокрылок. Дл. 3—

3,5 мм. Распространена в Евразии, в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Казахстане, Зап. Сибири, Алтае. Лёт с мая до середины июля. Яйца откладывает под кожицу плодов вишни, черешни, абрикоса, жимолости, обычно по одному, реже по два на плод. Личинки развиваются в плодах, питаясь их мякотью, затем уходят в почву, где окукливаются. Зимуют куколки в пупариях, часть куколок задерживается в развитии ещё на 1—2 года. В Европе В. м. включает неск. рас, связанных с кормовыми растениями.

ВИ́ШНЯ (*Cerasus*), род кустарников и деревьев сем. розовых. Выс. от 2 до 30 м. Листья цельные, цветки в зонтиковидных или кистевидных соцветиях, иногда одиночные или по два. Плод — сочная костянка. Ок. 150 видов, в умеренных и в субтропич. поясах Сев. полушария, гл. обр. в Азии; в СССР — ок. 25 видов. В. кустарниковая(*C. fruticosa*)—характерный элемент кустарниковых степей, встречается также в подлеске сосновых, дубовых, берёзовых, осиновых лесов. Как плодовое дерево культивируют В. обыкновенную (*C. vulgaris*) — вид, неизвестный в диком состоянии, существовал в глубокой древности (косточки В. обнаружены в отложениях палеолита). Небольшое дерево, способное давать корневые отпрыски; перекрёстноопыляемое. Выведено мн. сортов, в т. ч. культурный сорт В. холмовой (*C. collina*) — т. н. Владимирская В. с крупными тёмно-пурпуровыми плодами. Виды с махровыми и ярко окрашенными цветками используют как декоративные. В. Блиновского (*C. blinovskii*), эндемик Копетдага, — в Красной книге СССР. См. рис. 7 в табл. 23. См. также *Черешня*.

ВКЛЮЧЕ́НИЯ КЛЕ́ТКИ, компоненты цитоплазмы, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена или конечных его продуктов. Специфика В. к. связана со специализацией соответств. клеток, тканей и органов. Наиб. распространены трофич. В. к. — капли жира, глыбки гликогена, желток в яйцах. В растит. клетках В. к. представлены гл. обр. крахмальными и алейроновыми зёрнами и липидными каплями. К В. к. относят также секреторные гранулы в железистых клетках животных, кристаллы нек-рых солей (гл. обр. оксалат кальция) в клетках растений. Особый вид В. к.— остаточные тельца — продукты деятельности лизосом.

ВКУС, ощущение, возникающее при действии растворов химич. веществ на рецепторы органов вкуса у животных. Осн. вкусовые ощущения— кислое, солёное, сладкое, горькое — определяются как конфигурацией молекул веществ, адсорбирующихся на специфич. рецепторах органов В., так и деятельностью вкусовой системы. Все сложные вкусовые ощущения образуются комбинацией основных. Кислый вкус определяется концентрацией свободных водородных ионов и взаимодействием кислот со слюной. При одинаковых pH слабая к-та более эффективный раздражитель, чем сильная. Хлористый натрий — единств. вещество, обладающее чисто солёным В. При возрастании мол. массы неорганич. солей их В. меняется от солёного к горькому. Сладкий В. вызывают разл. вещества (сахара́, спирты, аминокислоты и др.), содержащие в молекуле парные гликольные группы. Ощущение горького определяется содержанием в молекуле парных группировок $—NO_2$, N≡, —SH, —CS— и др. Мн. вещества имеют смешанный вкус, напр. горький и сладкий. Однако строгого соответствия между химич. и физич. свойствами веществ и их В. не обнаружено. Сложные ощущения В.— результат одноврем. поступления в нервные центры информации от разных вкусовых, обонятельных, а также болевых, тактильных, температурных рецепторов ротовой полости. Так, жгучий и острый В. зависят от раздражения болевых рецепторов ротовой полости. Минимальные (пороговые) концентрации р-ров, вызывающие ощущение В., неодинаковы для разл. веществ (напр., 0,01—0,05% для NaCl, 0,4% для сахара и 0,00005% для хинина). При продолжит. действии вещества на рецептор вследствие адаптации понижается вкусовая чувствительность к этому веществу. Адаптация к сладким и солёным веществам происходит быстрее, чем к горьким и кислым. В ходе эволюции В. формировался как механизм, определяющий поведенческие реакции, направленные на качеств. выбор пищи. У животных (насекомые, нек-рые рыбы и птицы, мн. млекопитающие) и человека, питающихся смешанной и растит. пищей, сладкие вещества вызывают положительные, горькие — отрицат. реакции. Положит. вкусовая реакция на сладкие вещества не свойственна диким хищникам, отрицат. вкусовая реакция на горькие вещества — насекомоядным. Недостаток тех или иных веществ повышает вкусовую чувствительность к ним и стимулирует их повышенное потребление.

● Бронштейн А. И., Вкус и обоняние, М.— Л., 1956.

ВКУ́СА О́РГАНЫ (organa gustatorium), вкусовые луковицы воспринимают химич. (вкусовые) раздражения. У большинства беспозвоночных В. о. ещё не дифференцированы и служат органами общего химич. чувства (вкуса и обоняния). У насекомых В. о. представлены сенсиллами, расположенными на щупиках и антеннах (жужелицы), ротовых придатках (слепни), на лапках ног (мн. двукрылые и чешуекрылые). У круглоротых В. о. находятся на боковой поверхности щупалец. Для позвоночных характерна корреляция между способом питания животного, числом и распределением В. о. (напр., у рыб в полости рта ок. 20 тыс. вкусовых луковиц, у пресмыкающихся ок. 200, у птиц от 50 до 400, у млекопитающих до 2 тыс.). У рыб, к-рые с помощью вкуса не только определяют пригодность пищи, но и отыскивают её, В. о. могут располагаться, кроме ротовой полости, по всему телу, особенно на губах, усиках, на жабрах. У наземных позвоночных в связи с выходом на сушу В. о. исчезают с поверхности тела и локализуются в полости рта, на языке, нёбе, в гортани и глотке. Восприятие вкусовых веществ связано с экологич. особенностями вида. Так, мн. птицы (напр., перепелы, чайки, скворцы), питающиеся насекомыми или мелкими животными, безразличны к сахарам и чувствительны к горьким веществам, а попугаи, колибри, питающиеся нектаром или фруктами, предпочитают сахара. Желобоватые сосочки языка млекопитающих чувствительны к горьким веществам, а грибовидные — к сахарам. У всех позвоночных В. о., состоящие из 10—15 рецепторных и неск. опорных постоянно обновляющихся клеток, находятся в толще многослойного эпителия слизистой оболочки, с поверхностью к-рой они сообщаются вкусовым каналом. Общая продолжительность жизни рецепторных клеток от 3 до 28 сут. Во В. о. обнаружены белок, образующий специфич. комплексы с сахарами, и ферменты, меняющие активность под влиянием вкусовых веществ. На этом основано предположение, что вкусовые вещества соединяются с молекулами особых «вкусовых» белков, что вызывает возбуждение рецепторной клетки, передающееся в ЦНС посредством проводникового отдела вкусовой системы.

ВКУСОВА́Я СИСТЕ́МА (systema gustatorium), вкусовой анализатор, сложная морфофункц. система, обеспечивающая тонкий анализ химич. раздражителей, действующих на органы вкуса животных. Состоит из периферич. отдела (органов вкуса), проводникового (вкусового нерва) и центрального (в структурах продолговатого мозга, зрит. бугров и коры больших полушарий). Первичное кодирование вкусовых сигналов происходит на уровне хеморецепторов, но осн. роль в появлении вкусовых ощущений играют центр. структуры вкусовой системы. См. *Вкус*, *Вкуса органы*.

ВЛАГА́ЛИЩЕ (vagina), 1) обкладка различных органов у животных и растений, напр. В. сухожилия, В. нервного волокна. В. листа — ниж. часть листа, расширенная в виде желобка или трубки. У мн. растений нижние листья (у нек-рых все) редуцированы и представлены только одними В. Наличие (или отсутствие) и форма В.— постоянный признак, используемый в систематике растений. 2) Впячивание кожных покровов у животных, служащее вместилищем для нек-рых органов (В. пера, В. волоса, В. языка у змей и др.). 3) Конечный отдел половых протоков самок млекопитающих (кроме однопроходных), соединяющий шейку матки и мочеполовой синус, к-рый образует преддверие В. У сумчатых, копытных, грызунов, полуобезьян, приматов В. и преддверие разделены девственной плевой.

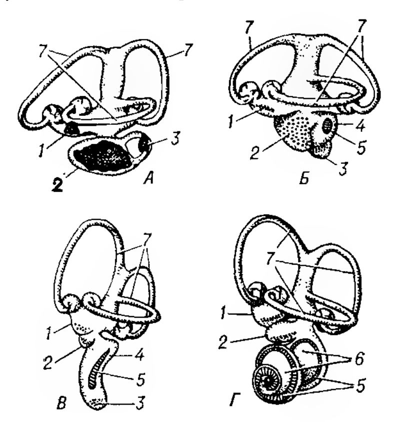
ВЛАСОГЛА́ВЫ, трихоцефалы (*Trichocephalus*), род паразитич. нематод отр. Trichocephalida. Дл. 3—8 см. Передний конец тела почти нитевидный, что облегчает внедрение паразита в ткани хозяина. Паразитируют в кишечнике млекопитающих. Выводимые с экскрементами хозяина яйца развиваются во внеш. среде. 62 вида, распространены всесветно; в СССР — 32 вида. В. человеческий (*T. trichiurus*) — паразит толстого кишечника человека. Дл. самца 3—4 см, самки 3,5—5 см. Проникая в слизистую кишки, В. питаются кровью. Развиваются без промежуточных хозяев. Могут жить в кишечнике до неск. лет. Вызывают заболевание — трихоцефалёз.

ВЛАСОЕ́ДЫ (Trichodectidae), семейство пухоедов. Дл. до 10 мм. Бескрылые насекомые, с тёмными плотными покровами. Св. 200 видов, в СССР — ок. 100. Паразитируют в шерсти млекопитающих. Питаясь ороговевшими частями кожи, прогрызают её. Нек-рые виды В. связаны с определ. животными-хозяевами. Собачий (*Trichodectes canis*) и кошачий (*T. subrostratus*) В. являются промежуточными хозяевами паразитич. ленточного червя — тыквовидного цепня (*Dipylidium caninum*). См. рис. при ст. *Пухоеды*.

ВНЕПЛО́ДНИК, экзокарпий (exocarpium), наружный тонкий слой *околоплодника*.

ВНУ́ТРЕННЕЕ У́ХО (auris interna), перепончатый лабиринт, система сообщающихся друг с другом тонкостенных полостей (мешочков) и протоков, заполненных эндолимфой и погружённых в скелетный (хрящевой или костный) лабиринт; осн. часть органа слуха и орган

равновесия у позвоночных. Щелевидная полость между В. у. и костным лабиринтом содержит перилимфу. В скелетном лабиринте наземных позвоночных образуются овальное окно, в к-рое входит основание стремечка, и круглое (появляется у пресмыкающихся и птиц), закрытое эластичной мембраной, не препятствующей перемещению жидкости В. у. при движении стремечка. Эволюционно В. у. образовалось из органов боковой линии



Лабиринты позвоночных: *А* — рыбы; *Б* — черепахи; *В* — птицы; *Г* — млекопитающего; *1* — утрикулюс; *2* — саккулюс; *3* — лагена; *4* — слуховой сосочек; *5* — основная мембрана; *6* — улитка; *7* — полукружные каналы.

водных позвоночных. Развивается в виде углубления эктодермы в задней части головы. Зачаток В. у. (слуховой пузырёк) дифференцируется на верх. и ниж. отделы. В верх. отделе у всех позвоночных обособляются полукружные каналы, соединённые между собой овальным мешочком (утрикулюсом). В ниж. отделе формируется круглый мешочек (саккулюс) с особым вздутием—лагеной, или улиткой. Оба мешочка вместе наз. преддверием. Рецепторный эпителий стенки В. у. распределяется неравномерно и образует в овальном и круглом мешочках слуховые пятна (макулы) и слуховые (ампулярные) гребни (кристы). Чувствит. клетки макул имеют короткие волоски, а гребней — длинные; все волоски погружены в эндолимфу со взвешенными в ней отолитами. Основания рецепторных клеток всех структур В. у. оплетаются разветвлениями слухового нерва, передающего возбуждение в вестибулярные и слуховые центры мозга при раздражении волосковых клеток смещёнными отолитами. В. у. млекопитающих — трёхцелевой орган: угловое ускорение воспринимают полукружные каналы, линейное — отолиты утрикулюса и саккулюса, частотный анализ звука осуществляет улитка с кортиевым органом.

ВНУ́ТРЕННЯЯ СЕКРЕ́ЦИЯ, образование и выделение специализир. клетками и органами (железами внутр. секреции) биологически активных веществ (гормонов) непосредственно в кровь и лимфу. Термин «В. с.» введён в 1855 К. Бернаром, к-рый предложил выделить группу желёз, не имеющих выводных протоков во внеш. среду. В. с. как функция высокоспециализир. органов характерна гл. обр. для позвоночных. У млекопитающих железы В. с. функционируют как целостная регуляторная система, обеспечивающая поддержание необходимого постоянства внутр. среды организма и координацию деятельности всех его органов и систем. В. с. не тождественна свойству любого органа отдавать в кровь продукты обмена. Она носит специфич. регуляторный характер, обеспечивая быстрое поступление к органам и тканям с кровью гормонов (как правило, в небольшом кол-ве), оказывающих стимулирующее или тормозящее влияние на разл. процессы жизнедеятельности. В ходе эволюции появление В. с. явилось отражением потребности организма в дистантной регуляции. См. также *Гормоны*, *Железы*, *Секреция* и лит. при этих статьях.

ВНУТРИПЛО́ДНИК, эндокарпий (endocarpium), внутр. часть *околоплодника*.

ВНУТРИПОРО́ШИЦЕВЫЕ МША́НКИ, устар. название типа *камптозоев*; раньше считались подклассом *мшанок*.

ВО́БЛА (*Rutilus rutilus caspicus*), подвид обыкновенной плотвы. Полупроходная стайная рыба. Грудные, брюшные и анальный плавники обычно тёмные. Дл. до 35 см, масса до 800 г. Обитает в Каспийском м. недалеко от берегов. Половая зрелость с 2—5 лет. Нерест весной, в реках. Плодовитость 9,9—148 тыс. икринок. Молодь держится на заливаемых весной низинах (полоях), затем скатывается в море. Питается В. моллюсками и др. беспозвоночными. Объект промысла. Численность сокращается.

ВО́ДНО-СОЛЕВО́Й ОБМЕ́Н, совокупность процессов потребления, всасывания, распределения и выделения воды и солей в организме животных и человека. В.-с. о. обеспечивает постоянство осмотич. концентрации, ионного состава, кислотно-щелочного равновесия и объёма жидкостей внутр. среды организма (см. *Гомеостаз*). Первые живые существа возникли в океане; существует сходство (по соотношению осн. ионов) между жидкостями внутр. среды у мн. совр. мор. беспозвоночных и мор. водой. В ходе эволюции организмов сформировалась система жидкостей внутр. среды и выработались механизмы поддержания водного баланса и ионного состава, зависящие от уровня организации и экологич. специализации животных.

Общее содержание воды в организме колеблется от 95—98% у кишечнополостных (медузы, гребневики) до 60—70% у млекопитающих и 45—65% у насекомых. У человека при общем содержании воды ок. 60% массы тела, внутриклеточная вода составляет 40%, межклеточная жидкость — 16%, внутрисосудистая — 4,5%. Характер физико-химич. процессов в тканях определяют ионы (Na^+, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Cl^-, SO_4^{2-}, HCO_3^- и др.), а также микроэлементы. Всасывание электролитов в кишечнике, а у пресноводных животных также в покровах или слизистых оболочках ротовой полости и клоаки, обеспечивает поступление солей в кровь. С кровью или лимфой они переносятся к клеткам организма. По солевому составу вне- и внутриклеточные жидкости резко различаются: в клетках высоко содержание K^+, Mg^{2+} и фосфатов, вне клеток — Na^+, Ca^{2+}, Cl^-. Ионная асимметрия обеспечивается деятельностью плазматич. мембран и связыванием ряда ионов химич. компонентами клеток. Внутри клеток ионы также распределены неравномерно: Na^+ больше в ядре, чем в цитоплазме, Ca^{2+}— в митохондриях. В организме имеются солевые депо — в костной ткани находится осн. масса Ca^{2+}, в печени депонируется ряд микроэлементов.

Характер водного обмена определяется типом *осморегуляции*, к-рая оказывает влияние и на состояние систем выделения солей. У мн. пресноводных и земноводных животных имеются клетки в покровах для сорбции ионов, у мор. *гомойосмотических животных* развиты органы для экскреции солей (солевые железы, спец. клетки в жабрах). У млекопитающих осн. органом регуляции баланса воды и солей служат почки.

Регуляция В.-с. о. осуществляется спец. рефлекторными системами, одна из к-рых реагирует на изменение объёма жидкостей (волюморегуляция), другая — их осмотич. концентрации (осморегуляция); обнаружены специфич. системы регуляции баланса отд. ионов. Уменьшение объёма крови рефлекторно стимулирует секрецию вазопрессина и альдостерона, удерживающего Na^+ в организме. Избыток Ca^{2+} в крови повышает секрецию кальцитонина, снижающего его концентрацию в крови за счёт перехода в кости и выделения почками; гипокальциемия способствует секреции паратиреоидного гормона, усиливающего резорбцию Ca^{2+} из кости и уменьшающего его выделение почками. Деятельность органов и систем, обеспечивающих водно-солевой гомеостаз, координируется ЦНС. В процессе эволюции возрастает точность и эффективность механизма регуляции В.-с. о.

● Гинецинский А. Г., Физиологические механизмы водно-солевого равновесия, М.—Л., 1963; Кравчинский Б. Д., Физиология водно-солевого обмена жидкостей тела, Л., 1963.

ВО́ДНЫЙ РЕЖИ́М РАСТЕ́НИЙ, совокупность процессов поглощения, усвоения и выделения воды растениями. Вода, составляющая 80—95% массы растения, является средой для биохимич. реакций, участвует в фотосинтезе, обеспечивает структуру коллоидов цитоплазмы, определ. конформацию и функциональную активность ферментов и структурных белков клеточных мембран и органоидов. Насыщенность клеток водой (тургор) определяет их рост растяжением, придаёт тканям упругость и ориентирует органы растения в пространстве. Поглощение и передвижение воды в растении происходит под действием присасывающей силы транспирации и нагнетающей силы корневого давления по градиенту водного потенциала в системе почва — растение — атмосфера. Вода, поглощаемая корнями (гл. обр. в зоне корневых волосков), поступает в сосуды центр. цилиндра и далее в побеги. С током воды транспортируются и растворённые в ней питат. вещества, поглощаемые (ионы минеральных солей) или синтезируемые (аминокислоты, цитокинины и др.) в корнях. Достигнув листовой поверхности, меньшая часть воды используется на рост и метаболизм листовых клеток, а большая (до 90%) — выделяется в атмосферу при транспирации и гуттации. Нек-рое кол-во воды может образовываться самим растением в процессе дыхания. Вода, заполняющая сосуды проводящей системы растения, представляет единую гидростатич. систему. Обладая большой силой сцепления молекул, она поднимается на высоту более 10 м. Скорость передвижения воды в растениях зависит от разл. внешних факторов (темп-ра и влажность воздуха, освещённость, влажность и засолённость почвы и т. д.), а также от особенностей самого растения (величина листовой поверхности, протяжённость корневой системы). У хвойных она составляет от 0,5 до 1 см в час, у лиственных — до 40 и более см в час. В тече-

ние суток эти величины меняются, увеличиваясь днём. Масштабы потребления и расходования воды растениями очень велики. За вегетационный период одно растение кукурузы испаряет 200 кг воды, 1 га посева пшеницы — 2—3 т, 35-летняя яблоня — до 26 т. В процессе эволюции растения приобрели различные адаптации, связанные с регуляцией водного режима в конкретных условиях их обитания. По этим признакам их относят к разным экологич. группам: *ксерофитам, суккулентам, гигрофитам, гидрофитам, мезофитам.*

● Слейтер Р., Водный режим растений, пер. с англ., М., 1970.

ВОДОКРА́С, лягушечник (*Hydrocharis*), род растений сем. водокрасовых. Небольшие травы, свободно плавающие на поверхности воды. Листья в розетке, с длинными черешками и плавающими округлыми широкосердцевидными

Водокрас обыкновенный: *а* — зимующая почка.

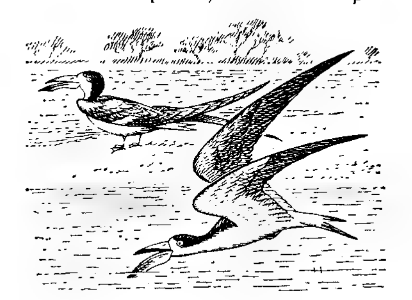
пластинками. Цветки крупные, белые, однополые, опыляются насекомыми. Размножаются гл. обр. посредством длинных горизонтальных побегов (столонов), на концах к-рых летом образуются дочерние особи. 6 видов, в Евразии, Сев. и тропич. Африке, Австралии; в СССР — 2 вида. Растут в водоёмах со стоячей и медленно текущей водой. Широко распространён В. обыкновенный (*H. morsus-ranae*), к-рый часто разводят в аквариумах.

ВОДОКРА́СОВЫЕ (Hydrocharitaceae), семейство однодольных растений порядка частуховых. Многолетние травы, полностью или частично погружённые в воду, отличающиеся большим разнообразием форм. Пресноводные В. (большинство) — длинностебельные виды, с мелкими листочками (напр., элодея), и розеткообразующие виды, с безлистными цветоносами, закреплённые в грунте (виды рода *Ottelia*) или свободно плавающие на поверхности воды (водокрас, телорез). Мор. В.— полностью погружённые в воду растения, с мощными корневищами, лентовидными (дл. до 60 см) листьями у основания коротких побегов. Цветки у В. правильные, с 3 белыми (реже розовыми или жёлтыми) лепестками, у пресноводных — энтомо-, анемо- или анемогидрофильные, у морских — гидрофильные. Плоды ягодообразные, многосемянные, с мясистым околоплодником. 16 родов, ок. 100 видов, в умеренных, субтропич. и гл. обр. тропич. поясах; в СССР — 6 родов (в т. ч. элодея, валлиснерия, телорез, водокрас), 7 видов. Виды родов энгалус (*Enhalus*), талассия (*Thalassia*) и солелюбка (*Halophila*) образуют вдоль берегов Индийского, Тихого и реже Атлантич. океанов обширные подводные заросли. Нек-рые В. используют в пищу, в качестве удобрений, а также как аквариумные растения.

ВОДОЛЮ́БЫ (Hydrophilidae), семейство жуков подотр. разноядных. Внешне сходны с плавунцами, от к-рых отличаются более короткими усиками. Дл. 1—40 мм. Надкрылья обычно чёрные, блестящие. Ок. 1600 видов, во всех частях света, в СССР — более 150 видов. У большинства видов весь цикл развития (кроме окукливания) проходит в воде, нек-рые, напр. чёрный В. (*Hydrophilus atterimus*) дл. 30—40 мм, хорошо плавают с помощью гребных задних ног, другие В. лишь ползают по водным растениям. Яйца откладывают в предварительно сплетённый кокон. Часть видов живёт в навозе, гниющих растит. остатках. Жуки гл. обр. растительноядные, редко хищники, личинки преим. хищники. Ряд видов В.— хозяева паразитич. червей. См. рис. 10 в табл. 28.

ВОДОМЕ́РКИ, неск. семейств клопов (Gerridae, Veliidae, Hydrometridae и др.). Дл. 1—34 мм. Ок. 700 видов, распространены широко, в СССР — св. 40 видов. Обитают на поверхности воды, реже в сыром мху и по берегам водоёмов; виды рода *Halobates* — на поверхности тропич. и субтропич. морей, иногда в открытом океане, в неск. тыс. км от берега. Мелкие В. держатся на заросших водными растениями участках, более крупные быстро скользят по открытой воде (отсюда назв.); размах «шага» до 0,5 м. Питаются соком мелких беспозвоночных и их трупов, всплывающих или падающих на поверхность воды. Пресноводные В. откладывают яйца на водные растения, морские — на плавающие предметы. В СССР обычны виды рода *Gerris*. См. рис. 5, 6 в табл. 30Б.

ВОДОРЕ́ЗЫ (Rynchopinae), подсемейство чайковых; часто В. выделяют в самостоят. семейство. Дл. до 45 см. 3 вида, в тропиках. Обитают в устьях крупных рек и на больших внутр. водоёмах. Внешне похожи на крачек, исключая строение



Африканский водорез (*Rynchops flavirostris*).

клюва — удлинённого, сильно сжатого с боков, с подклювьем, более длинным, чем надклювье. Стайками летают низко над водой, слегка погрузив в воду подклювье, подбрасывая им в воздух найденную добычу, а затем схватывают её. Гнездятся колониями на отмелях. В кладке 3—4 яйца. Насиживает самка.

ВОДОРО́ДНЫЕ БАКТЕ́РИИ, группа бактерий, получающих для роста энергию в результате окисления молекулярного водорода. Обычно эта реакция сочетается с автотрофной ассимиляцией углекислоты. Большинство В. б. хорошо растут также на органич. средах. Окисление H_2 обусловлено образованием фермента гидрогеназы, усвоение CO_2— ферментов рибулозодифосфатного цикла (цикла Калвина). В. б. не представляют единой таксономич. группы (относятся к родам *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Micrococlus*, *Paracoccus*, *Nocardia* и др.). Отличаются от др. литотрофных микроорганизмов высокой скоростью роста, могут быть применены для получения белковой массы. Распространены в почве, водоёмах. К В. б. обычно не относят микроорганизмы, окисляющие H_2 только в анаэробных условиях (метанобразующие и сульфатвосстанавливающие бактерии и др.).

● Заварзин Г. А., Водородные бактерии и карбоксидобактерии, М., 1978.

ВО́ДОРОСЛИ (Algae), сборная группа низших, обычно водных, растений. Одноклеточные (от долей мкм), колониальные и многоклеточные (дл. до 60 м), иногда тканевого строения. Части слоевища не специализированы на фотосинтезирующие и поглощающие. Сосудистая система отсутствует. Ризоиды служат для прикрепления к грунту и лишь у нек-рых паразитных форм поглощают питат. вещества. Синезелёные и прохлорофитовые В. — прокариоты. Их часто считают самостоят. группой или относят к бактериям (см. *Цианобактерии*). Эвгленовые В. иногда относят к простейшим (наличие жгутиков, голозойный тип питания у нек-рых видов). Клетки эукариотич. В. содержат хлоропласты, часто с пиреноидами. Подвижные В. имеют жгутики, иногда глазок и сократит. вакуоли. Наряду с автотрофным у нек-рых В. питание гетеротрофное и голозойное (фаготрофное). Небольшая часть В., относящихся к разным отделам, утратила фотосинтезирующие пигменты и полностью перешла на гетеротрофный тип обмена, в т. ч. к паразитизму. Размножение вегетативное, бесполое и половое (гологамия, изогамия, анизогамия, оогамия). Органы размножения одноклеточные (кроме харовых В.). В отличие от высших растений, В., даже самые крупные, но имеющие жгутиковые стадии, размножаются зооспорами. В зависимости от биохимич. особенностей (набор пигментов, состав клеточной оболочки, тип запасных веществ) и субмикроскопич. строения клеток различают 12 отделов В.: синезелёные, прохлорофитовые, красные, золотистые, диатомовые, криптофитовые, динофитовые, бурые, желтозелёные, эвгленовые, зелёные, харовые; ок. 30 тыс. видов. Обитают в морях (от увлажняемых скал до глубины 200 м и более), в пресных и перенасыщенных солями водоёмах, горячих источниках, в почве, в т. ч. в горах и пустынях. В., обладающие жгутиковыми стадиями, делят на 2 группы: В. с зелёной окраской, имеющие хлорофиллы *a* и *b* (эвгленовые, зелёные, харовые), и В. с жёлто-бурой окраской, к-рые лишены хлорофилла *b* и часто имеют хлорофилл *c* (золотистые, диатомовые, динофитовые, криптофитовые, бурые, желтозелёные). Полагают, что разные отделы В. возникли и эволюционировали независимо от разных групп одноклеточных организмов. Велика роль В. в биосфере как первичных продуцентов органич. вещества: их биомасса в Мировом ок. 1,7 млрд. т, а продукция за год 550,2 млрд. т (неск. более 1/4 всего органич. вещества планеты), или 1,3—2,0 т сухого вещества на 1 га поверхности воды. В.— древнейшие фотосинтезирующие организмы на Земле, создавшие её кислородную атмосферу. От В. произошли растения, заселившие сушу. Мн. одноклеточные В. в симбиозе с грибами образуют лишайники. Геохимич. роль В. связана прежде всего с круговоротом в природе кальция и кремния (отложения диатомитов и др.). Крупные В. используются в пищу, как корм для скота, в ме-

дицине, служат сырьём для получения агара, альгинатов, иода и др.; объект аквакультуры (ламинария, макроцистис, порфира и др.). Многие В.— важное звено в процессе биол. очистки сточных вод. Нек-рые используются как биоиндикаторы загрязнения водоёмов. Наука о В.— альгология. См. табл. 9.

● Жизнь растений, т. 3, М., 1977.

ВОДОСБО́Р, аквилегия (*Aquilegia*), род растений сем. лютиковых. Многолетние травы с тройчатыми сложными листьями. Цветки крупные, одиночные, правильные, разл. окраски, протандричные; опыляются шмелями, бабочками, у нек-рых амер. видов — колибри, возможно самоопыление. Плод — многолистовка. Ок. 100 видов, в умеренном поясе Сев. полушария. В СССР — 27 видов, гл. обр. в Сибири и Ср. Азии; растут б. ч. по лесным полянам, опушкам, пойменным и субальп. лугам. В. обыкновенный (*A. vulgaris*) встречается в Зап. Европе и как одичавшее во многих р-нах Европ. части СССР. Этот и мн. др. виды разводят как декоративные. В. колхидский (*A. colchica*), эндемик Кавказа, и В. трансильванский (*A. transsilvanica*), эндемик Вост. Карпат,— редкие виды, последний — в Красной книге СССР. См. рис. 8 в табл. 22.

ВОДОСВИ́НКИ, капибары (*Hydrochoerus*), род грызунов. Единств. род семейства. Самые крупные из совр. грызунов — дл. тела 100—130 см, хвост очень короткий, масса до 60 кг и более. Покрыты редким, длинным и грубым мехом, между пальцами неполные плават. перепонки. 2 вида, в центр. части Юж. Америки (к В. от Анд), по берегам водоёмов и на болотах лесной зоны. Ведут полуводный образ жизни, хорошо плавают и ныряют. Активны днём. Держатся семьями или небольшими стадами. Питаются прибрежными и водными растениями. Раз в год рождают 2—8 детёнышей. Объект промысла (ради мяса). Хорошо приручаются. См. рис. 32 при ст. *Грызуны*.

ВОДЯНА́Я ПОЛЁВКА, водяная крыса (*Arvicola terrestris*), млекопитающее подсем. полёвок. Дл. тела 14—25 см, хвоста до 15 см. Распространена в Европе, в Северной и частично Передней Азии. В СССР — от зап. границ на В. до Лены и Байкала, чаще по берегам стоячих или слабопроточных водоёмов, особенно в поймах больших рек. Ведёт полуводный, преим. ночной образ жизни, роя в берегах норы. Растительноядная. Детёнышей обычно 6—8, иногда до 14. Численность снижается при высоких паводках, пересыхании водоёмов, вследствие эпизоотий. Наносит ущерб полеводству, лесоводству и садоводству. Осн.носитель возбудителя туляремии. Шкурки В. п.— второстепенный вид пушнины. См. рис. 17 при ст. *Грызуны*.

● Пантелеев П. А., Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы, М., 1968.

ВОДЯНО́Й ОЛЕ́НЬ (*Hydropotes inermis*), млекопитающее сем. оленевых. У самцов длинные клыки, выступающие из-под верхней губы. Уши длинные, широкие. Хвост очень короткий. Окраска буровато-коричневая. Дл. тела 75—100 см, масса 12—15 кг. Распространён в Вост. Китае и на п-ове Корея, в влажных местах (отсюда назв.). Питается тростником и грубыми травами. Самка рождает 1—3 детёнышей. Редок.

ВОДЯНО́Й ОПО́ССУМ, плавун (*Chironectes minimus*), млекопитающее сем. опоссумовых. Дл. тела 35—40 см, хвоста 40—45 см. Хвост в слабой степени хватательный. На задних лапах плават. перепонка. Выводковая сумка открывается назад (в воде отверстие сумки замыкают мышцы). Распространён от Ю.-З. Мексики до С. Аргентины. Обитает по берегам водоёмов. Ведёт полуводный образ жизни. Раз в год рождает до 5 детёнышей. Питается мелкими, в осн. водными, животными. Численность невысока. См. рис. 6 в табл. 49.

ВОДЯНО́Й ОРЕ́Х, рогульник, чилим, водяной каштан (*Trapa*), единственный род сем. водноореховых, или рогульниковых, порядка миртовых. Однолетние водные травянистые растения, иногда свободно плавающие, но обычно прикреплённые ко дну. Неск. десятков видов; иногда их объединяют в один полиморфный вид — В. о. плавающий (*T. natans*), иногда разделяют, насчитывая до 200 видов; распространены в Евразии и Африке от умеренного пояса до тропиков, в небольших пресных водоёмах со стоячей или медленно текущей водой. В СССР насчитывают св. 40 мелких видов, преим. в низовьях Волги, Дона, Днепра, Буга и Днестра, на Д. Востоке, а также в Сибири и на Кавказе. Плоды В. о.— костянковидные («орехи»), с 4 или реже 2 роговидными выступами (отсюда второе назв.); съедобны, имеют также кормовое и лекарств. значение. Третичный реликт, в Красной книге СССР.

ВОДЯНО́Й О́СЛИК (*Asellus aquaticus*), рачок из отряда равноногих. Дл. 12—20 мм. Распространён широко, в прибрежной зоне пресных стоячих и с медленным течением водоёмов. Поедая детрит, водную растительность, упавшие в воду и гниющие листья деревьев, очищает водоёмы. См. рис. 13 при ст. *Ракообразные*.

ВОДЯНО́Й ПАУ́К (*Argyroneta aquatica*), паук сем. Agelenidae. Иногда его, как единств. пресноводного паука, выделяют в самостоят. сем. Argyronetidae с одним родом. Дл. самцов 15—20 мм, самок 10—12 мм. Брюшко покрыто многочисл. волосками, удерживающими под водой запас воздуха для дыхания. Распространён в пресных водоёмах Европы. Питается рачками и личинками водных насекомых. Самка строит из паутины колоколообразное подводное гнездо с запасом воздуха, в к-рое помещает кокон с яйцами и охраняет его до выхода молоди.

ВОДЯНЫ́Е КЛЕЩИ́ (Hydracarina), группа семейств клещей отр. акариформных, обитающих в воде. Пресноводные клещи (Hydrachnellae) дл. обычно 0,3—5 мм. Тело круглое, компактное, часто ярко окрашенное; головогрудь и брюшко слиты. Дыхание трахейное. Хелицеры тонкие колющие, педипальпы срослись в максиллярный орган, вытянутый в хоботок, на конце его — ротовое отверстие. 7 семейств, св. 3000 видов, распространены широко, в чистых стоячих, текучих, реже в подземных водах; в СССР — ок. 500 видов. Хищники, питаются мелкими водными животными, иногда служат пищей рыб. Морские клещи (Halacarae) — мелкие (обычно до 1 мм) формы. 2 сем., св. 200 видов, во всех морях, на разных глубинах, преим. в сублиторали, изредка в пресных водах. Растительноядные или хищники. См. рис. 7, 8 в табл. 30А.

● Соколов И. И., Hydracarina — Водяные клещи (ч. 1—2), М.— Л., 1940—52 (Фауна СССР. Паукообразные, т. 5, в. 2, 5).

ВОДЯНЫ́Е КОЗЛЫ́ (*Kobus*), род полорогих. Дл. тела 125—220 см, выс. в холке 70—130 см. Рога у самцов дл. 30—100 см, прямые или лирообразные, с кольцевыми утолщениями. Средние копыта длинные, заострённые. На шее — грива. 5 видов, в Африке (к Ю. от Сахары), в саваннах, на опушках леса, вблизи водоёмов, в болотистых местах. Хорошо плавают, при опасности часто спасаются в воде. Детёныш обычно 1 (изредка до 3). В. к. Личи (*K. leche*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 11 при ст. *Полорогие*.

ВОДЯНЫ́Е СКОРПИО́НЫ (Nepidae), семейство клопов. Дл. 15—50 мм, тело на конце с длинной дыхат. трубкой. Передние ноги хватательные. Ок. 200 видов, распространены широко; в СССР — 5 видов. Обитают в богатых растительностью пресных стоячих водоёмах, реже в медленно текущих реках. Плавают плохо. Хищники; нападают на мелких водных животных, в т. ч. мальков, наносят ущерб прудовому рыбоводству. В СССР обычны обыкновенный водяной скорпион (*Nepa cinerea*) и ранатра, или водяной палочник (*Ranatra linearis*). См. рис. 1, 2 в табл. 30Б.

ВОЗБУДИ́МОСТЬ, способность живых клеток, органов и целостных организмов (от простейших до человека) воспринимать воздействия раздражителей и отвечать на них реакцией *возбуждения*. Мера В.— *порог раздражения*. В. связана со специфич. чувствительностью клеточных мембран, с их свойством отвечать на действие адекватных раздражителей (напр., химических, механических) специфич. изменениями ионной проницаемости и мембранного потенциала. Интенсивность, длительность и быстрота реакций в ответ на раздражения неодинаковы для разл. тканей. В. как одна из форм *раздражимости* возникла в процессе эволюции в связи с развитием специфич. тканей и прежде всего присуща нервной системе. Термин «В.» используется также для оценки состояния нервной системы, нервно-психич. напряжённости.

ВОЗБУЖДЕ́НИЕ, реакция живой клетки на раздражение, характеризующаяся совокупностью физич., физико-химич. и функциональных изменений в ней. Во время В. живая система переходит из состояния относит. физиол. покоя к деятельности, свойственной данной клетке или ткани. Местное В. свойственно участкам клеточной мембраны, специализированным к восприятию раздражений, приходящих извне (рецепторная мембрана) или от др. нервных клеток (постсинаптич. мембрана). Оно возрастает по мере увеличения силы действия раздражителя и возникает сразу после раздражения. Местное В. связано с повышением избират. проницаемости мембраны к вне- и внутриклеточным ионам и проявляется в виде отрицат. колебания поверхностного (мембранного) потенциала (см. *Деполяризация*). При местном В. важное функц. значение имеют рецепторные и генераторные потенциалы в области контакта (*синапса*) одной нервной или мышечной клетки с аксонами др. нервной клетки. Местное В. не имеет порога, меняется по амплитуде и длительности в зависимости от силы и длительности действия раздражителя, скорости его нарастания и падения. При достижении местным В. пороговой величины (*порога раздражения*) возникает распространяющееся В., к-рое сразу приобретает макс. амплитуду и поэтому подчиняется закону «всё или ничего». В нервных и мышечных клетках В. сопровождается возникновением потенциала действия (ПД), способного без затухания распространяться вдоль всей клеточной мембраны,

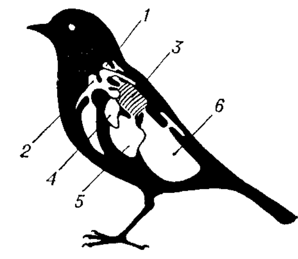
чем обеспечивается быстрая передача информации по нервным волокнам на большие расстояния. ПД в мышечных клетках приводит к активации сократит. аппарата миофибрилл (см. *Мышечное сокращение*), а в нервных клетках вызывает секрецию в окончаниях аксонов химич. веществ — медиаторов, оказывающих возбуждающее или тормозящее влияние на иннервируемые ткани. Во время ПД клетка полностью невосприимчива к стимулам, возбудимость восстанавливается постепенно после окончания ПД (см. *Рефрактерность*).

В реакции В. существ. роль играют электрич., структурные, химич. (в т. ч. ферментативные), физич. (температурные) и др. процессы. Проникновение ионов Na^+ и (или) Ca^{2+} в цитоплазму во время В. активирует ферментативные процессы, восстанавливающие исходное неравенство концентраций ионов Na^+, K^+, Ca^{2+} по обе стороны мембраны и направленные на синтез белков и фосфолипидов для обновления самой мембраны и цитоплазмы. Если местное В. способно более тонко отражать характеристики раздражителя, то распространяющееся В. кодирует эти характеристики частотой нервных импульсов, изменением этой частоты во времени и всей длительностью импульсного залпа, а также способно к передаче этой информации по нервным проводникам. В. и связанное с ним *торможение* — основа всех видов нервной деятельности.

● Экклс Дж., Физиология нервных клеток, пер. с англ., М., 1959; [Ходоров Б. И.], Общая физиология возбудимых мембран, М., 1975.

ВОЗДУ́ШНЫЕ КО́РНИ, придаточные корни, возникающие у растений на надземных побегах высоко над землёй и служащие для поглощения влаги непосредственно из воздуха. Образуют на поверхности многослойную специфич. ткань — веламен, способную конденсировать атмосферную влагу, к-рая через пропускные клетки во внутр. слое коры проходит в центр. цилиндр. Характерны для лиан и эпифитов (из сем. орхидных, ароидных и др.). У нек-рых тропич. деревьев (напр., индийского баньяна) В. к. свешиваются с ветвей, достигают почвы и становятся корнями-подпорками. У мангровых деревьев В. к. — ходульные, создающие опору в зыбком грунте, а также дыхательные, к-рые начинают расти подземно, а затем выходят на поверхность.

ВОЗДУ́ШНЫЕ МЕШКИ́, воздухоносные полости, соединённые с дыхат. путями, ротовой полостью или пищеводом у мн. наземных позвоночных. В В. м. газообмен не происходит. К ним относятся голосовые мешки бесхвостых земноводных, лёгочные мешки пресмыкающихся. У птиц система В. м., объём к-рых изменяется при вдохе и выдохе, служит для аэрации лёгких, терморегуляции организма, изменения плотности тела при плавании и нырянии. Выросты В. м. заходят в полости костей (пневматизация скелета). У млекопитающих к В. м. относятся гортанные мешки, мешковидные выросты евстахиевых труб, спускающиеся спереди по шее (непарнокопытные, даманы), мешки, отходящие от трахеи (у самцов полосатого тюленя) или от пищевода (у самцов моржей).



Воздушные мешки птиц: *1* — шейный мешок; *2* — межключичный мешок; *3* — лёгкое; *4* — передний грудной мешок; *5* — задний грудной мешок; *6* — брюшной мешок.

У растений В. м. возникают в пыльцевых зёрнах вследствие расхождения слоёв экзины, характерны для пыльцы мн. ветроопыляемых растений, гл. обр. хвойных.

ВО́ЛКИ (*Canis*), род волчьих. Дл. тела 70—160 см, пушистого хвоста 20—50 см. Конечности длинные. Линяют В. 2 раза в год. 6 видов: волк, шакал, койот и др., в Евразии, Африке, Сев. и Центр. Америке, Гренландии; в СССР — 2 вида. У волка (*C. lupus*) дл. тела 105—160 см, хвоста 29—50 см. Обитает в Евразии и Сев. Америке, в СССР — повсеместно, кроме Соловецких о-вов, юж. части Крыма, нек-рых о-вов Д. Востока и Полярного бассейна. Наиб. многочислен в степи, в р-нах вольного выпаса скота; в тайге редок. Живёт парами, образуемыми на всю жизнь, зимой иногда стаями. Беременность 62—75 дней, волчат 3—13, обычно 4—6. Скрещивается с домашними собаками. Питается преим. животной пищей. Выполняет роль санитара, поедая павших и заболевших животных, регулирует численность копытных в естественных биоценозах. Может наносить ущерб животноводству и охотничьему х-ву; в СССР охота на В. разрешена в любое время года. Истреблён в ряде стран Европы, в Японии, юж. р-нах Канады, почти по всей терр. США и Мексики, в СССР — в ряде областей Европ. части. Родоначальник *домашней собаки*. 3 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП.

● Павлов М. П., Волк, М., 1982; Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология, М., 1985.

ВОЛНИ́СТЫЙ ПОПУГА́Й (*Melopsittacus undulatus*), птица отр. попугаеобразных. Дл. до 20 см. Оперение зелёное. Распространён в засушливых р-нах Австралии. Гнёзда в дуплах и трещинах деревьев; в кладке до 6 яиц, иногда гнездится дважды в год. Вне периода гнездования держится стаями (иногда сотнями тысяч особей). Питается только семенами. В. п. в неволе неприхотлив, легко размножается и менее криклив, чем др. попугаи. Выведен ряд пород В. п.: с белым, жёлтым, синим и лиловым оперением. См. рис. 17 в табл. 47.

ВОЛНУ́ШКА РО́ЗОВАЯ, волжанка (*Lactarius torminosus*), гриб рода млечник. Шляпка диам. 4—15 см, у молодого гриба выпуклая, затем широковоронковидная с завёрнутым пушистым краем, розовато-красная с концентрич. зонами, пушисто-волокнистая. Пластинки прикреплённые или нисходящие, тонкие. Ножка ровная, беловато-розовая, полая. Мякоть палевая, млечный сок белый, горький. Распространена в Евразии, в СССР — в Европ. части, Зап. Сибири. Растёт в смешанных лесах с июля по октябрь. Используется в пищу в засоленном виде после предварит. вымачивания или отваривания.

ВО́ЛНЫ ЖИ́ЗНИ, колебания численности особей, характерные для любой популяции живых организмов. Термин ввёл С. С. Четвериков (1905). В. ж. могут быть сезонными (периодическими), генетически обусловленными, и несезонными (апериодическими), обусловленными непосредственным воздействием на популяцию разл. абиотич. и биотич. факторов окружающей среды. Длина В. ж. прямо пропорциональна продолжительности цикла развития организмов. Часто В. ж. сопровождаются пульсацией границ популяции. В. ж., или популяционные волны,— один из четырёх элементарных эволюц. факторов, наряду с мутациями, изоляцией и естеств. отбором. Их эволюц. значение сводится к случайным изменениям концентрации разл. мутаций и генотипов, содержащихся в популяциях, а также к изменению направления и интенсивности отбора. В. ж. могут быть опасны для выживания малочисленных популяций. См. также *Популяция*.

● Четвериков С. С., Волны жизни, в кн.: Проблемы общей биологии и генетики, Новосиб., 1983, с. 76—83.

ВОЛНЯ́НКИ (Lymantriidae, Orgyidae), семейство ночных бабочек. Крылья в размахе 25—70 мм. Хоботок рудиментарный или отсутствует (бабочки не питаются). Часто выражен половой диморфизм, у нек-рых видов самки бескрылые. Ок. 3000 видов, наиб. многочисленны во влажных тропич. лесах Азии и Африки; в СССР — св. 60 видов, преим. в лесной зоне. Гусеницы с волосяным покровом, часто в виде кистей и щёток; есть виды со жгучими волосками. Питаются листьями гл. обр. древесных растений, почти все полифаги. Куколки в коконах из рыхлой шелковинной ткани. Зимуют чаще гусеницы, нередко яйца или куколки. Мн. В. могут повреждать деревья в лесах и садах, особенно непарный шелкопряд, монашенка, златогузка, в меньшей степени — краснохвост. См. рис. 9, 10 в табл. 27.

● Кожанчиков И. В., Волнянки (Orgyidae), М.—Л., 1950 (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые, т. 12. Новая сер. № 42).

ВОЛО́ВЬЯ ПТИ́ЦА (*Molothrus ater*), птица сем. трупиаловых. Дл. в среднем 16 см. У самца голова и шея бурые, остальное оперение чёрное, с зелёным блеском; самка серовато-бурая. Распространена на Ю. Канады и в США. Обитает на полях и пастбищах, часто в смешанных стаях вместе с др. видами трупиалов. Гнездовой паразит — подкладывает яйца в гнёзда овсянок, американских славок и др. мелких птиц. Питается семенами и насекомыми; часто склёвывает насекомых и клещей на спинах коров (отсюда назв.).

ВОЛОДУ́ШКА (*Bupleurum*), род растений сем. зонтичных. Однолетние или многолетние травы, реже полукустарники и кустарники. Листья цельные. Цветки б. ч. жёлтые, в сложных зонтиках. Св. 150 видов, гл. обр. в Евразии, Сев. Африке. В СССР — ок. 60 видов, преим. на Кавказе и в Ср. Азии. Размножаются семенами. В. круглолистная (*B. rotundifolium*) — однолетний сорняк, в Европ. части и на Кавказе. В. золотистая (*B. aureum*) — многолетник, растущий в лесах по опушкам, на горных лугах в Европ. части, Сибири и Ср. Азии. В. кустарниковая (*B. fruticosum*) — вечнозелёный кустарник из Средиземноморья, декор. растение на Юж. берегу Крыма, где нередко дичает. В. многожилковая (*B. multinerve*)— лекарств. растение.

ВОЛОСА́ТИКИ (Gordiacea), класс первичнополостных червей. Тело волосовидное, дл. от неск. см до 1,5 м, толщина 0,5—2 мм. Паразиты насекомых и ракообразных. Кишечник частично редуциро-

ван (в теле живого-хозяина питаются осмотически). Выделит. органов нет. Нервная система состоит из окологлоточного кольца, от к-рого отходит брюшной нервный ствол. Раздельнополы. 5 отрядов, ок. 300 видов, в СССР — более 30 видов. Взрослые В. живут в пресных водоёмах или морях. Откладывают миллионы яиц, склеенных в виде белых шнуров. Свободноживущие личинки через нек-рое время с помощью подвижного вооружённого хоботка внедряются в тело промежуточного хозяина (обычно личинки хирономид, стрекоз, подёнок), где инцистируются и остаются до попадания в более крупное хищное насекомое (окончат. хозяин). В окончат. хозяине вырастают во взрослых червей и через покровы его тела выходят во внеш. среду (хозяин при этом обычно гибнет). Полный цикл развития более года. В пресных водоёмах широко распространён обыкновенный В. (*Gordius aquaticus*) дл. до 1 м. В кожу человека (вопреки бытующему представлению) никогда не внедряется.

ВОЛОСА́ТЫЙ НОСОРО́Г, шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), вымершее млекопитающее сем. носорогов. Известен из плейстоцена Европы (исключая Ю.) и Сев. Азии. Был сходен с совр. носорогами, но крупнее (выс. в плечах более 2 м) и покрыт густой шерстью. Тело массивное с жировым горбом на шее; на голове два рога: передний — на носу, дл. до 1 м, задний — маленький. Вместе с мамонтами обитал в тундрах и лесотундрах. Питался травой, хвоей, кустарниками и молодыми побегами деревьев. Человек древнего каменного века охотился на В. н., сохранились его наскальные изображения. Трупы В. н., иногда с сохранившейся шерстью, находят в мёрзлых грунтах (Сибирь), в затвердевшей нефти — озокерите (Зап. Украина). См. рис. в табл. 7Б.

ВО́ЛОСЫ (pili), роговые нити, производные эпидермиса кожи у млекопитающих животных и человека. Совокупность В. образует волосяной покров кожи, к-рый защищает её поверхность от повреждений и охлаждения. У нек-рых животных В. превратились в щетину (свиньи), иглы (ёж, дикобраз) или роговые щитки (броненосцы); у животных с утолщённым эпидермисом (носорог) или сильно развитым жировым слоем (китообразные) — редуцированы. В. делятся на направляющие, пуховые и осязательные (вибриссы). На 85—91% состоят из кератина. Каждый В. обычно имеет 3 слоя — кутикулярный, корковый (как правило, пигментированный) и сердцевинный (может отсутствовать) — и разделяется на стержень (часть В., выступающая на поверхности кожи) и корень. Корневая часть В. располагается в толще кожи в эпителиальном влагалище, окружённом соединительнотканной сумкой (влагалище и сумка составляют фолликул В.), и заканчивается расширением (волосяная луковица), в дно к-рого вдаётся соединительный волосяной сосочек, богатый кровеносными сосудами. Эпителиальные клетки ниж. половины волосяной луковицы являются матриксом, обусловливающим рост В. Волосяной фолликул (развивается за счёт врастания эпидермиса в дерму) периодически продуцирует В. (фаза роста сменяется фазой покоя). Во время роста В. клетки волосяного матрикса размножаются (В. удлиняется), в фазе покоя матрикс атрофируется, в результате чего корень В. рассасывается и волосина выпадает из фолликула. Ещё до выпадения В. эпителиальное влагалище вновь врастает в слой дермы, окружает старый волосяной сосочек и начинается рост нового. У большинства животных происходит периодич. смена волосяного покрова (линька).

У человека до 8 мес утробного развития тело покрыто первичными, или плодными, В. (лануго); к моменту рождения В. остаются только на голове, бровях, ресницах; к началу полового созревания появляются на лобке, в подмышечных впадинах, а у мужчин — также на теле и лице. Скорость роста В. у новорождённых 0,2 мм/сут, позднее увеличивается до 0,3—5 мм/сут. Общая продолжительность жизни волос зависит от участка тела и типа волос; напр., брови, ресницы и подмышечные В. выпадают через 3—4 мес, В. головы — через 4—6 лет. У взрослых, в зависимости от участка тела, кол-во В. на 1 см² колеблется от 40 до 880. Форма В. на голове (прямые, волнистые, курчавые) и степень развития бороды — важные антропологич. признаки.

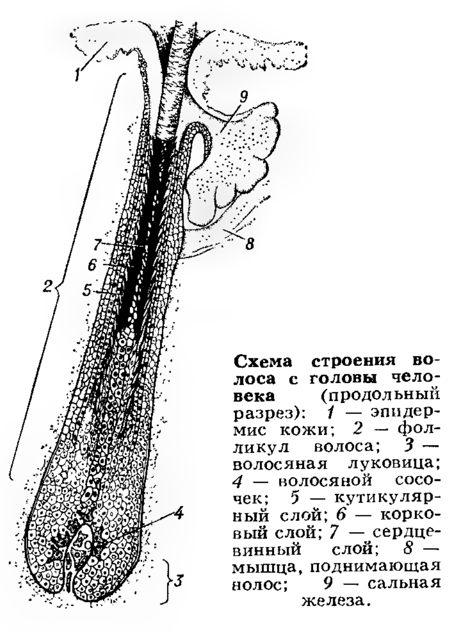


Схема строения волоса с головы человека (продольный разрез): *1* — эпидермис кожи; *2* — фолликул волоса; *3* — волосяная луковица; *4* — волосяной сосочек; *5* — кутикулярный слой; *6* — корковый слой; *7* — сердцевинный слой; *8* — мышца, поднимающая волос; *9* — сальная железа.

ВОЛОСЯНЫ́Е КЛЕЩИ́ (Myobiidae), семейство клещей отр. акариформных. Дл. 0,1—0,7 мм. Ок. 300 видов, в СССР — ок. 50. Наружные паразиты преим. мелких млекопитающих, обитающие в их шерсти. Ротовыми органами В. к. прикрепляются к волосам хозяина, высасывают содержимое волосяного фолликула, лимфу и плазму крови. Могут вызывать чесоткоподобные раздражения кожи. К В. к. близки железницы (сем. Demodicidae), обитающие в сальных железах и волосяных сумках млекопитающих, напр. железница угреватая (*Demodex folliculorum*). См. рис. 4 в табл. 30А.

ВОЛЧКИ́, малые выпи (*Ixobrychus*), род цаплевых. Дл. ок. 35 см. Тело, сжатое с боков, приспособлено для жизни в густых зарослях. Пальцы длинные, с острыми когтями. Принимая защитную позу, вытягиваются вертикально; рыжие тона оперения хорошо маскируют птицу в сухих зарослях. 7 видов, в умеренных и тропич. поясах. В СССР 2 вида: волчок (*I. minutus*), к З. от Алтая, и амурский волчок (*I. eurythmus*), в Приамурье и Приморье. Китайский волчок (*I. sinensis*) встречается (возможно, гнездится) на Ю. Сахалина и на о. Кунашир. Перелётные птицы. Селятся отдельными парами у водоёмов. Гнёзда в зарослях тростника и высокой травы, реже на деревьях. В кладке 3—9 яиц.

ВО́ЛЧНИК, волчеягодник, дафна (*Daphne*), род растений сем. волчниковых. Кустарники с очередными, редко супротивными листьями. Цветки в головчатых соцветиях или в коротких кистях, редко в пучках по 2—5 в пазухах листьев, опыляются насекомыми. Плод — костянка (распространение птицами). Ок. 70 видов, в Сев. полушарии, в СССР — ок. 20 видов. Широко распространён В. обыкновенный, или волчье лыко (*D. mezereum*), растущий в тенистых лесах Европ. части, Кавказа и Зап. Сибири. Цветки душистые, белые или розовые, распускаются ранней весной до появления листьев. Все части растения ядовиты. Медоносные и декор. растения. 4 вида в Красной книге СССР.

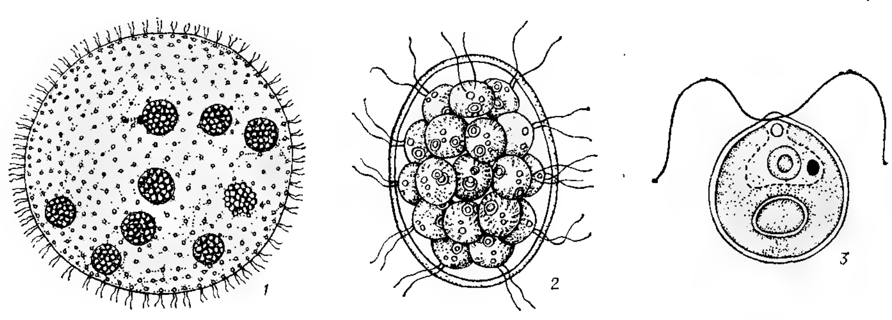
ВО́ЛЧНИКОВЫЕ, волчеягодниковые, порядок (Thymelaeales) двудольных растений и единственное его сем. (Thymelaeaceae). Близки к порядку мальвовых и молочайных и имеют общее с ними происхождение. Кустарники, реже деревья, редко полукустарники или травы. Листья очередные или супротивные, цельные. Цветки б. ч. правильные и обоеполые, протогиничные, опыляются насекомыми; характерна каулифлория. Околоцветник обычно трубчатый, 4—5-членный. Плод нераскрывающийся, сухой или сочный, ягодообразный или костянковидный, реже — коробочка. Семена со скудным эндоспермом или без него, редко с обильным; разносятся животными (нек-рые птицы, шимпанзе, антилопы). Св. 750 видов, ок. 50 родов, по всему земному шару, за исключением полярных областей; в СССР — 7 родов, в т. ч. волчник, ок. 40 видов.

ВО́ЛЧЬИ, псовые, собачьи (Canidae), семейство хищных. Известны с верхнего эоцена. Дл. тела от 40 до 160 см. Морда острая, уши стоячие. Конечности пальцеходящие, передние 5-палые (исключая гиеновую собаку), задние 4-палые. Окраска разнообразная. 12 совр. родов: енотовидные собаки, песцы, фенеки, гривистые волки, красные волки, гиеновые собаки, кустарниковые собаки, большеухие лисицы (во всех по 1 виду), волки, лисицы и др. — всего 35 видов. На всех материках, кроме Антарктиды, в СССР — 8 видов из 5 родов. Моногамы, многие образуют пары на длит. срок. Размножаются 1 раз в год. У большинства самец принимает участие в воспитании детёнышей; активны преим. в сумерки и ночью. Для мн. В. характерна сложная популяционная организация (семьи, стаи). Охотятся, чаще преследуя добычу, поэтому развито обоняние. Объект пушного промысла, пушного звероводства. Поедают вредных грызунов, нек-рые наносят ущерб животноводству. Могут быть носителями бешенства. 8 видов и 2 подвида в Красных книгах МСОП и СССР.

ВОЛЬВО́КС (*Volvox*), род вольвоксовых водорослей. Колония в форме шара (диам. до 3 мм), на периферии к-рого в один слой расположено от 200 до 50 тыс. клеток, соединённых между собой протоплазматич. нитями. Каждая клетка с 2 жгутиками. Ок. 20 видов, в пресных водоёмах, в СССР — 4 вида. См. рис. 1 при ст. *Вольвоксовые водоросли*.

ВОЛЬВО́КСОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Volvocophyceae), класс зелёных водорослей. Одноклеточные (дюналиелла, хламидомонада) или колониальные (вольвокс,

пандорина) организмы, подвижные в вегетативном состоянии. Клетки обычно имеют чашевидный хлоропласт с пиреноидом, красный глазок, пульсирующие вакуоли и 2 (реже 4, 8) одинаковых жгутика. Размножение бесполое: у одноклеточных В. в., лишённых оболочки,— продольным делением клеток, у одноклеточных В. в. с оболочкой — зооспорами, у колониальных — путём соединения зооспор в новые колонии внутри материнских клеток.



Вольвоксовые водоросли: *1* — вольвокс золотистый (*Volvox aureus*); *2* — пандорина (*Pandorina morum*); *3* — хламидомонада хоботковая (*Chlamydomonas proboscigera*).

Половой процесс — гологамия, изогамия, гетерогамия или оогамия. В СССР — 52 рода, 250 видов, типичные представители планктона. Обитают преим. в мелких, часто пересыхающих водоёмах, иногда в почве. При массовом развитии вызывают «цветение» воды.

● Определитель пресноводных водорослей СССР, в. 13, Л., 1980.

ВОЛЬФА́РТОВА МУ́ХА (*Wohlfahrtia magnifica*), насекомое сем. саркофагид. Дл. 9—14 мм, тело пепельно-серое, усики и ноги чёрные. Распространена на Ю. Европы, в Сев. Африке, Центр. и Ср. Азии. Мухи держатся на цветках, трупах животных, в помещения не залетают. Живородящие, отрождают 120—200 личинок дл. ок. 1 мм, паразитирующих на позвоночных, в осн. млекопитающих, иногда на человеке; откладывают их на ранки, в уши, глаза, рот, нос, откуда личинки проникают в лобные пазухи, носовую и гайморову полости, вызывая тяжёлые заболевания — миазы. Личинки развиваются 3—5 сут (дл. до 18 мм), затем вываливаются из ран и окукливаются в земле. В год до 6 поколений. Заражаются в осн. молодые животные, в каждом может быть до неск. десятков и даже сотен личинок. Ослабленные личинками животные иногда погибают.

ВО́ЛЬФОВ КАНА́Л (ductus Wolffi; по имени К. Ф. Вольфа), выводной проток первичной почки (мезонефроса) у позвоночных. Впервые появляется у хрящевых рыб из зачатка первичнопочечного протока. У костных рыб и у самок земноводных является мочеточником. У самцов земноводных В. к. выполняет функцию мочеточника и семяпровода. У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, в связи с появлением тазовой почки (метанефроса) со вторичным мочеточником, функционирует лишь у зародышей, во взрослом состоянии у самцов становится семяпроводом, у самок редуцируется. У млекопитающих из выроста В. к. развиваются мочеточник, почечная лоханка, чашечки и система собирательных трубок. У самцов его элементы участвуют в образовании половых органов.

ВОЛЮТИ́Н, метахроматические гранулы, цитоплазматич. включения в виде гранул полифосфата у микроорганизмов. Впервые описаны у бактерии *Spirillum volutans* (отсюда назв.). При окраске В. нек-рые красители (метиленовый синий, толуидиновый синий) изменяют цвет (метахромазия). В.—внутр. резерв фосфатов, за счёт к-рого клетка может при недостатке фосфора в среде осуществить ещё неск. делений. Мн. бактерии накапливают В. при недостатке нек-рых компонентов питания. Дрожжи, коринебактерии, микобактерии обычно образуют В. на последних стадиях роста.

ВОМБА́ТОВЫЕ (Phascolomyidae, или Vombatidae), семейство сумчатых. Известны с миоцена Австралии. Дл. тела 67—105 см, масса 15—27 кг. Хвост рудиментарный. Конечности с большими когтями. На задних лапах первый палец недоразвит, второй и третий частично срастаются. Выводковая сумка открывается назад. Сосков 2. Зубы с постоянным ростом, резцы крупные, сзади лишены эмали; есть диастема. 2 рода, 2 или 3 вида, на Ю.-В. Австралии, в Тасмании, на о. Флиндерс в прол. Басса. Обитают в равнинных и горных лесах,в саваннах. Живут в норах (дл. до 30 м). Растительноядные. Раз в год рождают 1 детёныша. 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 20 в табл. 49.

ВОРОБЕ́Й (*Passer*), род ткачиковых. Дл. 12—14,5 см. Для самцов мн. видов В. характерно чёрное пятно на горле. 18 видов, в Евразии, Африке, 2 вида завезены в Сев. Америку и др. места. В СССР— 7 видов В.: домовый (*P. domesticus*) и полевой (*P. montanus*) — спутники человека на большей части терр. страны; индийский (*P. indicus*) — связан с поселениями человека в Ср. Азии и Юж. Казахстане, а черногрудый (*P. hispaniolensis*) и в Закавказье; пустынный (*P. simplex*) и саксаульный (*P. ammodendri*) — в пустынях Ср. Азии; рыжий (*P. rutilans*) — только на Сахалине и Юж. Курильских о-вах. Почти все В.— стайные, а в период гнездования — колониальные птицы. Выкармливают птенцов в осн. насекомыми; взрослые В. питаются семенами, индийский и черногрудый В. повреждают посевы зерновых. Пустынный В.— в Красной книге СССР. См. рис. 24 в табл. 46.

ВОРОБЬИНООБРА́ЗНЫЕ (Passeriformes), отряд птиц. Известны начиная с верх. миоцена. Преим. мелкие и ср. величины птицы, значит. различающиеся по внеш. виду, образу жизни, условиям обитания и способам добывания пищи. Самцы у большинства крупнее самок. У многих выражен половой диморфизм в окраске. Приспособлены к жизни на деревьях, немногие В., видимо вторично, перешли к жизни на земле или скалах, нек-рые добывают пищу в воде. Св. 5 тыс. видов, т. е. ок. $^3/_5$ всех видов птиц; 4 подотр.: рогоклювы, тираны, примитивные воробьиные и певчие воробьиные. Космополиты (отсутствуют лишь в Антарктике и на нек-рых океанич. о-вах), особенно многочисленны в тропич. лесах. В СССР ок. 300 гнездящихся видов и ок. 30 залётных певчих воробьиных. Для всех В. характерно развитие по птенцовому типу, в связи с чем высоко развито гнездостроение. Почти все моногамы. Насиживают и выкармливают птенцов у большинства самка и самец. Часто в год две и более кладок, преим. по 4—8 яиц. В тропиках преим. оседлые или кочующие, в умеренных поясах — перелётные. Вне периода гнездования многие образуют стайки. Пища чаще смешанная, поедают насекомых (в т. ч. наносящих ущерб сел. и лесному х-ву) и семена сорняков, лишь немногие (воробьи, ткачики) могут повреждать посевы зерновых и др. культур. В Красных книгах МСОП (84 вида и 66 подвидов) и СССР (5 видов). См. табл. 46.

ВО́РОН (*Corvus corax*), птица сем. врановых. Самая крупная птица отр. воробьинообразных. Дл. до 70 см, масса до 1,6 кг. Массивный клюв, ноги и всё оперение чёрные. Спорадически распространён в Евразии (исключая Ю.-В.), Сев. Африке, Сев. и Центр. Америке, в СССР — от сев. окраины лесов до пустынь и гор на Ю. страны, в горах до выс. 4000 м; в тундре нередок во время кочёвок. Гнёзда на деревьях и скалах. Всеяден, но преобладает животная пища.

ВО́РОНИЙ ГЛАЗ (*Paris*), род многолетних трав сем. триллиевых (Trilliaceae) порядка смилаксовых, часто относят к сем. лилейных. Листья яйцевидные или ланцетные, мутовчатые. Цветок одиночный, верхушечный. Ок. 30 видов, в Евразии, в СССР — 5 видов. Наиб. распространён В. г. обыкновенный (*P. quadrifolia*), в лесах и во влажных местах — в Европ. части СССР, на Кавказе и в Сибири. Плод — чёрная ягода, напоминает глаз вороны (отсюда назв.). Всё растение ядовито, особенно ягоды.

ВОРОНИ́КА, водяника, шикша (*Empetrum*), род растений сем. водяниковых порядка вересковых. Небольшие вечнозелёные кустарнички с распростёртыми ветвями. Листья мелкие, узкие, с завёрнутыми краями; цветки мелкие, пазушные, одиночные, однополые (растения однодомные или двудомные) или обоеполые. Плод — чёрная или красная ягодовидная костянка с водянистым (отсюда второе назв.) и чуть сладковатым соком. Ок. 16 видов (по др. данным, 2—3), в Голарктич. и Антарктич. областях (Чилийские Анды, Огненная Земля, Фолклендские о-ва и о-ва Тристан-да-Кунья). В СССР — 8 видов, по моховым и каменистым тундрам, на сфагновых болотах, реже на песчаных дюнах, в лесах и альп. поясе гор. Ветроопыляемые; размножаются семенами. Плоды В. чёрной (*E. nigrum*) употребляют в пищу.

ВО́РОНО́ВЫЕ, врановые (Corvidae), семейство певчих воробьиных. Положение В. в системе отряда спорно: по анатомич. особенностям стоят довольно низко, но им свойственны сложные поведенческие реакции. Нек-рые способны к звукоподражанию (могут имитировать голос человека). Дл. 18—70 см. Клюв и ноги сильные, ноздри прикрыты щетинками, крылья, как правило, широкие. 26 родов, 104 вида, распространены всесветно, кроме Нов. Зеландии и нек-рых

океанич. о-вов. В СССР 16 видов: ворон, серая и чёрная вороны, сорока, сойка, кукша, клушица, кедровка, саксаульная сойка, галка, грач и др. Многие В.— стайные птицы, нек-рые гнездятся колониями. Гнёзда на деревьях (открыто или в дуплах), на скалах, строениях, в норах или на заломах тростника. В кладке 3—10 яиц, насиживает самка, у нек-рых самка и самец. Всеядны, многие поедают грызунов и насекомых; нек-рые повреждают посевы, уничтожают гнёзда птиц и молодняк промысловых зверей. 2 вида в Красной книге МСОП.

● Goodwin D., Crows of the world, L., 1976.

ВОРО́НЫ, два близких вида птиц сем. вороновых — серая В. (*Corvus cornix*) и чёрная В. (*C. corone*); иногда их считают подвидами одного вида *C. corone*. Дл. в среднем 47 см. У серой В. оперение серое с чёрным, у чёрной — всё чёрное. На границах ареалов этих видов встречаются гибриды переходной окраски. Чёрная В. населяет крайний З. Европы, Азию (к В. от Енисея и частично Ср. Азию) и Сев. Америку; на остальном пространстве Евразии и на С.-В. Африки — серая В. Гнездятся в лесах и парках, иногда в зарослях тростника. Благодаря способности к сложным формам поведения и умению приспосабливаться к разл. условиям среды серая В. становится всё более обычной в городских ландшафтах. Местами вредят охотничьему х-ву, разоряя гнёзда уток и др. птиц.

ВОРОТНИЧКО́ВЫЕ КЛЕ́ТКИ, хоаноциты, клетки эпителия, выстилающие внутр. полость тела губок. Снабжены жгутиком, основание к-рого окружено цитоплазматич. «воротничком» из множества микроворсинок. В зависимости от локализации В. к. различают 3 типа строения губок. В. к. создают направленный ток воды в теле губки, захватывают и переваривают пищевые частицы, могут выходить из эпителиального слоя и превращаться в свободные амебоциты. В. к. сходны с одноклеточными воротничковыми жгутиконосцами.

ВОРО́ТНЫЕ СИСТЕ́МЫ, сосудистые системы, образованные венами, распадающимися в органах на капилляры, к-рые затем опять собираются в вены, выходящие из органа. В. с. есть в печени, почках, надпочечниках, гипофизе. У всех позвоночных воротная вена печени идёт от желудочно-кишечного тракта к печени, где распадается на богатую сеть капилляров (у земноводных и пресмыкающихся в образовании В. с. печени участвует брюшная вена). Обеспечивает отложение питат. веществ (гликоген и др.) и обезвреживание ядовитых продуктов обмена, образующихся при пищеварении. У низших позвоночных (за исключением круглоротых) имеется В. с. почки, капилляры к-рой оплетают почечные канальцы мезонефроса, способствуя процессу реабсорбции воды и разл. веществ из венозной крови, поступающей от органов движения (у рыб — от хвоста, у наземных животных — от задних конечностей). У амниот с развитием метанефроса и усложнением строения почечных канальцев значение В. с. почки падает. У наземных позвоночных существует В. с. гипофиза, связанная с системой нейросекреции, у змей — В. с. надпочечников.

ВОРСИ́НКИ (villi), микроскопич. выросты внутр. оболочек ряда органов гл. обр. у позвоночных. В. слизистой оболочки тонкой кишки, увеличивающие её поверхность, имеют выс. 0,3—0,5 мм, толщину ок. 0,1 мм. Образованы кишечным эпителием, а также соединит. тканью, богатой мышцами, кровеносными и лимфатич. сосудами, нервами. Кол-во их в кишечнике человека ок. 4 млн., общая пл. ок. 43 м². Через стенки В. происходит активное всасывание пищевых веществ в кровь и лимфу. Мышечные сокращения В. способствуют перемешиванию пищи в полости кишки и продвижению поступивших через её эпителиальные клетки (энтероциты) питат. веществ по кровеносным и лимфатич. сосудам. Клетки эпителия В. слущиваются и постепенно заменяются новыми, размножающимися в криптах — впячиваниях слизистой оболочки. Поверхностные эпителиальные клетки В., обращённые в просвет кишки, имеют выросты клеточной мембраны — *микроворсинки*, образующие щёточную каёмку. У беспозвоночных В. нет, однако кишечный эпителий с микроворсинками обычен у многих из них. В. наз. выросты синовиальной (слизистой) оболочки суставных капсул, покрытые эпителиоподобным слоем синовиальных клеток, а также выросты одной из зародышевых оболочек — хориона.

ВОРСЯ́НКА (*Dipsacus*), род растений сем. ворсянковых. Двулетние или реже многолетние, б. ч. высокие травы с шиповатыми стеблями. Мелкие цветки собраны в продолговатые или шаровидные соцветия. 15—20 видов, в умеренном и тропич. поясах Евразии и в тропиках Африки, большинство в странах Средиземноморья. В СССР — 7 видов. С древности возделывается двулетняя, неизвестная в диком состоянии В. посевная (*D. sativus*). Её соплодия с жёсткими, упругими, заострёнными прицветными чешуями-зацепами (т. н. ворсовальные шишки) применяют для ворсования тканей (начёсывания ворса). В СССР возделывается в Крыму, на Кавказе и в Ср. Азии.

ВОРСЯ́НКОВЫЕ, порядок (Dipsacales) и семейство (Dipsacaceae) двудольных растений. Порядок В. обычно сближают с порядком горечавковых. Травы, кустарники и иногда небольшие деревья с супротивными или реже мутовчатыми листьями, обычно без прилистников. Цветки б. ч. обоеполые, сростнолепестные. Завязь нижняя. К порядку В. принадлежат сем. ворсянковые, жимолостные, валериановые (Valerianaceae) и адоксовые (Adoxaceae), а также мориновые (Morinaceae), часто включаемые в сем. ворсянковых. В сем. В. 8—10 родов (св. 250 видов), гл. обр. в Средиземноморье и в Зап., реже в Вост. Азии, а также в горах Вост. Африки; в СССР — 7 родов (св. 70 видов), преим. на Кавказе. Гл. обр. травы, реже кустарнички. Важнейшие роды: ворсянка, головчатка (*Cephalaria*), включающий св. 60 видов (в СССР — ок. 25), сивец (обычен сивец луговой — *Succisa pratensis*).

ВО́СКИ, класс липидов, сложные эфиры высших жирных к-т и высокомолекулярных спиртов (обычно одноатомных) с чётным числом атомов углерода. Содержат также свободные к-ты, спирты, часто триглицериды и углеводороды. Обладают водоотталкивающими свойствами, приобретают пластичность при незначит. нагревании. У животных В. входят в состав липидных фракций мозга, лимфатич. узлов, селезёнки, жёлчных путей, жировой ткани; у насекомых (пчёл, шмелей, щитовок и нек-рых др.) восковые железы выделяют В., к-рый образует на теле защитные покрытия и служит материалом для постройки сотов. У растений восковой налёт на поверхности стеблей, листьев, цветков, плодов играет важную роль в регуляции водного баланса, защищает от ультрафиолетового излучения, механич. повреждений, от патогенов и т. п. В. являются нормальными метаболитами нек-рых микроорганизмов. В. используют в фармацевтич., бум., текст., лакокрасочной пром-сти. Практич. применение находят гл. обр. В. животных — шеллак, выделяемый лаковыми червецами, пчелиный В. (состоит в осн. из эфира мирицилового спирта, $C_{30}H_{61}OH$, и пальмитиновой к-ты), спермацет, ланолин — и ископаемые В. (озокерит и др.), а также В., получаемый от растущих в Юж. Америке видов восковой пальмы (*Ceroxylon*) и коперниции (*Copernicia*).

ВОСКОВА́Я МОЛЬ, большая пчелиная (восковая) огнёвка, клочень (*Galleria mellonella*), бабочка сем. галлериид надсем. огнёвок. Крылья в размахе 22—35 мм. Распространена очень широко. Яйца откладывает в щели внутри ульев или хранилищ. Гусеницы питаются органич. остатками, затем воском, прогрызая в сотах ходы, к-рые выстилают шелковиной. Окукливание в коконах, расположенных группами. Обычно в год 2—3 поколения. Зимуют гусеницы или яйца. В. м. причиняет вред пчеловодству, делая соты непригодными для хранения мёда, перги и выращивания потомства, а также для вытопки воска. Поражает преим. слабые пчелиные семьи.

ВОСКОВИ́ЦА, участок утолщённой кожи у основания надклювья нек-рых птиц (соколообразные, совообразные, голубиные, попугаеобразные), на к-ром расположены наруж. отверстия ноздрей. Обычно В. лишена перьев и может быть ярко окрашена (у мн. хищных птиц окраска В. меняется с возрастом — жёлтая у старых, голубоватая у молодых). Оперённая В. характерна для попугаев, орла-бородача. У нек-рых сов прикрыта обращёнными вперёд перьями. В. облегчает движения надклювья.

ВОСКО́ВНИКОВЫЕ, мириковые, порядок (Myricales) и семейство (Myricaceae) двудольных растений. В.— вероятные потомки гамамелисовых, имеющие общие признаки с ореховыми, а также с казуариновыми и берёзовыми. Одно- или двудомные вечнозелёные или листопадные кустарники и небольшие деревья. Листья часто кожистые, обычно снабжённые ароматич. желёзками, выделяющими восковое вещество. Корни часто с клубеньками, способствующими усвоению атмосферного азота. Цветки обычно однополые, мелкие, без околоцветника, в серёжковидных соцветиях. Плоды мелкие, костянковидные, покрытые желёзками или восковым налётом. В сем. 3 рода, 50—60 видов, в умеренных и субтропич. поясах обоих полушарий (кроме Австралии), в СССР — виды восковницы. Ископаемые В. часто находят в меловых и более поздних отложениях. Из плодов нек-рых В. получают т. н. раст. воск.

ВОСКО́ВНИЦА, мирика (*Myrica*), род растений сем. восковниковых. Ок. 50 видов, в обоих полушариях; в СССР — 2 вида. В. обыкновенная, или мирика болотная (*M. gale*), встречается на С.-З. Европ. части, гл. обр. на мор. побережьях; на болотах нередко образует заросли. Из года в год у неё наблюдается изменение пола; реликтовое растение (в Красной книге СССР); культивиру-

ется. В. войлочная (*M. tomentosa*) — на Д. Востоке; растёт также по мор. побережьям и на моховых болотах по Амуру. В культуре декор. амер. виды — В. пенсильванская (*M. pensylvanica*) и В. восконосная (*M. cerifera*). У нек-рых тропич. видов В. плоды съедобны, в связи с чем их иногда выращивают.

ВОСПРИЯ́ТИЕ, способность живых организмов видеть, слышать, осязать, ощущать вкус и запахи, т. е. детерминированный внеш. причинами процесс познания, в к-ром явления окружающего мира «отражаются» в виде ощущений, образов или словесных символов. В. начинается с рецепторов, обеспечивающих высокую чувствительность к раздражениям определ. модальности, и заканчивается в высших отделах ЦНС. Напр., процесс зрит. В. начинается в хрусталике, создающем изображение на светочувствит. клетках сетчатки глаза, от к-рых информация, закодированная в виде нервных импульсов, передаётся на др. клетки сетчатки, затем в головной мозг, где анализируется и интегрируется. Проводящие пути, передающие информацию от рецепторов к определ. областям коры головного мозга, один или неск. раз прерываются в т. н. релейных ядрах, где осуществляется регуляция сенсорного потока в соответствии с сигнальным значением раздражителя.

Для зрительной, слуховой и тактильной чувствительности проекция рецепторов на кору топологическая — каждый участок коры получает информацию только от определ. части рецепторов. Вследствие неполного перекрёста проводящих путей в головном мозге у позвоночных информация от рецепторов, расположенных на одной стороне тела, поступает в проекционную зону коры обоих полушарий. В проекционных зонах коры осуществляется первичный корковый анализ информации. Дальнейшая переработка информации происходит в ассоциативных зонах коры; поступающая информация сопоставляется с хранящимися в памяти образами, происходит её узнавание, а у человека, кроме того, она может отражаться в речи, т. е. осознаваться. Процесс В. завершается двигательной или др. реакцией организма. Т. о., отношения между стимулом и В. имеют сложно опосредованный характер. Поскольку В. зависит от мн. психологич. факторов (внимание, эмоции и т. д.) и является необходимым условием познания, его изучением, кроме нейрофизиологии, занимаются также психология и философия.

● Восприятие. Механизмы и модели. [Сб. ст.], пер. с англ., М., 1974.

ВОСЬМИЗУ́БОВЫЕ (Octodontidae), семейство грызунов. Дл. тела 12,5—19,5 см, хвоста 4—18 см. Внешне похожи на крыс, но шерсть длиннее, густая и мягкая. Жевательная поверхность щёчных зубов имеет эмалевые петли в виде цифры 8. 4—5 родов, 8 видов, на З. Юж. Америки (от Юж. Перу и Боливии до центр. Чили и сев.-зап. Аргентины), в предгорьях и горах (до выс. 3500 м). Часть видов ведёт подземный образ жизни (роют с помощью резцов). 2 раза в год рождают по 2 детёныша. Большинство питается подземными частями растений. Нек-рые виды делают запасы.

ВОСЬМИЛУЧЕВЫ́Е КОРА́ЛЛЫ (Octocorallia), подкласс коралловых полипов. Колонии разнообразной формы, состоят из мелких (обычно менее 1 см) полипов. Известковый скелет в виде спикул развивается в мезоглее. Имеют 8 одиночных, не сближенных попарно мезентериев и 8 перистых щупалец. 4 отряда: альционарии (Alcyonaria), роговые кораллы, голубые кораллы, морские перья.

ВОШЕ́РИЯ (*Vaucheria*), род желтозелёных водорослей; единств. род класса вошериевых (Vaucheriophyceae). Слоевище одноклеточное, многоядерное, в виде тонких зелёных стелющихся нитей. Хлоропласты дисковидные, без пиреноидов. Запасное вещество — масло. Размножение обрывками нитей, бесполое — многоядерными многожгутиковыми зооспорами, апланоспорами и цистами. Половой процесс — оогамия. Ок. 60 видов, в СССР — ок. 16 видов. Растут на влажной почве, образуя зелёные бархатистые дерновинки, по берегам и на дне пресных и мор. водоёмов. Ранее В. относили к зелёным водорослям.

ВРЕ́ДНАЯ ЧЕРЕПА́ШКА (*Eurygaster integriceps*), клоп сем. щитников-черепашек (Scutelleridae). Дл. 10—13 мм. Распространена в Передней Азии, на Балканском п-ове, в СССР — на Ю. Европ. части, в Закавказье, Казахстане, Ср. Азии. Питается злаками, реже и др. растениями. Для развития личинок необходимо питание созревающими семенами злаков. Зимуют взрослые, обычно в подстилке под деревьями и кустарниками, в горах — под камнями. При массовом размножении — опасный вредитель пшеницы, ячменя и нек-рых др. злаков. См. рис. 18 в табл. 30 Б.

● Па́йкин Д. М., Вредная черепашка, Л.—М., 1961.

ВСА́СЫВАНИЕ, резорбция, переход веществ через клеточные элементы животных тканей в кровь и лимфу; происходит гл. обр. в пищеварит. тракте, а также из полости лёгких, плевры, матки, мочевого пузыря, с поверхности кожи и т. д. Наиб. специализированным является В. в кишечнике позвоночных, к-рое осуществляется через ворсинки или микроворсинки эпителиальных клеток. Во В. участвуют клеточные органоиды — митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматич. сеть. Проникновение веществ через клеточные мембраны осуществляется путём пассивных (диффузия, фильтрация, электроосмос и др.) и активных (с участием спец. переносчиков и затратой энергии) процессов. Большинство высокомолекулярных питат. веществ, как правило, перед В. подвергается ферментативному гидролизу до более простых соединений. Обратное В. происходит в секреторных и экскреторных органах (напр., в почечных канальцах при мочеобразовании). См. также *Биологические мембраны, Транспорт веществ*.

● Физиология всасывания, Л., 1977.

«ВСЁ ИЛИ НИЧЕГО́» ЗАКО́Н, эмпирически установленное соотношение между силой действующего раздражителя и величиной ответной реакции возбудимой ткани (нервной, мышечной и железистой). Впервые сформулировал Х. Боудич (1871). Согласно «В. и. н.» з., подпороговые раздражения не вызывают нервного импульса («ничего») в возбудимых тканях, а надпороговые, пороговые стимулы или суммация подпороговых влияний создают условия для формирования макс. ответа («всё») в виде распространяющегося по аксону потенциала действия постоянной амплитуды. «В. и. н.» з. относителен, т. к. в одиночном нервном волокне подпороговое раздражение вызывает местное нераспространяющееся изменение потенциала, уровень «всё» изменяется в зависимости от темп-ры, функц. состояния мышцы. См. *Возбуждение, Порог раздражения*.

ВСЕМИ́РНЫЙ ФОНД ДИ́КОЙ ПРИРО́ДЫ (World Wildlife Fund, WWF), неправительственная орг-ция, осн. цель к-рой — сбор средств от гос-в, обществ. орг-ций и частных лиц для осуществления конкретных проектов по охране диких животных и природных сообществ. Осн. в 1961. Работает в тесном контакте с МСОП, ЮНЕСКО, ФАО и др. Организует разл. мероприятия (гл. обр. в развивающихся странах) — финансирование науч. экспедиций для изучения редких и исчезающих видов животных, аренду земель для организации охраняемых территорий, приобретение средств транспорта и связи для нац. парков и заповедников и т. п. Так, на средства и при содействии фонда в нац. парке Кото-Доньяна сохранены последние орлы-могильники и рыси, обитающие в Испании, создан нац. парк Ману в верховьях Амазонки (Перу), проведена работа по спасению дождевых лесов о. Суматра (Индонезия), где обитают орангутан, носорог, бантенг и др.; на средства фонда организована науч. деятельность Биол. станции им. Ч. Дарвина на о. Санта-Крус (Галапагосский архипелаг, Эквадор). Фонд способствовал созданию мор. заповедников и изучению в них экосистем и отд. видов. Фонд издаёт ежегодник «World Wildlife» и газету «ВВФ — Новости» (WWF-news), книги, плакаты, выпускает значки. С целью поощрения деятелей по охране природы всего мира учреждена Золотая медаль. Осуществлено (к 1981) 2700 проектов по охране природы на сумму 55 млн. долларов. Штаб-квартира — г. Глан (Швейцария). Отделения в 27 странах. На эмблеме — большая панда.

ВТОРА́Я СИГНА́ЛЬНАЯ СИСТЕ́МА, качественно особая форма высшей нервной деятельности, свойственная только человеку, — система речевых сигналов (произносимых, слышимых, видимых). Понятие, предложенное И. П. Павловым в 1932 для определения принципиальных различий в работе головного мозга животных и человека. В словах содержится обобщение бесчисленных сигналов *первой сигнальной системы*, и слова становятся, т. о., «сигналами сигналов». Процесс обобщения словом развивается в результате выработки условных рефлексов. Благодаря обобщённому отражению явлений и предметов, а также абстракциям человек обладает неограниченной возможностью ориентации в окружающем мире и создания его науч. картины. В. с. с., возникшая в процессах эволюции и обществ. труда, формируется только под влиянием общения с др. людьми, т. е. определяется и биол., и социальными факторами. Развитие В. с. с. — результат деятельности всей коры больших полушарий головного мозга. Совр. нейрофизиол. исследования (метод внутримозговых микроэлектродов) позволяют подойти к анализу механизмов кодирования вербальных (словесных) сигналов.

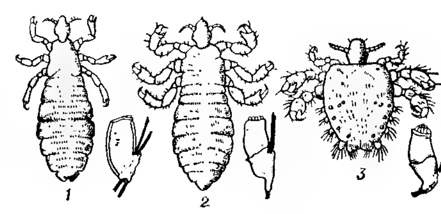
ВТОРИ́ЧНАЯ ПРОДУ́КЦИЯ, продукция гетеротрофных организмов (консументов), к-рые питаются готовыми органич. веществами. К В. п. относят продукцию организмов второго и последующего *трофических уровней* (все животные, гетеротрофные микроорганизмы и сапрофитные растения). Независимо от трофич. специализации консументов принимают след. схему образования В. п. Продукцию растений (первичную продукцию) в нек-ром кол-ве поедают животные,

остальная часть поступает в опад или донные отложения. Съеденная пища усваивается консументами, частично экскретируется и поступает в детрит. За счёт усвоенного продукта происходит прирост биомассы животных (формируется В. п.). В. п. включает вещество и энергию прироста (привеса) животных и их потомства за изучаемый период, к-рые с учётом вещества и энергии элиминированных особей характеризуют продукцию животных. Биомасса животных-иммигрантов во В. п. не включается.

ВТОРИЧНОРО́ТЫЕ (Deuterostomia), подраздел двусторонне-симметричных животных (Bilateria), обычно противопоставляемый первичноротым. По одним гипотезам, первичноротые и В. произошли независимо от радиальных (Radialia), по другим — те и другие имели общих предков среди низших червей (сколецид). К В. относятся животные, имеющие вторичную полость тела (целом), у к-рых в период зародышевого развития на месте первичного рта (бластопора) образуется анальное отверстие, а дефинитивный рот появляется впереди независимо. В отличие от первичноротых, у В. мезодерма отделяется от первичной кишки. Дробление яйца в примитивных случаях радиальное. В. включают типы: полухордовых, иглокожих и хордовых; иногда к ним причисляют и щетинкочелюстных.

ВТОРИ́ЧНЫЕ ПОЛОВЫ́Е ПРИ́ЗНАКИ, совокупность особенностей, отличающих у животных один пол от другого (за исключением *первичных половых признаков*). Развиваются к половой зрелости под действием половых гормонов. Сохраняются постоянно (напр., различия в размерах и пропорциях тела, окраске; грива у самцов львов и павианов, рога у самцов копытных) или появляются только на время брачных сезонов (напр., окраска и брачный наряд нек-рых рыб и птиц). К сезонным В. п. п. относят также брачное поведение («ухаживание», турниры, стр-во гнёзд и др.). В. п. п. помогают особям разного пола найти и узнать друг друга, стимулируют созревание гонад и половое поведение самок, играют важную роль в половом отборе. У человека В. п. п.— различия в размерах и пропорциях тела, волосяном покрове, отложении жира, тембре голоса, а также молочные железы у женщин, выступающий хрящ на гортани («адамово яблоко») у мужчин и пр. См. также *Половой диморфизм.*

ВШИ (Anoplura, Siphunculata), отряд кровососущих паразитич. насекомых. Близки к пухоедам. Дл. 1—5 мм. Тело уплощённое, крыльев нет. У нек-рых имеется 2 простых глазка, многие безглазые. Ротовой аппарат колюще-сосущий. Ротовое отверстие окружено выворачивающейся наружу трубкой с венцом крючков, обеспечивающих укрепление В. на коже хозяина при сосании крови. Выделения слюнных желёз В. препятствуют свёртыванию крови хозяина. Ок. 300 видов, в СССР — до 40. Превращение неполное. Яйца (гниды) приклеиваются к волосам или складкам одежды. Весь жизненный цикл протекает на хозяине в течение не менее 24 сут. Мн. В.— специализир. облигатные паразиты млекопитающих. На человеке паразитируют площица и человеческая В. (*Pediculus humanus*), известная в 2 формах: головная В. (*P. h. capitis*) и платяная В. (*P. h. vestimenti*); она может переносить возбудителей сыпного и возвратного тифов.



Вши и их яйца: *1* — головная; 2 — платяная; *3* — площица.

ВЫ́ВОДКОВАЯ СУ́МКА (marsupium), спец. кожное приспособление для вынашивания яйца и недоразвитых детёнышей у самок ехидновых и сумчатых. Расположена обычно на животе, стенка к-рого под В. с. укреплена т. н. сумочными костями; в неё открываются молочные железы. В. с. имеет разл. строение — от вполне развитого вместит. кармана до двух небольших складок кожи и обычно открывается вперёд (кенгуру, нек-рые опоссумы, ехидны), иногда назад (бандикуты и нек-рые хищные сумчатые) или посередине (сумчатый волк). У нек-рых сумчатых В. с. частично редуцирована (ценолесты, сумчатые муравьеды и др.). Жизнь детёнышей в В. с. может продолжаться 6—8 мес (кенгуру), при этом в течение последних неск. недель он на время покидает сумку и прячется в неё лишь при опасности. См. рис. при ст. *Бандикуты*, *Ехидновые.*

ВЫ́ВОДКОВЫЕ ПО́ЧКИ (gemmae), 1) у цветковых растений и папоротников — специализир. почки, к-рые опадают с растения и дают начало новым растениям. В. п. образуются в пазухах листьев (чистяк, нек-рые виды лилии), на листьях по их краю (бриофиллюм) и жилкам (папоротник асплениум живородящий — *Asplenium viviparum*) или на хлыстовидно оттянутых верхушках листьев (т. н. странствующий папоротник из асплениевых — *Camptosorus rhizophyllus*). У псилота голого (*Psilotum nudum*) В. п. наз. группы клеток, расположенные на концах ризоидов и дающие начало новым растениям. 2) У слоевцовых растений (водоросли, печёночники) — одно- или многоклеточные образования разл. формы, приспособленные для вегетативного размножения.

ВЫ́ВОДКОВЫЕ ПТИ́ЦЫ, птицы, у к-рых желток занимает до 35% объёма яйца и птенцы вылупляются, сохраняя в желточном мешке запас пищи, необходимый на первые дни жизни. Они вылупляются зрячими, с открытыми слуховыми проходами, покрытые густым пухом, и сразу же или вскоре покидают гнездо, т. к. способны ходить или бегать, следуя за родителями; многие могут вскоре по вылуплении кормиться самостоятельно. Терморегуляция у В. п. устанавливается очень рано. К В. п. относятся преим. наземные или водные птицы: бескилевые, гагарообразные, курообразные, тинамуобразные, гусеобразные, журавлеобразные и большинство ржанкообразных. Чайки, чистиковые и нек-рые др. птицы занимают промежуточное положение между В. п. и птенцовыми. В. п. относительно многочисленнее в умеренных широтах. По сравнению с птенцовым типом развития (см. *Птенцовые птицы*) выводковый, вероятно, следует рассматривать как первичный, т. к. он ближе к развитию пресмыкающихся.

ВЫВОДО́К, совокупность птенцов или детёнышей одной кладки или одного помёта, живущих вместе с родителями до тех пор, пока они не смогут существовать самостоятельно. Размеры В. зависят от потенциальной плодовитости вида, напр. у птиц до 24 птенцов (серая куропатка), у млекопитающих до 20 детёнышей (свинья). Размеры В. у одного вида могут сильно колебаться в зависимости от климатич., погодных и особенно кормовых условий. Так, у болотной совы в годы, обильные грызунами, в В. вместо обычных 3—5 птенцов бывает до 10—14.

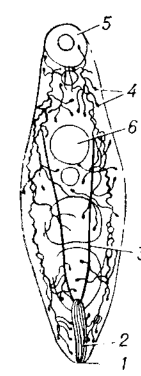
ВЫДЕЛЕ́НИЕ, экскреция, выведение из организма конечных продуктов обмена веществ, избытка воды, солей, а также биологически активных веществ, чужеродных и токсич. соединений, образовавшихся в организме в процессе метаболизма или поступивших с пищей. В. принадлежит важнейшая роль в поддержании постоянства состава жидкостей внутр. среды — необходимого условия эффективной деятельности разл. органов и систем (см. *Гомеостаз*). У мн. мор. беспозвоночных В. происходит диффузно, через поверхность тела; у большинства животных есть спец. органы В. (см. *Выделительная система*). У нек-рых животных (нематоды, ракообразные, паукообразные, многоножки, насекомые, нек-рые пресмыкающиеся и др.) конечные продукты обмена могут откладываться в органах накопления или в тканях покровов, к-рые сбрасываются во время линьки. У водных животных в В. участвуют жабры, слизистые оболочки и покровы тела, через к-рые происходит диффузия нек-рых веществ в окружающую среду, их секреция в составе слизи. У мор. гомойосмотич. животных В. избытка солей обеспечивается ректальными железами (хрящевые рыбы), «хлоридными» клетками в жабрах (рыбы, ракообразные), солевыми железами (птицы, пресмыкающиеся). В. одного из конечных продуктов метаболизма — двуокиси углерода и др. газов происходит через лёгкие или жабры. У млекопитающих вода и нек-рые соли выделяются и потовыми железами. Экскретируемые конечные продукты азотистого обмена могут быть различными: аммиак (т. н. аммониотелические животные — пресноводные и мор. беспозвоночные, в т. ч. водные насекомые, и костистые рыбы, личинки и постоянно живущие в воде земноводные, частично наземные равноногие раки), мочевина (уреотелические животные — наземные планарии, хрящевые рыбы, взрослые земноводные, млекопитающие), мочевая к-та (урикотелические животные — наземные брюхоногие моллюски, наземные насекомые, пресмыкающиеся, птицы), гуанин (гуанотелические животные — скорпионы, пауки). У земноводных и пресмыкающихся прослеживаются переходы между аммониотелией, уреотелией и урикотелией. Характер и соотношение конечных продуктов азотистого обмена имеют приспособит. значение; у форм, нуждающихся в экономном расходовании воды, напр. у пресмыкающихся и птиц, выделяются мочевая к-та и её слаборастворимые соли, что сокращает количество выделяемой при экскреции воды.

У растений различают активное В.— специализир. желёзками (капельно-жидкой воды, нектара) либо всей поверхностью клеток (защитные слизи, экзоферменты), и пассивное В.— смыв и выщелачивание осадками (катионы, углеводы), испарение (терпены, спирты, альдегиды), В. ионов (или обмен на поглощаемые ионы) для установления электро-

статич. равновесия со средой (ионы минер. солей, органич. к-ты и аминокислоты). Масса выделяемых веществ достигает (в зависимости от времени суток и сезона) 8—12% от массы продуктов, образованных в процессе фотосинтеза и поступления солей. Благодаря В. веществ растения многократно используют элементы питания в сообществе, поддерживают жизнь микрофлоры, осуществляют *аллелопатию*.

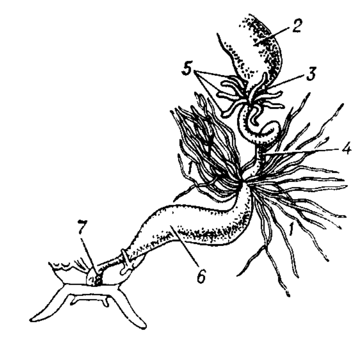
● Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 1, М., 1977.

ВЫДЕЛИ́ТЕЛЬНАЯ СИСТЕ́МА, экскреторная система, совокупность органов, выводящих из животного организма во внеш. среду избыток воды, конечные продукты обмена, соли, а также ядовитые вещества, поступившие в организм или образовавшиеся в нём. У простейших легкорастворимые экскреты (аммиак, мочевина) выводятся путём диффузии или с помощью *сократительных вакуолей*. У низших водных многоклеточных (губки, кишечнополостные) и у малоактивных мор. животных (иглокожие) продукты обмена диффундируют через поверхность тела. Выделит. функция у большинства многоклеточных беспозвоночных свойственна и кишечнику. В процессе эволюции дифференцируется спец. В. с. У низших червей, а также у приапулид, нек-рых аннелид и у личинок полихет и моллюсков выделит. органы — *протонефридии*. У кольчатых червей В. с. — *метанефридии*. Выделит. органы, развивающиеся из мезодермы,— целомодукты — имеются у кольчатых червей и моллюсков. У ракообразных выделит. органы — *антеннальные железы* и *максиллярные железы*. Открывающиеся наружу выделит. органы, через к-рые выводятся легкорастворимые продукты обмена, типичны для водных беспозвоночных.



Выделительная система паразитического плоского червя *Allocreadium isoporum* (полусхематично): *1* — выделительное отверстие; *2* — мочевой пузырь; *3* - правый главный канал выделительной системы; *4* — концевые звездчатые клетки с мерцательным пламенем; *5* - ротовая присоска; *6* — брюшная присоска.

Обитание на суше, требующее экономного расхода влаги, вызывает изменение конечных продуктов обмена — легкорастворимые аммиак и мочевина заменяются труднорастворимыми гуанином (у паукообразных) или мочевой к-той (у многоножек, насекомых, пресмыкающихся, птиц). Для наземных членистоногих характерен переход осн. выделит. функции к стенкам кишечника или чаще к *мальпигиевым сосудам*, физиол. преимущество к-рых (при обитании в условиях дефицита влаги) в том, что через них легко выпадающие в осадок продукты обмена (мочевая к-та и др.) выводятся с мочой не наружу, а в заднюю кишку, где происходит всасывание воды; обезвоженные экскреты вместе с непереваренными остатками пищи выводятся наружу через анальное отверстие.



Органы выделения чёрного таракана (полусхематично): *1* — мальпигиевы сосуды; *2* и *3* — отделы передней кишки; *4* — средняя кишка; *5* — слепые придатки средней кишки; *6* и *7* — отделы задней кишки.

Своеобразный тип выделения — отложение переведённых в труднорастворимую форму катаболитов (мочевая к-та и др.) в спец. клетках — «почках накопления» у нематод, в хлорагогенных клетках у дождевых червей, в межуточной ткани у пауков, в жировом теле у насекомых и многоножек, в печёночных выростах у мокриц и т. п. Среди хордовых у оболочников органами выделения служат мешочки накопления. У ланцетника в жаберной области имеется ок. 100 пар г. н. нефромиксиев, к-рые одним отверстием открываются в околожаберную полость, а неск. др. отверстиями (густоусаженными соленоцитами) связаны с полостью тела. У позвоночных органами выделения служат типичные целомодукты, скопления к-рых образуют почки, от к-рых отходят мочеточники, впадающие непосредственно в клоаку или мочевой пузырь, открывающийся наружу мочеиспускат. каналом. Адаптация к жизни в море у нек-рых позвоночных была связана с развитием новых выделительных органов для экскреции солей, напр. ректальной железы у пластиножаберных рыб, солевых желёз у пресмыкающихся и птиц. У обитающих в пустыне млекопитающих возросла способность почки к осмотическому концентрированию мочи.

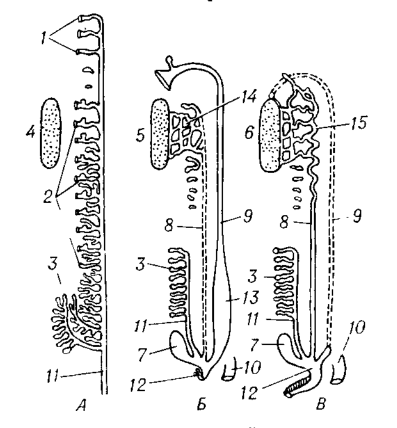


Схема развития мочеполовой системы у высших позвоночных (*А* — исходная гипотетич. стадия, *Б* — мочеполовой аппарат самки, *В* — мочеполовой аппарат самца): *1* — пронефрос; *2* — мезонефрос; *3* — метанефрос; *4* — гонада; *5* — яичник; *6* — семенник; *7* — мочевой пузырь; *8* — вольфов канал; *9* — мюллеров канал; *10* — прямая кишка; *11* — мочеточник; *12* — мочеиспускательный канал; *13* — матка; *14* — придаток яичника (остаток мезонефроса); *15* — придаток семенника (видоизменённый мезонефрос).

В эволюц. ряду позвоночных, как и при индивидуальном развитии высших позвоночных, наблюдается последоват. смена трёх типов почек — *пронефроса, мезонефроса, метанефроса*. См. также *Выделение, Дыхания органы, Кожа*.

ВЫ́ДРОВЫЕ ЗЕМЛЕРО́ЙКИ (Potamogalinae), подсемейство тенрековых. Иногда В. з. выделяют в отд. семейство. Тело (дл. 29—35 см) вытянутое, приземистое, конечности короткие, пятипалые. На передних конечностях 2-й и 3-й пальцы срастаются на две трети своей длины. Хвост (дл. 24—29 см) уплощён с боков, сверху и снизу на нём образуются кили. 2 рода, 3 вида. Распространены в зап. и центр. частях Экваториальной Африки. Обитают по берегам водоёмов. Образ жизни, как правило, полуводный.

ВЫ́ДРЫ (*Lutra*), род куньих. В. приспособлены к жизни в воде. Тело вытянутое (дл. 55—95 см), относительно тонкое, очень гибкое. Слуховые проходы и ноздри замыкаются при нырянии. Конечности короткие, стопоходящие, с плават. перепонками. Хвост (дл. 26—55 см) толстый у основания, слегка уплощённый. 12 видов, в Евразии, Африке, Сев. и Юж. Америке. В СССР 1 вид — выдра, порешня (*L. lutra*), распространена широко. Обитает преим. около пресных водоёмов, в норах. Хорошо плавает и ныряет. 2 помёта в год, по 2—4 детёныша. Питается гл. обр. рыбой и др. водными животными. Мех ценный; в связи с малочисленностью охота ограничена. 3 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП, 2 подвида в Красной книге СССР. В. наз. также нек-рые другие роды сем. куньих: гигантские В. (*Pteronura*), бескоготные В. (*Aonyx*) и африканские В. (*Paraonyx*). См. рис. 12 при ст. *Куньи*.

ВЫЖИВА́ЕМОСТЬ, средняя для популяции вероятность сохранения особей каждого поколения за определ. промежуток времени. Часто В. измеряют отношением числа взрослых особей, участвующих в размножении, к числу родившихся в каждом поколении. Каждый вид имеет свою характерную кривую В. Повышение ср. В. от 0,000001% у бактерий до 10—30% у птиц и млекопитающих является важным критерием эволюц. прогресса. Обычно В. обратно пропорциональна плодовитости. Рост ср. В. в ходе эволюции связан с совершенствованием саморегуляции и гомеостаза, увеличением кол-ва запасных веществ в яйце, переходом к внутр. осеменению, живорождению, заботой о потомстве и др. При оценке ср. В. происходит абстрагирование от индивидуальных свойств организма. Поэтому в эволюц. учении наряду со ср. В. широко используют дифференциальную оценку В. разных генотипов в популяции в качестве характеристики естеств. отбора. В этом смысле В.— вероятность достижения опрeдел. генотипом определ. возраста и его участие в размножении, т. е. в создании след. поколений (репродуктивная ценность). В.— важный показатель адаптивной ценности данного генотипа. В более широком смысле В.— степень сохранения популяции или вида в историч. аспекте.

ВЫ́ПИ (*Botaurus*), род цаплевых. Ноги и шея короче, чем у большинства цапель. Окраска защитная, скрывающая птиц в зарослях на болотах. В брачный период самцы издают крик, напоминающий мычание (отсюда назв.— водяные быки) и слышный иногда за неск. км (резонатором служит пищевод). 4 вида, распрост-

ранены всесветно. В СССР 1 вид — выпь (*B. stellaris*), дл. тела ок. 75 см, распространена широко. Скрытные ночные птицы, селятся отд. парами, гнёзда на земле. Осн. пища — мелкая рыба и земноводные. См. рис. 3 при ст. *Цаплевые*.

ВЫРЕЗУ́Б (*Rutilus frisii*), рыба рода плотва. Дл. до 72 см, масса до 8 кг. Живёт в басс. Чёрного и Азовского морей, полупроходная. Половая зрелость к 4—5 годам. Нерест в мае. У самцов в период нереста голова и часть тела покрыты эпителиальными бугорками (брачный наряд). Плодовитость 39—269 тыс. икринок. Икра развивается на дне между камнями. Молодь живёт до осени в реках, затем скатывается в лиманы, где остаётся до наступления половой зрелости. Взрослый В. питается преим. моллюсками. Ценный объект промысла и разведения. Численность невелика. В Каспийском м.— подвид В.— кутум.

ВЫ́СШАЯ НЕ́РВНАЯ ДЕ́ЯТЕЛЬНОСТЬ, деятельность высших отделов центральной нервной системы, обеспечивающая наиб. совершенное приспособление животных и человека к окружающей среде. Структурная основа В. н. д. у млекопитающих — кора больших полушарий вместе с подкорковыми ядрами переднего и образованиями промежуточного мозга. Однако жёсткой связи осн. проявлений В. н. д. с локальными мозговыми структурами, к-рые, как правило, являются полифункциональными, не существует. Термин «В. н. д.» введён в науку И. П. Павловым, считавшим его равнозначным понятию «психическая деятельность». По И. П. Павлову, в основе В. н. д. лежат условные рефлексы и сложные безусловные рефлексы. У беспозвоночных и низших позвоночных преобладают наследственно закреплённые безусловные рефлексы. В процессе эволюции в поведении начинают доминировать приобретённые условные рефлексы, что обеспечивает возможность существования организма в более широком диапазоне условий внеш. среды.

В каждом конкретном случае жизненно важные потребности, направленные на поддержание физиол. констант (гомеостаза), а следовательно, и на обеспечение жизни индивида, определяют текущие доминирующие *мотивации* и служат основой для выработки соответствующих условных рефлексов. Их реализация приводит к удовлетворению потребностей (голод, жажда и пр.), что предотвращает наступление необратимых физиол. сдвигов в организме. Важнейшая особенность условнорефлекторной деятельности — её сигнальный характер, позволяющий организму заблаговременно подготовиться к той или иной форме деятельности (пищевой, оборонительной, половой и др.). Это достигается в результате выработки в р е м е́н н о й с в я з и между сигналами из внеш. или внутр. среды и определ. поведенч. реакцией. Изменчивость, сигнальность, адаптивность и временность условных рефлексов обеспечивают гибкость и точность приспособления организма. Вероятностный характер внеш. среды (высокая неопределённость её сдвигов) придаёт относительность любой поведенч. адаптации и побуждает организм к вероятностному прогнозированию. Последнее и представляет осн. фактор В. н. д., который претерпевает наиб. прогрессивное развитие в динамике эволюционных и возрастных преобразований.

Наряду с возбуждением, на к-ром строится В. н. д., важнейшим процессом ЦНС является торможение. Можно считать, что прогрессирующая в фило- и онтогенезе способность к обучению в значит. степени зависит от развития соответствующих механизмов торможения в высших отделах ЦНС. Так, условное торможение способствует быстрой смене форм поведения сообразно меняющимся условиям среды и биол. мотивациям (см. *Доминанта*). Индивидуальные различия В. н. д. определяются её типологич. особенностями (см. *Типы нервной системы*). В. н. д. исследуется с помощью междисциплинарных подходов средствами нейрофизиологии, нейрохимии, нейроморфологии, нейрокибернетики и др. Учение о В. н. д. имеет огромное теоретич. значение, расширяя естественнонауч. основу диалектич. материализма, ленинской теории отражения, находит применение в кибернетике, психологии, медицине, бионике, педагогике и науч. организации труда.

● П а в л о в И. П., Полн. собр. тр., т. 3, М.— Л., 1949; М и л н е р П. А., Физиологическая психология, пер. с англ., М., 1973; Нейрофизиологические механизмы психической деятельности человека, под ред. Н. П. Бехтеревой, Л., 1974; В о р о н и н Л. Г., Эволюция высшей нервной деятельности, М., 1977.

ВЫ́СШИЕ РА́КИ, м а л о к о с т р а к и (Malacostraca), подкласс ракообразных. Известны с кембрия. Характерные признаки — постоянное кол-во не только головных, но и грудных (8) и брюшных (6) сегментов (лишь у тонкопанцирных раков — 7 брюшных) и наличие брюшных ножек. Голова — синцефалон или протоцефалон. В последнем случае челюстные сегменты, сливаясь с грудными, образуют челюстегрудь (гнатоторакс), часто неправильно наз. головогрудью. На голове пара фасеточных глаз и 5 пар конечностей. Брюшные сегменты иногда сливаются между собой или с тельсоном, образуя в последнем случае плеотельсон. Дыхательная и кровеносная системы хорошо развиты. Желудок состоит из жевательной и фильтрующей камер, имеется сложная пищеварит. железа. Развитие прямое или с метаморфозом. Назв. «В. р.» не совсем удачно, т. к. наряду с признаками высокой организации имеются и примитивные, напр. наличие двуветвистых брюшных конечностей. 13 отрядов — тонкопанцирные, анаспидацеи, батинеллацеи, ротоногие, мизиды, кумовые, танаидацеи, спелеогрифовые, термосбеновые, равноногие, бокоплавы, эуфаузиевые, десятиногие; ок. 19,5 тыс. видов. Распространены широко, преим. морские, бентосные и пелагические, есть пресноводные и сухопутные, а также паразитич. виды. Мн. В. р.— объект промысла и разведения. См. рис. 9—19 при ст. *Ракообразные*.

ВЫ́СШИЕ РАСТЕ́НИЯ, з а р о д ы ш е в ы е р а с т е н и я (Embryobionta, Embryophyta), п о б е г о в ы е, л и с т о с т е б е л ь н ы е р а с т е н и я (Cormophyta, Cormobionta), т е л о м н ы е р а с т е н и я (Telomophyta, Telomobionta), одно из двух подцарств царства растений. В отличие от низших растений В. р.— сложные дифференцированные многоклеточные организмы, приспособленные к жизни в наземной среде (за исключением немногочисленных явно вторичноводных форм) с правильным чередованием двух поколений — полового (гаметофит) и бесполого (спорофит). Характерные черты В. р.: гаметангии и спорангии многоклеточные (или гаметангии редуцированы), зигота превращается в типичный многоклеточный зародыш, наличие эпидермы и устьиц, у многих имеется стела. Спорофит у В. р., как правило, расчленён на стебли, листья и корни. Подцарство В. р. объединяет не менее 300 тыс. видов из отделов: риниофиты, моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные (цветковые).

Эволюция большинства цветковых растений (за исключением вторичных форм) шла по пути возрастающего приспособления к наземному существованию.

Предками В. р. были, вероятно, какие-то морские водоросли, у к-рых в связи с переходом в новые условия среды выработались спец. приспособления для водоснабжения, для защиты гаметангиев от высыхания и для обеспечения полового процесса. У наиболее примитивных В. р.— хвощевидных, моховидных, папоротниковидных и др. нек-рые фазы развития неразрывно связаны с водой, без неё невозможно активное передвижение сперматозоидов; значит. влажность субстрата и атмосферы необходима для существования их гаметофитов. У семенных, как у наиболее высокоорганизованных растений, приспособление к наземному образу жизни выразилось полной независимостью полового размножения от капельно-жидкой воды. Достоверные ископаемые остатки В. р. известны начиная с силура.

● Т а х т а д ж я н А. Л., Высшие растения, т. 1, М.— Л., 1956; Жизнь растений, т. 4—6, 1978—1982.

ВЫ́ХУХОЛИ (*Desmana*), род кротовых; часто выделяют в отд. подсемейство или семейство. Дл. тела 11—21 см, хвоста — 17—20 см. Задние лапы больше передних, между пальцами плават. перепонка. На краях лап гребни из жёстких волос, увеличивающие их поверхность. Хвост

Выхухоль.

сжат с боков. Ушные отверстия и ноздри могут замыкаться. Единств. вид — выхухоль (*D. moschata*) — ещё в антропогене был широко распространён в Европе, а в настоящее время сохранился лишь отд. очагами в бассейнах Дона, Волги и Урала; в ряде мест (Кировская, Челябинская, Томская обл.) В. акклиматизирована. Полуводное животное. Осн. пища — моллюски. Раз в год В. рождают 1—5 детёнышей, чаще весной или осенью. Ценный пушной вид. Численность сокращается. Близкий род *Galemys* с единств. видом пиренейская В. (*G. pyrenaicus*) обитает в горных реках Пиренейского п-ова; малочисленна. В Красных книгах МСОП (оба вида) и СССР (1 вид).

● Б а р а б а ш - Н и к и ф о р о в И. И., Русская выхухоль, Воронеж, 1968.

ВЬЮНКО́ВЫЕ (Convolvulaceae), семейство растений порядка синюховых. Тра-

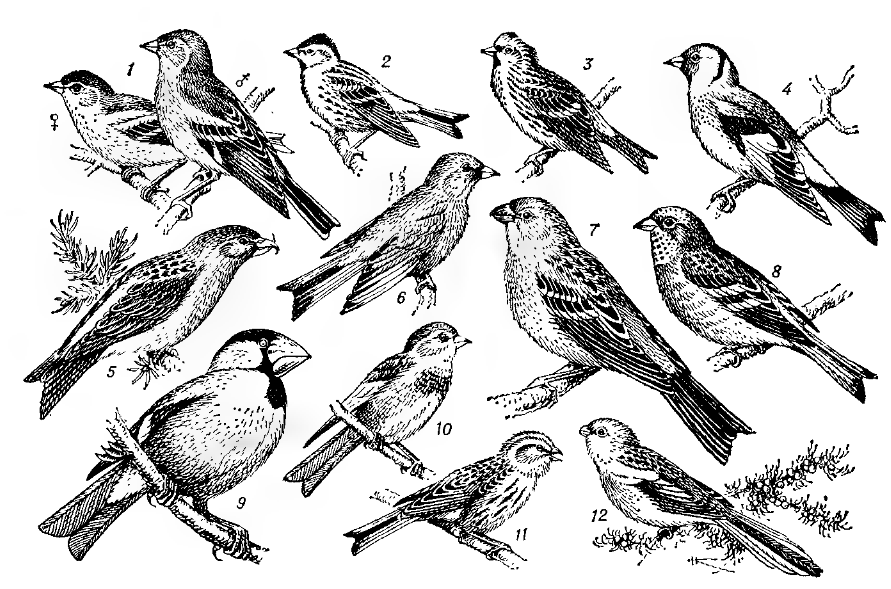
вы, полукустарники, кустарники, редко небольшие деревья; многие — вьющиеся растения. Цветки часто крупные. Св. 50 родов (1500 видов), гл. обр. в тропиках и субтропиках, в СССР — ок. 40 видов из родов: кресса (*Cressa*), ипомея, вьюнок и повой. Мн. В. содержат млечный сок. Нек-рые виды разводят как лекарственные и декоративные. Батат и ялапа — пищ. растения.

ВЬЮНО́ВЫЕ (Cobitidae), семейство рыб отр. карпообразных. Тело удлинённое, до 15, редко до 30 см. Чешуя мелкая или её нет. Передняя часть плават. пузыря заключена в костную капсулу. Около рта 6—12 усиков. 30 родов, св. 150 видов, в пресных водах Евразии, Сев. и Вост. Африки. В водоёмах СССР — 5 родов, св. 30 видов, наиб. разнообразны в водоёмах Ср. Азии. Малоподвижны. Переносят недостаток кислорода в воде (заглатывают воздух с поверхности). Бентофаги и детритофаги. Нерест весной. Икру откладывают на растения и др. субстрат. Нек-рые В.—вьюны (*Misgurnus*), гольцы (*Noemacheilus*) и др. — объект любительского лова. Используют их и как эксперим. животных. Кугитангский слепой голец (*N. starostini*) из небольшого пещерного озера в Туркмении подлежит охране. Ряд видов содержат в аквариумах. Промыслового значения не имеют. См. рис. 8 в табл. 33.

ВЬЮНО́К (*Convolvulus*), род растений сем. вьюнковых. Вьющиеся и невьющиеся травы, полукустарники и кустарники, иногда обильно ветвистые и с колючими веточками. Ок. 250 видов, гл. обр. в умеренных поясах; в СССР — ок. 35 видов. В. полевой, или берёзка (*C. arvensis*),— многолетний корнеотпрысковый сорняк. Нек-рые виды В., растущие в пустыне, ценные кормовые растения. В. смолоносный (*C. scammonia*), растущий в Крыму, ядовит. В. наз. также нек-рые виды рода повой, юж.-амер. растение ипомею и вьющийся однолетник горец вьюнковый (*Polygonum convolvulus*) из сем. гречишных.

ВЬЮРКИ́ (*Fringilla*), род вьюрковых. 3 вида, в СССР 2 — зяблик и юрок. В. наз. ещё ряд родов этого сем.: горные В. (*Leucosticte*), красные В. (*Pyrrhospiza*), пустынные В. (*Rhodospiza*) и др. См. рис. 1 при ст. *Вьюрковые*.

ВЬЮРКО́ВЫЕ (Fringillidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 10—22 см. Размеры и форма клюва различны в зависимости от пищевой специализации. Самцы обычно окрашены ярче самок, в окраске нередки красный, жёлтый и зелёный тона. 33 рода, 133 вида. В особое подсем. выделяют дарвиновых вьюрков. Распространены широко, отсутствуют на Мадагаскаре, в Нов. Гвинее, в Австралии и Океании. В СССР — 35 видов из 20 родов: вьюрки, чижи (единств. вид), чечётки, щеглы, клесты, зеленушки, щуры (единств. вид), чечевицы, 3 рода дубоносов, коноплянки, снегири, канареечные вьюрки и др. В. населяют все зоны от кустарниковой тундры до альп. пояса гор и пустынь; мн. виды связаны с древесной или кустарниковой растительностью. Питаются преим. семенами и др. растит. кормом, а также насекомыми. В кладке 2—6 (редко 8) яиц. Насиживает самка или самка и самец. 3 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП.



Вьюрковые: *1* — зяблик (*Fringilla coelebs*); *2* — чиж (*Spinus spinus*); *3* — чечётка (*Acanthis flammea*); *4* — щегол (*Carduelis carduelis*); *5* — клёст-еловик (*Loxia curvirostra*); *6* — обыкновенная зеленушка (*Chloris chloris*); *7* — щур (*Pinicola enucleator*); *8* — сибирская чечевица (*Carpodacus roseus*); *9* — большой черноголовый дубонос (*Eophona personata*); *10* — коноплянка (реполов) (*Cannabina cannabina*); *11* — канареечный вьюрок (*Serinus serinus*); *12* — урагус (*Uragus sibiricus*).

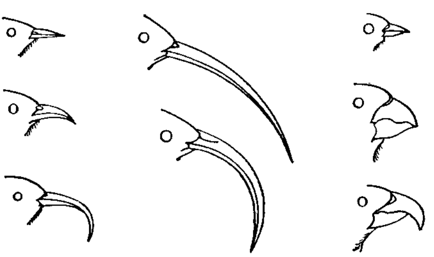
ВЯ́ЗЕЛЬ, заячий клевер (*Coronilla*), род растений сем. бобовых. Одно-летние или многолетние травы или полукустарники, б. ч. с непарноперистыми листьями. Цветки в пазушных зонтиках. Ок. 20 видов, в Европе, по всему Средиземноморью, в Зап. (Турция, Кавказ, Иран) и Ср. Азии (Копетдаг); в СССР — 10 видов, б. ч. по лугам и лесным полянам. Наиб. распространён В. пёстрый (*C. varia*), ядовит, медонос. Редкий вид — В. изящный (*C. elegans*), третичный реликт, растёт в дубовых лесах, среди кустарников в Молдавии и на Украине; в Красной книге СССР.

ВЯ́ХИРЬ, витютень, лесной голубь (*Columba palumbus*), птица сем. голубиных. Дл. ок. 40 см. Распространён в Европе, Сев.-Зап. Африке и Зап. Азии, в СССР — на В. до Томска, на Ю. до Кавказа и гор Ср. Азии. Живёт в хвойных лесах, в Ср. Азии — в арчовниках, иногда селится в парках, даже в больших городах, напр. в Лондоне. 1 подвид в Красной книге МСОП.

Г

ГА́БИТУС, хабитус (от лат. habitus — внешность, наружность), внеш. облик организма, совокупность признаков, характеризующая общий тип телосложения.

ГАВА́ЙСКИЕ ЦВЕТО́ЧНИЦЫ (Drepanididae), семейство певчих воробьиных. Дл. 11—22 см. Г. ц. — яркий пример адаптивной радиации (подобно дарвиновым вьюркам): при сходной форме тела, в зависимости от пищевой специализации, клюв сильно варьирует — от короткого массивного у зерноядных видов до тонкого, длинного и изогнутого у питающихся нектаром. 9 родов, 22 вида, на Гавайских о-вах. Ареалы видов очень малы; некоторые обитают лишь в определённых ландшафтах одного небольшого острова. Гнездятся на деревьях и кустах, реже в траве. В кладке 2—4 яйца, насиживает самка. Голос — громкий, у некоторых простые трели. Г. ц. с красным и жёлтым оперением в массе истреблялись для изготовления мантий и шлемов гавайских вождей. Многие Г. ц. находятся на грани вымирания из-за изменения условий обитания. 6 видов и 8 подвидов в Красной книге МСОП.



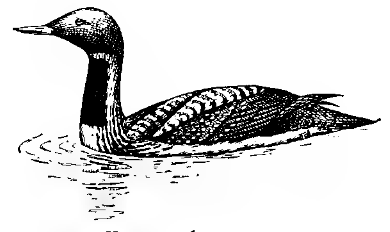
Формы клюва отдельных видов гавайских цветочниц.

ГА́ВЕРСОВЫ КАНА́ЛЫ (по имени К. Гаверса), трубчатые полости в *остеонах* (canalis osteoni) компактного вещества кости.

ГАВИА́ЛОВЫЕ (Gavialidae), семейство крокодилов. Характерны длинная и узкая морда с расширением на конце и длинные тонкие зубы, расположенные вершинами вперёд и вбок. Дл. до 6,6 м. Единств. вид — гангский гавиал (*Gavialis gangeticus*), обитает в реках Индостана и Индокитая. Большую часть времени проводит в воде. Питается рыбой, иногда птицами и мелкими млекопитающими (в т. ч. их трупами). Самка откладывает до 40 яиц. Редок, в Красной книге МСОП.

ГАГА́РКА (*Alca torda*), птица сем. чистиковых. Единств. вид рода. Дл. 41—48 см. Клюв высокий, чёрный, с белой поперечной полосой. Гнездится группами по скалистым обрывам мор. побережий умеренной и сев. Атлантики. Единств. яйцо откладывает в расщелинах скал или между камнями. См. рис. 3 при ст. *Чистиковые*.

ГАГАРООБРА́ЗНЫЕ (Gaviiformes), отряд водных птиц. Дл. 66—95 см. Приспособлены к плаванию и нырянию: оперение плотное, густое, ноги сдвинуты к концу тела, цевки сжаты с боков, 3 направленных вперёд пальца соединены перепонками. Под водой могут оставаться до 2 мин. 1 род, 4 или 5 видов, на С. Евразии и Сев. Америки. В СССР гнездится 4 вида, в т. ч. краснозобая гагара (*Gavia stellata*),— к С. до Земли Франца-Иосифа, и чернозобая гагара (*G. arctica*) — от тундр до гор Юж. Сибири. Селятся на рыбных озёрах и реках, строя гнёзда у самой воды, т. к. по суше могут передвигаться только



Чернозобая гагара.

ползком, опираясь на цевки; взлетают только с воды. Моногамы. В кладке 1—3 (обычно 2) яйца, насиживают самка и самец. Птенцы выводкового типа. Осн. пища — рыба. Зимуют Г. на мор. побережьях умеренного пояса.

● Птицы СССР. История изучения. Гагары, Поганки, Трубконосые, М., 1982.

ГА́ГИ (*Somateria*), род утиных. Дл. в среднем 57 см. Половой диморфизм окраски выражен резко — для самцов характерны зелёные пятна на голове. 4 вида, распространены кругополярно, все представлены в СССР: обыкновенная Г. (*S. mollissima*), доходящая на Ю. до Балтийского и Северного морей; Г.-гребенушка (*S. spectabilis*), очковая Г. (*S. fischeri*), населяющая сев.-вост. побережье Сибири, и сибирская, или стеллерова, Г. (*S. stelleri*), распространённая от Нов. Земли до Берингова прол. Селятся на мор. побережьях. Пищу (моллюсков и рачков) добывают ныряя либо собирают на берегах во время отлива. Зимой откочёвывают на незамерзающие участки моря. Насиживает и водит птенцов самка. Гнездо обильно выстлано пухом, к-рый служит предметом промысла (особенно пух обыкновенной Г., гнездящейся колониями). Для охраны Г. в СССР существуют заповедники на Баренцевом, Белом и Балтийском морях.

ГАДЮ́КОВЫЕ (Viperidae), семейство змей. Известны с миоцена. Тело сравнительно толстое, разнообразной окраски, дл. до 2 м. Голова треугольная или трапециевидная, хорошо отграничена от туловища. Зрачок вертикальный. На переднем крае челюстей по 1—2 крупных подвижных трубчатых ядопроводящих зуба и по 3—5 более мелких. 11 родов, 60 видов, в Африке (откуда, вероятно, происходят) и Евразии; в СССР — 7 видов (из родов настоящих гадюк и эф). Образ жизни наземный или полудревесный. Активны преим. в сумерки. Питаются гл. обр. мелкими позвоночными. Большинство Г.— яйцеживородящие, нек-рые откладывают яйца. Род настоящих гадюк (*Vipera*) включает 11 видов, из к-рых 6 встречаются в СССР: гюрза, обыкновенная гадюка (*V. berus*), степная гадюка (*V. ursini*), кавказская гадюка (*V. kaznakowi*), носатая гадюка (*V. ammodytes*) и малоазиатская гадюка (*V. raddei*). Укусы Г. могут быть опасны для жизни человека. Смертность людей от укусов гадюк (б. ч. крупных) ок. 1% от числа укушенных. Яд используется в медицине для приготовления сывороток против укусов змей и для др. целей. 4 вида Г. в Красной книге МСОП. Кавказская, носатая и малоазиатская Г.— в Красной книге СССР. См. рис. 15, 16 в табл. 43.

ГАЗЕ́ЛИ (*Gazella*), род полорогих. Дл. 85—170 см, высота в холке 50—110 см. Рога у самцов и самок (только у джейрана самки безрогие) лировидные, дл. 25—80 см. 12 видов (по др. данным, до 27), в Африке (исключая Юж. часть), в Передней, Ср., Центр. и Юж. Азии (сев. Индостан), обитают в пустынях, степях и лесостепях, на равнинах и в горах до выс. 3,5 тыс. м. В СССР 1 вид — джейран. Детёнышей 1—4 (обычно 1—2). Г. Томсона (*G. thomsoni*) рождает детёнышей 2 раза в год. Г. служили объектом охоты. Численность ряда видов сокращается и охота в нек-рых странах запрещена, 3 вида и 7 подвидов в Красной книге МСОП, джейран — в Красной книге СССР.

ГАЗООБМЕ́Н, совокупность процессов обмена газов между организмом и окружающей средой; состоит в потреблении организмом O_2, выделении CO_2, незначит. кол в др. газообразных веществ и паров воды. Биол. значение Г. определяется его непосредств. участием в обмене веществ, преобразовании химич. энергии усвоенных питат. продуктов в энергию, необходимую для жизнедеятельности организма. Выделение CO_2 и др. газов, являющихся конечными продуктами обмена веществ,— заключительный этап Г. См. *Дыхание*, *Дыхания органы*, *Обмен веществ*, *Окисление биологическое*.

ГАЗОУСТО́ЙЧИВОСТЬ, устойчивость растений к повышению концентрации вредных для них газов (сероводород, окислы углерода, серы, азота и др.) в воздухе. В результате проникновения газов в растит. клетки в них накапливаются ядовитые вещества, нарушающие процессы обмена веществ. В крупных пром. городах растения способствуют очищению воздуха, к-рое тем эффективнее, чем выше их Г. Обычно это виды растений, образующих большую биомассу и обладающих интенсивным газообменом. Наиб. газоустойчивые растения имеют более мощно развитую покровную ткань листьев (толстые наруж. стенки эпидермиса и кутикулы) и более плотную структуру палисадной и губчатой паренхимы (с небольшим объёмом возд. полостей). Среди травянистых растений — это овсяница, мятлик, райграс, ковыль, а среди древесных и кустарниковых — вяз, лох, клён, жимолость, бересклет. Проблема Г. растений стала особенно актуальной с сер. 20 в. в связи с бурным развитием пром-сти, энергетики и транспорта и необходимости отбора газоустойчивых форм для озеленения городов, создания насаждений около пром. предприятий и т. д.

ГА́ИЧКА, название ряда мелких птиц сем. синицевых, имеющих чёрную или бурую «шапочку», белые бока головы и тёмное горло. Дл. 11,5—14 см. В СССР — 6 видов. Обитают в равнинных и горных лесах. См. рис. 1 при ст. *Синицевые*.

ГА́ЙМОРОВА ПО́ЛОСТЬ (по имени Н. Гаймора), верхнечелюстная пазуха (sinus maxillaris), полость в верхнечелюстной кости плацентарных млекопитающих, к рую выстилает выпячивание слизистой оболочки носовой полости. Открывается в средний носовой проход.

ГАЛА́ГО (*Galago*), род полуобезьян сем. лориевых. Дл. тела от 12 см у галаго Демидова (*G. demidovii*) до 35 см у толстохвостого галаго (*G. crassicaudatus*); пушистый хвост длиннее тела. 6 видов, в Экваториальной Африке, на о-вах Биоко (Фернандо По) и Занзибар. Обитают на деревьях совм. с собственно лориевыми, но на разных ярусах. Ведут ночной образ жизни. Обладают острым слухом. Чтобы оградить себя от дневного шума, свёртывают большие голые ушные раковины и затыкают ими наруж. слуховой проход. Днём спят в дуплах или хорошо скрытых гнёздах. Большинство насекомоядные, добычу настигают в прыжке. Живут группами по 7—9 особей. К периоду размножения от группы отделяются пары. Беременность 4—5 мес, рождают 1—2 детёнышей. См. рис. 11 в табл. 55.

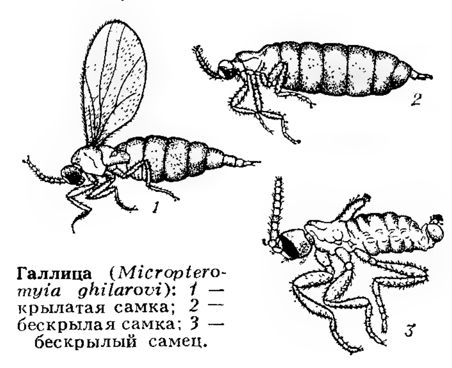
ГАЛАКТО́ЗА, моносахарид из группы гексоз. L Г. входит в состав полисахаридов красных водорослей. D-Г. широко распространена в природе, входит в состав олигосахаридов (мелибиозы, рафинозы, стахиозы), нек-рых гликозидов, растит. и бактериальных полисахаридов (камедей, слизей, галактанов, пектиновых веществ, гемицеллюлоз), в организме животных и человека — в состав лактозы, группоспецифич. полисахаридов, цереброзидов, кератосульфата и др. В животных и растит. тканях D Г. может включаться в гликолиз при участии уридиндифосфат-D-глюкозо-4-эпимеразы, превращаясь в глюкозо-1-фосфат, к-рый и усваивается. У человека наследственное отсутствие этого фермента приводит к неспособности утилизировать D-Г. из лактозы и вызывает тяжёлое заболевание — галактоземию.

ГАЛАКТОЗАМИ́Н, аминосахар, производное галактозы. Впервые выделен из хрящевой ткани. В свободном виде не встречается. В виде N-ацетильного производного входит в состав гликопротеидов, хондроитинсульфатов, групповых веществ крови, ганглиозидов, гликолипидов микобактерий и т. п.

ГАЛАКТУРО́НОВАЯ КИСЛОТА́, одноосновная гексуроновая к-та, образованная окислением шестого углеродного атома D-галактозы. Входит в состав камедей, слизей, специфич. полисахаридов нек-рых микробов, но гл. обр. в состав пектиновых веществ (частично в виде своего метилового эфира). При нагревании водных растворов Г. к. в присутствии солей нек-рых металлов может декарбоксилироваться с образованием L-арабинозы.

ГА́ЛКА (*Corvus monedula*), птица сем. вороновых. Дл. в среднем 33 см. Распространена в Европе, Сев.-Зап. Африке и в Азии (к Ю. до Гималаев). В СССР — на С. до Архангельска, на В.— до Тайшета, восточнее её замещает даурская Г. (*C. davuricus*). Селится часто колониями в насел. пунктах, в парках и пойменных рощах с дуплистыми деревьями, в скалах и на береговых обрывах. Гнездится на чердаках, в расселинах стен, дымовых трубах, дуплах и норах.

ГА́ЛЛИЦЫ (Cecidomyiidae), семейство двукрылых подотр. длинноусых. Дл. 1–4 мм. Жилкование крыльев сильно редуцировано, есть бескрылые формы. Иногда ярко окрашены — розовые, оранжевые, жёлтые. Ок. 4 тыс. видов, распространены широко; в СССР — ок. 500 видов. Взрослые Г. обычно не питаются,



Галлица (*Micropteromyia ghilarovi*): *1* — крылатая самка; *2* — бескрылая самка; *3* — бескрылый самец.

живут недолго. У личинок на брюшной стороне грудных сегментов — своеобразный склерит, т. н. лопаточка; нек-рые могут прыгать, сворачиваться, цепляясь задним концом тела за лопаточку, и резко распрямляться. Личинки примитивных Г. живут в почве, лесной подстилке, гниющей древесине, питаются высасывая мицелий грибов; личинки высших Г. питаются живыми тканями растений (гл. обр. сложноцветных, злаков, ивовых); мн. виды вызывают патологич. разрастание их — галлы (отсюда назв.), нек-рые живут в галлах др. видов, часть — хищники или паразиты. У растительноядных Г. выражена избирательность к растениям-хозяевам. Нек-рые виды Г., обитающие в гнилой древесине, способны к педогенезу. Г., живущие на злаках (напр., гессенская муха, просяной комарик — *Stenodiplosis panici*) и на других культурных растениях, серьёзно повреждают их. Нек-рых хищных Г. используют в биол. борьбе с тлями и растительноядными клещами в теплицах.

● Мамаев Б. М., Галлицы, их биология и хозяйственное значение, М., 1962.

ГА́ЛЛОВЫЕ КЛЕЩИ́, четырёхногие клещи (Tetrapodili), надсемейство клещей отр. акариформных. Дл. 0,1—0,6 мм, тело червеобразное, состоит из короткого, покрытого щитком переднего отдела (с сосущим ротовым аппаратом и 2 парами ног) и удлинённого заднего (с мягкими, тонкими, часто кольчатыми покровами). Св. 1500 видов, распространены широко, в СССР — до 150 видов, в т. ч. рода *Eriophyes*. Обитают на растениях, высасывая содержимое их клеток и вызывая образование галлов (отсюда назв.). Нек-рые виды выделяют паутину. Мн. Г. к.— вредители с.-х., декор. растений, переносчики возбудителей вирусных заболеваний растений — полосатой мозаики пшеницы, махровости чёрной смородины, мозаики лука, вишни и др. См. рис. 9 в табл. 30 А.

● Сильвере А. П., Штейн-Марголина В. А., Tetrapodili — четырехногие клещи, Тал., 1976.

ГАЛМЕ́ЙНЫЕ РАСТЕ́НИЯ (от нем. Galmei — кремнекислый цинк), растения, приуроченные к почвам, богатым цинком. См. *Индикаторные растения*.

ГАЛОФИ́ЛЫ (от греч. háls — соль и ...*фил*), организмы, обитающие только в условиях высокой солёности. К Г. относятся преим. мор. стеногалинные животные, не способные переносить солёность ниже 30‰, — радиолярии, рифообразующие кораллы, обитатели коралловых рифов и мангровых зарослей, большинство иглокожих, головоногие моллюски, мн. ракообразные и др. К этой же группе принадлежат и обитатели внутриматериковых водоёмов с солёностью от 24 до 100 и даже 300‰, напр. нек-рые коловратки, рачок *Artemia salina*, личинка комара *Aedes togoi* и др. С помощью осморегуляции Г. поддерживают в жидкостях тела относительно постоянную концентрацию осмотически активных веществ, более низкую, чем в окружающей их мор. воде. Растения Г., растущие на солончаках и солонцах, наз. *галофитами*.

Галофильные микроорганизмы растут в среде с высокой концентрацией NaCl (до 32%). Экстремальные Г. развиваются в средах, содержащих 15—32% NaCl (бактерии родов *Halobacterium*, *Halococcus*), умеренные Г. предпочитают среды с 5—20% NaCl (бактерии родов *Paracoccus*, *Halodenitricant*, *Pseudomonas*, *Vibrion* и нек-рые микроводоросли), слабогалофильные микроорганизмы лучше растут в средах с 2—5% NaCl (мор. микроорганизмы). Экстремальные Г. обычно окрашены в красно-оранжевый цвет (синтезируют каротиноиды). Галофильные микроорганизмы обитают в солёных водоёмах и засолённых почвах. Высокие концентрации NaCl необходимы для поддержания структурной целостности цитоплазматич. мембраны и функционирования связанных с ней ферментных систем. Ионы Na^+ определяют также ригидность клеточной стенки.

ГАЛОФИ́ТЫ (от греч. háls — соль и ...*фит*), растения, произрастающие на сильно засолённых почвах: по берегам морей, на солончаках и т. п. Их делят на три группы. Эвгалофиты, или настоящие Г. (т. н. солянки), б. ч. обладают мясистыми листьями и стеблями; цитоплазма в их клетках устойчива к высокому содержанию солей, к-рые накапливаются в них в больших кол-вах (солерос, сведа и ряд пустынных полукустарников). Растут на солончаках. Криногалофиты скапливающиеся в них соли выделяют при помощи особых желёзок, в результате чего в сухую погоду они покрываются сплошным налётом солей (напр., виды кермека, тамарикса в сухих степях, пустынях и полупустынях). Гликогалофиты (солонцовые растения) обладают корневой системой, мало проницаемой для солей (виды полыни и др. растения засолённых полупустынь). К Г. относятся и мангровые растения. См. также *Солеустойчивость растений*.

ГАЛОФО́БЫ (от греч. háls — соль и phóbos — страх), водные организмы, не переносящие высоких значений солёности и обитающие только в пресных (солёность не выше 0,5‰) или слабо солёных (до 5‰) водоёмах. К Г. относятся мн. водоросли, мн. простейшие, очень немногие губки и кишечнополостные (напр., гидра), большинство пиявок, мшанки подкласса Phylactolaemata, мн. брюхоногие и нек-рые двустворчатые моллюски, мн. ракообразные, большинство водных насекомых и пресноводных рыб, хотя их устойчивость к нек-рому осолонению воды, как правило, выше. Все земноводные — Г. С помощью осморегуляции Г. поддерживают в жидкостях тела относительно постоянную концентрацию осмотически активных веществ, более высокую, чем в окружающей их пресной воде. К Г. относятся почвенные животные, к-рые избегают засолённых почв, напр. дождевые черви.

ГАМАДРИ́Л, плащеносный павиан (*Papio hamadryas*), обезьяна рода павианов. Дл. тела ок. 80 см, хвоста ок. 60 см, масса 20—30 кг; самки почти вдвое меньше. Самцы светло-серые, с длинными (до 25 см) волосами на плечах и верх. части туловища, образующими мантию или «плащ», на морде — большие «бакенбарды», на хвосте — кисточка. Самки темновато-коричневые с оливковым оттенком, лишены волосяных украшений. Седалищные мозоли красные, большие, особенно у самцов. У самок на седалище имеются участки «половой кожи», багровеющей и набухающей в связи с половыми циклами. Детёныши (чёрного цвета) рождаются преим. весной и осенью, размножение в неволе почти равномерное в течение года. Населяют предгорья Эфиопии, Сев.-Вост. Судана, Сев. Сомали, Юго-Зап. Аравию; летом поднимаются высоко в горы, осенью опускаются вниз, часто совершают набеги на плантации и сады. Стада многочисленные (до 100 особей и более), с хорошо выраженной структурой и иерархией. Средства общения (мимика, жесты, позы, звуки) достигают большой сложности и выразительности. Лабораторные животные. См. рис. 10 в табл. 57.

ГАМА́ЗОВЫЕ КЛЕЩИ́ (Gamasoidea), когорта (20 сем.) клещей отр. паразитиформных. Дл. 0,2—2 мм. 3—4 тыс. видов, в СССР — ок. 700. Большинство Г. к. откладывают яйца, нек-рые — живородящие. Развитие непродолжительное — за сезон бывает неск. десятков поколений. Свободноживущие и паразитич. формы. Большинство Г. к.— хищники, обитающие в почве, лесной подстилке, навозе; питаются мелкими беспозвоночными. Многие Г. к.— эктопаразиты наземных позвоночных, питающиеся кровью, напр. мышиный клещ (*Allodermanyssus sanguineus*), нек-рые — эндопаразиты, переносчики возбудителей инфекц. заболеваний. Ряд хищных Г. к. используют для биол. защиты от растительноядных клещей в теплицах. См. рис. 13 в табл. 30 А.

● Брегетова Н. Г., Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель, М.— Л., 1956.

ГАМАМЕ́ЛИСОВЫЕ, порядок (Hamamelidales) и семейство (Hamamelidaceae) двудольных растений. Порядок Г. считают связующим звеном между порядком троходендровых и группой порядков т. н. серёжкоцветных (крапивные, казуариновые, буковые и др.). Деревья, кустарники и кустарнички, редко полукустарники. К порядку Г. обычно относят сем. платановые (Platanaceae), миротамновые (Myrothamnaceae) и Г., а также самшитовые (Buxaceae), симмондсиевые (Simmondsiaceae) и дафнифилловые (Daphniphyllaceae), к-рые иногда включают в порядок молочаевых. В сем. Г. ок.

25 родов, до 110 видов кустарников и (реже) деревьев. Ареал совр. Г. разорван: большинство обитает в Вост. и Юго-Вост. Азии, остальные — в приатлантич. областях Сев. и Центр. Америки, немногие в Юж. и Центр. Африке и в Сев.-Вост. Австралии. В третичный период Г. встречались в Европе. Важнейшие роды: парротия, гамамелис (*Hamamelis*), ликвидамбар (*Liquidambar*), альтингия (*Altingia*). Амер. ликвидамбар смолоносный, или амбровое дерево (*L. styraciflua*), выс. до 45 м, и малоазиатский ликвидамбар восточный (*L. orientalis*) служат источником бальзама стиракс; альтингия высокая, или расамала (*A. excelsa*), растущая в горных лесах от Вост. Гималаев до Явы и Суматры, выс. до 60 м, даёт ценную древесину.

ГАМБУЗИЯ (*Gambusia affinis*), рыба сем. пецилиевых. Дл. самцов до 4 см, самок до 7,5 см. Окраска тела однотонная, серо-оливковая. У самцов передние лучи анального плавника превращены в совокупит. орган (гоноподий). Обитает в небольших стоячих водоёмах юж. части Сев. Америки. Живородящая. Половозрелость в возрасте 1—2 мес. За лето самки дают до 5 порций по 15—100 мальков в каждой. Питается личинками и куколками комаров, зоопланктоном, икрой и мальками рыб (поедает и свою молодь). Акклиматизирована во многих странах Евразии, в Аргентине, на Гавайских о вах, в СССР —на Кавказе, в Ср. Азии и на Ю. Украины, где её используют для борьбы с малярийными комарами. При большой численности наносит ущерб рыбному х ву, поедая икру др. видов рыб. В аквариумах быстро вырождается, перестаёт размножаться. См. рис. 1 при ст. *Карпозубообразные*.

ГАМЕТА (от греч. gametẽ — жена, gamétes — муж), половая клетка, репродуктивная клетка животных и растений. Г. обеспечивают передачу наследств. информации от родителей потомкам. Г. обладают гаплоидным набором хромосом, что обеспечивается сложным процессом гаметогенеза. Две Г., сливаясь при оплодотворении, образуют зиготу с диплоидным набором хромосом, к-рая даёт начало новому организму. По морфологии Г. различают неск. типов полового процесса: *гетерогамию* (подразделяемую на собственно гетерогамию, или анизогамию, и оогамию), *изогамию* и *зигогамию*. Подробнее см. *Яйцо*, *Сперматозоид*.

ГАМЕТАНГИЙ (от *гамета* и греч. angéion — сосуд), половой орган у растений, одно- или многоклеточное вместилище муж. и жен. половых клеток — гамет. У низших растений содержимое Г. иногда не дифференцировано на отд. гаметы и в этом случае при половом процессе происходит слияние целых Г. У оомицетов, аскомицетов, базидиомицетов и высших растений с дифференцированными по полу гаметами мужские Г. наз. антеридиями, а женские — оогониями или архегониями.

ГАМЕТОГЕНЕЗ (от *гамета* и *...генез*), развитие половых клеток (гамет). У животных Г. бывает диффузным (гаметы развиваются в любом участке тела — у губок, нек-рых кишечнополостных, плоских червей) и локализованным (гаметы развиваются в половых железах — гонадах — у подавляющего большинства животных). У позвоночных и мн. беспозвоночных гаметы образуются из первичных половых клеток (гоноцитов), к-рые обособляются после первых делений дробления или в начале эмбриогенеза из экто- или энтодермы. При раннем Г. у зародышей позвоночных и нек-рых беспозвоночных гоноциты образуются вдали от зачатка будущей гонады и мигрируют (с током крови, пластами развивающихся тканей или путём активного движения) к месту окончат. дифференцировки. У животных с поздним Г. (гидры, мшанки, оболочники) место возникновения гамет и зона дифференцировки совпадают. После детерминации пола гоноцитов, зависящей от соматич. тканей гонады, начинается размножение и дифференцировка мужских половых клеток (*сперматогенез*) или женских (*оогенез*). У млекопитающих отд. этапы сперматогенеза и весь процесс в целом строго детерминированы во времени, их скорость не зависит от действия гормональных факторов. В оогенезе этапы созревания яйцеклеток растянуты во времени и гормонально зависимы. Г. рассматривается как начальный этап онтогенеза. Нарушения его могут существенно влиять на последующее развитие оплодотворённого яйца и будущего организма.

О Г. у растений см. *Мегаспорогенез*, *Микроспорогенез*.

● Соколов И. И., Цитологические основы полового размножения многоклеточных животных, в кн.: Руководство по цитологии, т. 2, М.— Л., 1966, с. 390—460; Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных, пер. с франц., М., 1968.

ГАМЕТОФИТ (от *гамета* и *...фит*), половое поколение в жизненном цикле растений, развивающихся с чередованием поколений. Образуется из споры, имеет гаплоидный набор хромосом; продуцирует гаметы либо в обычных вегетативных клетках таллома (нек-рые водоросли), либо в специализир. органах полового размножения — гаметангиях, оогониях и антеридиях (низшие растения), архегониях и антеридиях (высшие растения за исключением цветковых). Строение Г. разнообразно, что связано с разл. типами смены поколений. При изоморфной смене поколений у водорослей (ульва, диктиота, эктокарпус) Г. представлен самостоятельно живущей особью данного вида, внешне не отличающейся от диплоидной особи — спорофита. При гетероморфном жизненном цикле (ламинариевые водоросли) Г. имеет вид микроскопич. нитчатых, слабо ветвящихся талломов и резко отличается от крупного спорофита. У высших растений, имеющих всегда гетероморфную смену поколений, Г. только у мхов может быть представлен листостебельным растением (сфагнум, кукушкин лён). У всех остальных представителей спорофитной линии эволюции (папоротниковидные, семенные растения) Г. слабо развит и недолговечен. Так, у плаунов, хвощей и папоротников Г. имеют вид талломных растений — заростков, не расчленённых на органы, зелёных или бесцветных, от неск. мм до 3 см, живущих неск. недель (редко неск. лет, как у плаунов и мараттиевых папоротников). У равноспоровых папоротниковидных заростки обоеполые. Разноспоровые высшие растения, включая семенные, имеют раздельнополые Г., развивающиеся из микро- и макроспор.

В эволюции высших растений происходила постепенная редукция Г. Так, жен. половое поколение семенных растений полностью утратило способность к самостоят. образу жизни, и всё его развитие протекает на спорофите внутри макроспорангия (или нуцеллуса семяпочки). У голосеменных жен. Г.— многоклеточный гаплоидный эндосперм с двумя (у сосны) или неск. (у др. голосеменных) архегониями. Жен. Г. покрытосеменных редуцирован обычно до семи клеток, архегониев не имеет и наз. *зародышевым мешком*. Муж. Г. семенных растений развивается из микроспоры и представляет собой пыльцу, прорастающую в пыльцевую трубку с образованием гамет — спермиев.

...ГАМИЯ (от греч. gámos — брак), часть сложных слов, означающая отношение между полами, половой процесс, оплодотворение, напр. *моногамия*, *гологамия*, *автогамия*.

ГАММА-АМИНОМАСЛЯНАЯ КИСЛОТА, ГАМК, $HOOCH_2CH_2CH_2NH_2$, аминокислота, один из медиаторов нервной системы. Фермент, катализирующий образование Г.-а. к. путём декарбоксилирования L-глутаминовой к-ты (глутаматдекарбоксилаза), содержится в нервной ткани, где локализован в особых нейронах — источнике секреции медиаторной Г.-а. к. Активный синтез Г.-а. к. идёт и в нек-рых др. клетках, напр. в бета-клетках поджелудочной железы (и в развивающейся из них опухоли, инсулиноме), где функция Г. а. к. неизвестна. У ракообразных и насекомых Г.-а. к. служит медиатором тормозных двигат. нейронов, а в мозге позвоночных – медиатором мн. тормозных интернейронов; поэтому её часто наз. медиатором синаптич. торможения. Однако было показано, что Г.-а.к., подобно др. медиаторам, оказывает как тормозящие, так и возбуждающие эффекты. В состав белков Г.-а. к. не входит.

● Сытинский И. А., Гамма-аминомасляная кислота — медиатор торможения, Л., 1977.

ГАММА-ГЛОБУЛИНЫ, фракция глобулинов сыворотки крови, обладающая наименьшей электрофоретич. подвижностью и благодаря одинаковому заряду располагающаяся в γ-области на электрофореграмме. Среди Г.-г.— *иммуноглобулины* (антитела) и не относящиеся к ним белки, напр. гамма-фетопротеин. Г.-г. наз. также препараты с высоким содержанием антител против определ. возбудителей, к-рые получают фракционированием сыворотки крови человека или животных, иммунизированных соответствующими антигенами. Их используют для профилактики и лечения мн. вирусных и бактериальных инфекций.

ГАМОНЫ (от греч. gámos — брак), вещества, выделяемые половыми клетками; способствуют встрече сперматозоида с яйцом и их соединению. Вещества, выделяемые женскими гаметами, наз. гиногамонами (Гг), мужскими — андрогамонами (Аг). Г. найдены у водорослей, грибов (см. *Антеридиол*), мн. животных (моллюсков, кольчатых червей, иглокожих, хордовых). В жен. половых продуктах выявлены: Гг I, усиливающий движение сперматозоидов и продлевающий период их подвижности; Гг II (фертилизин), вызывающий агглютинацию сперматозоидов; вещество, инактивирующее агглютинирующий агент (антифертилизин яйца). В муж. половых продуктах найдены: Аг I, подавляющий подвижность сперматозоидов; Аг II, инактивирующий агглютинирующий агент (антифертилизин сперматозоида); Аг III, вызывающий разжижение кортикального слоя яйца; лизины сперматозоида, растворяющие яйцевые оболочки. Гг I, Аг I, Аг II — низкомолекулярные соединения, другие Г.— белки.

ГА́НГЛИЙ (от греч. ganglíon — узел), нервный узел, скопление тел и отростков нейронов, окружённое соединительнотканной капсулой и клетками глии; осуществляет переработку и интеграцию нервных импульсов. У беспозвоночных посредством взаимных соединений образуют единую нервную систему; у двусторонне-симметричных обычно хорошо развита пара головных (церебральных) Г., связанных с органами чувств. Служат координирующими центрами и выполняют функцию ЦНС. У позвоночных различают вегетативные (симпатические и парасимпатические) и соматосенсорные (спинно- и черепномозговые) Г., расположенные по ходу периферич. нервов и в стенках внутр. органов. Базальными Г. наз. также ядра головного мозга.

Брюшная нервная цепочка омара *Homarus*, **свойственная многим беспозвоночным:** *1* — зрительный нерв, *2* — надглоточный, *3* — подглоточный, *4* — грудные и *5* — брюшные ганглии.

ГАНГЛИОЗИ́ДЫ, природные органич. соединения из группы гликосфинголипидов, содержащие один или неск. остатков нейраминовых к-т. Большинство Г. включают C_{20} — сфингозин, ацилированный стеариновой к-той, галактозу, глюкозу и разл. гексозамины. Обнаружены в большинстве тканей животных, в наибольшем кол-ве — в сером веществе мозга; локализуются в клетке в микросомах и синаптич. мембранах. Мол. м. 1500—3000. Биосинтез Г. осуществляется присоединением к цереброзидам остатков нейраминовых к т. Г.— сильные антигены, ингибируют действие ряда токсинов, участвуют в регуляции микроокружения синапсов, создании медиаторных рецепторов, клеточных контактов. У человека изменения кол-ва и структуры Г. приводят к нарушениям психики.

ГАНО́ИДНАЯ ЧЕШУЯ́, обычно ромбич. чешуя ископаемых палеонисков и костных ганоидов, а также совр. многопёрообразных и панцирных щук. Снаружи покрыта твёрдым блестящим слоем эмалеподобного дентина — ганоина. Г. ч. образовалась в результате срастания первичных плакоидных чешуй. На теле животного Г. ч. располагается кольцами, образуя панцирь (верх. край каждой чешуи имеет шип, входящий в выемку чешуи, лежащей выше), к-рый, помимо защитной функции, даёт опору мускулатуре и обеспечивает необходимую для движения упругость тела. Растёт в течение всей жизни организма, не сменяется. Наиболее примитивный вид Г. ч.— *космоидная чешуя*. См. также *Чешуя*.

ГАНО́ИДНЫЕ РЫ́БЫ (Ganoidei, Ganoidomorpha), инфракласс (надотряд) лучепёрых рыб. Известны со среднего девона. Дл. от 3—5 см (ископаемые) до 9 м. Ниж. челюсти из мн. окостенений. Чешуя б. ч. ганоидная, ромбическая. Хвостовой плавник гетероцеркальный. Плават. пузырь обычно ячеистый. Есть спиральный клапан и артериальный конус, в разл. степени редуцированные. 2 надотряда: хрящевые ганоиды (Chondrosteimorpha) с одним вымершим отрядом и двумя современными (осетрообразные и многопёрообразные), костные ганоиды (Holosteimorpha) с пятью вымершими отрядами и двумя современными (амиеобразные и панцирникообразные), 10 совр. родов с 43 видами.

ГАПЛО́ИД (от греч. haplóos — одиночный, простой и eidos — вид), организм (клетка, ядро) с одинарным (гаплоидным) набором хромосом, к-рый обозначается лат. буквой n. У многих эукариотич. микроорганизмов и низших растений Г. в норме представляет одну из стадий жизненного цикла (гаплофаза, гаметофит), а у нек-рых видов членистоногих Г. являются самцы, развивающиеся из неоплодотворённых или оплодотворённых яйцеклеток, но в к-рых элиминируется один из гаплоидных наборов хромосом. У большинства животных (и человека) гаплоидны только половые клетки. Характерным для Г. является стерильность при половом размножении: отсутствие у них гомологичных хромосом приводит к нарушению процесса мейоза и образованию половых клеток с аномальным набором хромосом.

ГАПЛО́НТ (от греч. haplóos — одиночный, простой и on — существо), организм, у к-рого все клетки содержат гаплоидный набор хромосом, а диплоидна только зигота. Нек-рые простейшие (напр., кокцидии), грибы (оомицеты), мн. зелёные водоросли. Г. иногда считают синонимом гаметофита, однако у нек-рых водорослей встречаются и диплоидный гаметофит, и гаплоидный спорофит. Иногда как синоним Г. используют термин «гаплобионт»; однако последним термином чаще обозначают организм, в жизненном цикле к-рого бывает только один цитологический тип — гаплоидный или диплоидный.

ГАПТЕ́НЫ (от греч. háptō — прикрепляю), полуантигены, вещества (чаще низкомолекулярные), не обладающие иммуногенными свойствами, но способные специфически взаимодействовать с антителами (иммуноглобулинами) и иммуноцитами. Г. не способны вызвать иммунный ответ, но после присоединения к к.-л. более крупным молекулам, напр. к белку, превращаются в иммуногенные антигены. Такие Г., как, напр., пенициллин, формальдегид или пикрилхлорид, связываясь с собств. белками организма, становятся полными антигенами, в к-рых Г. играет роль иммунодоминантной части антигенных детерминантов. Этот процесс может происходить при введении лекарств. веществ и является причиной медикаментозной аллергии. Г. могут быть также нек-рые высокомолекулярные вещества (капсульные полисахариды пневмококков или нативные нуклеиновые к ты). Введением моновалентных Г. в сенсибилизированный организм можно блокировать иммунный ответ (на этом принципе основан один из методов лечения аллергич. заболеваний).

ГАПТОГЛОБИ́Н, сложный белок (гликопротеид) плазмы крови. Мол. м. 85 000. Обнаружен у человека, обезьян и кроликов. Образует с гемоглобином, высвобождающимся при распаде эритроцитов, комплекс, к рый не проходит через почечный фильтр, а поглощается клетками ретикулоэндотелиальной системы, что снижает выведение железа гемоглобина из организма. Содержание Г. в сыворотке крови здорового человека (50—90 мг%) с возрастом увеличивается.

ГАРДЕ́НИЯ (*Gardenia*), род вечнозелёных (иногда листопадных) кустарников или небольших деревьев сем. мареновых. Св. 100 (по др. данным, 250) видов, преим. в тропиках и субтропиках Азии и Африки. В СССР — на Черномор. побережье выращивают как декоративную Г. жасминовидную (*G. jasminoides*) с сильно пахнущими белыми цветками. Душистые цветки применяют для отдушки чая и получения эфирного масла (употребляют в косметике), плоды неск. видов — для получения пищ. красителя.

ГА́РДЕРОВА ЖЕЛЕЗА́ (по имени И. Я. Гардера) (glandula nictitans), крупная железа мигательной перепонки у большинства наземных позвоночных; выделяет жирный секрет, смазывающий роговицу. У большинства расположена в области ниж. века у внутр. (носового) угла глаза. Хорошо развита у роющих пресмыкающихся (напр., у амфисбен, слепозмеек). У мн. млекопитающих, в т. ч. у человека, редуцирована.

ГАРЕ́М, небольшая устойчивая группа размножающихся полигамных мор. млекопитающих. Г. свойственны ушастым тюленям (котикам, сивучу), мор. слонам и серому тюленю. На одного половозрелого самца в Г. приходится от нескольких до нескольких десятков взрослых самок (у серого тюленя — 2—5 самок, у секача сев. мор. котика — до 50 самок). У животных, образующих Г., резко выражен половой диморфизм, особенно в размерах тела — самцы в 2—4 раза крупнее самок. Возможно, Г. свойственны и кашалоту, единств. китообразному, у к-рого резко выражен половой диморфизм в размерах тела.

Термин «Г.» иногда применяют и по отношению к др. животным (нек-рые птицы и рукокрылые, мн. копытные), к-рым свойственна полигиния или полиандрия.

ГА́РМАЛА (*Peganum*), род многолетних трав сем. парнолистниковых (Zygophyllaceae) порядка рутовых. Листья рассечены на ланцетно-линейные сегменты. Цветки обоеполые, правильные, крупные, одиночные, белые. Плод — коробочка. 6 видов, на юге Европы, в Зап., Ср., Центр. Азии, Сев. Африке и Америке (Мексика). В СССР — 2 вида. Г. обыкновенная, или могильник (*P. harmala*), растёт на юге Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии и Казахстане, в степях, в полупустынях и как сорное около жилья, вдоль дорог и т. п. Ядовита, трава содержит алкалоиды, применяемые в медицине и ветеринарии. Красящее вещество из семян и корней используется для окраски тканей и кожи. Г. чернушкообразная (*P. nigellastrum*) — редкий реликтовый сибирско-монгольский вид, в СССР встречается в Забайкалье; в Красной книге СССР.

ГА́РНА (*Antilope cervicapra*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела 100—150 см, выс. в холке 60—85 см. Самцы значительно крупнее самок. Рога только у самцов (дл. 35—73 см), спирально закрученные. Эндемик Индостана (к Ю. от Гималаев). Акклиматизирована в США (Техас). Обитает в местах с низкой травянистой растительностью. Детёнышей 1—2. Численность и ареал сокращаются. См. рис. 13 при ст. *Полорогие*.

ГАРПАКТИЦИ́ДЫ (Harpacticoida), подотряд веслоногих раков. Тело червеобразное. Антеннулы короткие. Яйцевой мешок обычно один. Неск. тыс. видов; распространены широко в морях и пресных водоёмах, в т. ч. подземных, реже в почве; в Байкале — 43 вида, из них 38 — эндемики. Большинство Г.— донные организмы, много интерстициаль-

иых. Питаются детритом. Ряду видов пресноводных Г. свойствен партеногенез. В нек-рых водоёмах Г. составляют заметную часть пищи рыб, особенно молоди.

ГА́РПИИ, группа родов крупных птиц сем. ястребиных. На голове хохол. Лапы сильные. 4 рода, 5 видов, в тропиках Америки, на Филиппинах и Нов. Гвинее. Характерный представитель группы — гарпия (*Harpia harpyja*), обитающая в тропич. лесах от Мексики до

Гарпия.

Центр. Бразилии. Дл. тела ок. 1 м. Гнёзда на деревьях на выс. 20—40 м. В кладке 1 яйцо. Охотится на обезьян, ленивцев, крупных попугаев. Перья Г. высоко ценятся у индейцев как украшение. В Красной книге МСОП.

ГАРРИ́ГА (франц. garrigue, провансальское — garrigo), разрежённые заросли низкорослых вечнозелёных кустарников, гл. обр. дуба кустарникового и пальмы хамеропс; из др. растений обычны чабрец, розмарин, дрок и др. Распространена в Средиземноморье, в менее сухом климате, чем фригана, на каменистых склонах, на месте сведённых (перевыпасом и палами) лесов из дуба каменного.

ГА́РШНЕП (*Lymnocryptes minimus*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 20 см. Спина тёмная с металлич. блеском и охристыми каёмками по бокам. В отличие от бекасов клюв у Г. относительно короткий, Г. отыскивает пищу, зондируя клювом верх. слои мягкого грунта, или собирает корм на поверхности почвы. Распространён на С. Евразии — в тундре, лесотундре и на С. лесной зоны. Гнездится на топких болотах. Объект спортивной охоты.

ГАСТЕРОМИЦЕ́ТЫ (Gasteromycetes), группа порядков базидальных грибов. Плодовые тела сидячие или на ножке, наземные или подземные. Снаружи полностью замкнуты в плотную оболочку — перидий, к-рая разрывается лишь при созревании плодущей части — глебы. Плотная, белая или сероватая глеба молодых Г. при созревании базидиоспор темнеет (от оливковой до коричневой), становится порошкообразной (у дождевиковых), слизистой (у весёлки) или остаётся плотной, напр. у ложнодождевика (*Scleroderma*). Нек-рые надземные Г. имеют ножку (ложную или настоящую), у весёлки образуется особый плодоносец — рецептакул, выносящий созревшую глебу. Г. отличаются большим разнообразием форм и размеров (от 1 до 70 см, масса до 12,5 кг). Нек-рые тропич. виды имеют причудливую форму и яркую окраску (т. н. грибы цветы). 110 родов, ок. 1000 видов, распространены широко; в СССР — св. 40 родов и св. 170 видов. Развиваются на мёртвой древесине и как почвенные сапротрофы в лесах, а также на лугах, пастбищах, в степях, пустынях, на прибрежных морских дюнах. Нек-рые виды — микоризообразователи (ложнодождевик), немногие — корневые паразиты.

● Сосин П. Е., Определитель гастеромицетов СССР, Л., 1973.

ГАСТРЕ́И ТЕО́РИЯ, теория, согласно к-рой строение предковой формы многоклеточных животных повторяется на ранних стадиях онтогенеза (стадии бластулы и гаструлы) у совр. многоклеточных животных. Сформулирована Э. Геккелем в 1872. Согласно Г. т., предками всех многоклеточных животных являются колониальные простейшие, к-рые образуют однослойную сферич. колонию, подобную *бластуле*,— бластею. Дальнейшая эволюция идёт аналогично инвагинации в процессе эмбрионального развития нек-рых совр. многоклеточных животных, путём впячивания передней стенки внутрь. Это приводит к образованию двуслойного многоклеточного организма, подобного гаструле,— гастреи. Внутр. слой клеток — энтодерма — окружает внутр. полость, к-рая открывается наружу бластопором. Строение гастреи сходно с таковым кишечнополостных, к-рых рассматривают, согласно Г. т., как предковую форму многоклеточных животных. Существуют и др. представления о предковой форме многоклеточных животных, напр. *Фагоцителлы теория*. См. также *Многоклеточные*.

ГАСТРИ́Н, гормон, вырабатываемый клетками слизистой оболочки пилорической (привратниковой) части и дна желудка; обнаружен в кишечнике, а также в гипофизе ряда животных. По химич. природе — полипептид, состоящий из 17 аминокислотных остатков. Мол. м. ок. 2200. Существует в десульфированной (Г. I) и сульфированной (Г. II) формах, к-рые обладают одинаковой биол. активностью. Выделены разновидности Г. с пептидной цепью из 34 и 13 аминокислотных остатков. Г. участвует в регуляции функций пищеварит. органов: стимулирует секрецию соляной к-ты в желудке, усиливает секрецию желудочного и панкреатич. соков, желчевыделение, изменяет тонус и двигат. активность желудка и кишечника. Выделяется в кровь при растяжении привратника и действии на него химич. раздражителей (напр., пищи, богатой белками), а также под влиянием импульсов, поступающих по блуждающим нервам, и химич. факторов крови (напр., кальция, адреналина). При повышении уровня соляной к-ты в содержимом желудка (до pH 3) выделение Г. тормозится. Осуществлён химич. синтез Г. См. также *Гастроинтестинальные гормоны*.

ГАСТРОВАСКУЛЯ́РНАЯ СИСТЕ́МА (от греч. gastēr, род. падеж gastrós — желудок и лат. vasculum — небольшой сосуд), пищеварительная система медуз и гребневиков. Состоит из желудка и отходящих от него радиальных выпячиваний (каналов), выполняющих функции переваривания пищи и распределения питат. веществ. У медуз каналы наруж. концами впадают в кольцевой канал, проходящий по краю зонтика.

ГАСТРОИНТЕСТИНА́ЛЬНЫЕ ГОРМО́НЫ (от греч. gastēr — желудок и лат. intestinum — кишка), группа биологически активных веществ пептидной природы, вырабатываемых в слизистой оболочке желудочно кишечного тракта у позвоночных; участвуют в регуляции деятельности пищеварит. системы, а также оказывают специфич. действие на нек-рые др. органы и системы. В отличие от «классических» гормонов Г. г. секретируются не эндокринными железами, а спец. клетками, рассеянными в поверхностном эпителиальном слое антрального (от лат. antrum — пещера, полость) отдела желудка и тонкой кишки. Поэтому их иногда наз. парагормонами, гормоноидами, тканевыми гормонами или энтеринами. К Г. г. относятся гастрин, секретин, холецистокинин, мотилин и химоденин. В кишечнике вырабатываются также вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП), расширяющий кровеносные сосуды, понижающий кровяное давление, усиливающий секрецию воды и электролитов поджелудочной железой и желчевыделение; гастроингибирующий полипептид (ГИП), способный подавлять секрецию к-ты в желудке; глюкагон, известный как гормон поджелудочной железы; гормон гипоталамуса соматостатин; бомбезин, выделенный впервые из кожи лягушек и по биол. активности сходный с холецистокинином, и ряд др. Г. г. образуют близкие по хим. структуре группы (напр., секретин, глюкагон, ВИП и ГИП), что может свидетельствовать об их общем происхождении в процессе эволюции. К Г. г. относят также т. н. панкреатический полипептид, выделенный из поджелудочных желёз кур и кр. рог. скота и регулирующий нек рые функции органов пищеварения. Отд. Г. г. могут быть также регуляторами метаболич. процессов в организме. Пептиды, идентичные или близкие по химич. строению Г. г., обнаружены не только в эндокринных клетках кишечника, но и в центр. и периферич. нервной системе (напр., холецистокинин, ВИП, гастрин, бомбезин). В свою очередь, нек-рые пептиды, присутствующие в ЦНС, найдены в желудочно-кишечном тракте (субстанция Р, энкефалины, эндорфины, тиролиберин, нейротензин и др.). Т. о., одни и те же вещества могут обладать в организме двойной функцией — кишечных гормонов и нейрорегуляторов.

● Уголев А. М., Энтериновая (кишечная гормональная) система. Трофологические очерки, Л., 1978; [Климов П. К.], Гормоны желудочно-кишечного тракта, в кн.: Физиология эндокринной системы, Л., 1979.

ГАСТРОЦЕ́ЛЬ (от *гаструла* и греч. koilía — пустота, полость), архентерон, первичная кишка, полость гаструлы, формирующаяся у зародышей многоклеточных животных в тех случаях, когда гаструляция осуществляется путём инвагинации. Стенки Г. образованы инвагинирующей первичной энтодермой. В дальнейшем Г. становится полостью дефинитивного кишечника. У мн. животных (ряд беспозвоночных, костистые рыбы, нек рые высшие позвоночные) Г. не образуется. См. рис. при ст. *Бластопор*.

ГА́СТРУЛА (от греч. gastēr — желудок), зародыш многоклеточных животных в период гаструляции. Г. впервые описана А. О. Ковалевским в 1865 и названа «кишечной личинкой», термин «Г.» введён в 1874 Э. Геккелем. Обычно различают стадии ранней, средней и поздней Г. На стадии поздней Г. зародыш образован двумя слоями клеток — наружным (первичной эктодермой) и внутренним

(первичной энтодермой). У всех животных, кроме двухслойных (губки и кишечнополостные), образуется третий слой — мезодерма, к-рый у первичноротых происходит из телобластов; у вторичноротых материал мезодермы входит в состав первичных энто- или эктодермы и начинает вычленяться из них в период гаструляции. Открытие стадии двухслойного зародыша в развитии многоклеточных имело важное значение для доказательства единства происхождения животных (см. *Гастреи теория*). См. рис. при статьях *Гаструляция*, *Бластопор*, *Зародышевое развитие*.

ГАСТРУЛЯ́ЦИЯ, процесс обособления двух первичных зародышевых листков (наружного — эктодермы и внутреннего — энтодермы) у зародышей всех многоклеточных животных. Период Г. следует за периодом дробления, его заключительной фазой — бластуляцией, а зародыш в этот период наз. гаструлой. В процессе Г. (иногда позже) у всех животных, кроме двухслойных (губки и кишечнополостные), начинает обособляться третий зародышевой листок — мезодерма, располагающийся между экто- и энтодермой и наз. вторичным, средним. В процессе Г. зародышевые листки занимают положение, соответствующее плану строения взрослого организма, а у животных с регуляционным типом развития (см. *Регуляции*) осуществляется взаимодействие между частями зародыша, необходимое для детерминации зачатка ЦНС. Почти у всех животных Г. осуществляется посредством интенсивных *морфогенетических движений*. В зависимости от типа бластулы и от того, какое из морфогенетич. движений преобладает (в ряде случаев — единственное), различают след. осн. способы образования двухслойного зародыша, или способы Г.: и н в а г и н а ц и я — впячивание части стенки бластулы (бластодермы) внутрь зародыша, приводящее к образованию гаструлы с полостью — гастроцелем, сообщающимся с наруж. средой отверстием — бластопором (см. рис., *м*); вариант инвагинации — изгибание пластинки плакулы (*о*); и м м и г р а ц и я — выселение в бластоцель отдельных клеток бластодермы из одного места (униполярная иммиграция — *л*) или из разных (мультиполярная иммиграция — *к*), гастроцель при этом не образуется; э п и б о л и я — обрастание крупных неподвижных клеток вегетативного полушария зародыша более мелкими клетками его анимальной области (*н*); д е л а м и н а ц и я, или расслоение, — энтодерма образуется либо путём деления клеток параллельно поверхности (редкая форма Г. — *и*), либо путём дифференцировки первоначально однородных клеток морулы (без их деления) на экто- и энтодерму в зависимости от положения клеток — на поверхности или в глубине зародыша (*з*). Обычно Г. осуществляется сочетанием разных способов Г. Мезодерма образуется либо независимо от первичных зародышевых листков, либо первоначально входит в состав одного из них и вычленяется позже. У всех беспозвоночных животных, кроме иглокожих, она образуется из двух или нескольких исходных клеток — телобластов (телобластич. способ образования мезодермы). У иглокожих и всех хордовых, кроме высших позвоночных, мезодерма вычленяется из первичной энтодермы (энтероцельный способ). У ланцетника мезодерма вычленяется из крыши гастроцеля в виде двух карманоподобных выстулов, между к-рыми находится материал хорды. У земноводных материал мезодермы и хорды занимает спинную часть первичного кишечника или крышу гастроцеля, дно к-рого образовано энтодермальными клетками; в процессе Г. клетки энтодермы начинают подрастать под крышу гастроцеля, а клетки мезодермы врастать между эктодермой и энтодермой; окончат. обособление мезодермы от энтодермы происходит позже, в период нейруляции. У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих в процессе Г. мезодерма мигрирует через первичную полоску из эпибласта (первичной эктодермы). Клетки будущей хорды инвагинируют в области гензеновского узелка.

Типы бластул (*а — ж*) и связанные с ними типы гаструляции (*з — о*): *а* — равномерная моруда; *б* — равномерная стерробластула; *в* — равномерная целобластула; *г* — неравномерная целобластула; *д* — неравномерная стерробластула; *е* — дискобластула; *ж* — плакула; *з* — морульная деламинация; *и* — клеточная деламинация; *к* — мультиполярная иммиграция; *л* — униполярная иммиграция; *м* — инвагинация; *н* — эпиболия; *о* — изгибание плакулы. Энтодерма отмечена пунктиром.

ГАТТЕ́РИЯ, т у а т а р а (*Sphenodon punctatus*), единственный совр. представитель отряда клювоголовых. Известна с поздней юры и верх. мела. Внешне напоминает ящерицу. Тело массивное, оливково-зелёное, дл. до 76 см. Ср. масса самок св. 0,5 кг, самцов 1 кг. Голова большая. Конечности пятипалые. Вдоль спины и хвоста невысокий гребень из треугольных чешуй. Живёт в норах глуб. до 1 м, в к-рых одновременно могут гнездиться и буревестники. Питается насекомыми и др. беспозвоночными; изредка поедает яйца и птенцов буревестников. В отличие от др. пресмыкающихся активна при низких темп-рах (6—18 °С); образ жизни ночной. Половой зрелости достигает лишь к 20 годам. Откладывает в норы 8—15 яиц в твёрдой скорлупе. Развитие зародышей 12—15 мес. До прихода европейцев населяла Северный и Южный о-ва Нов. Зеландии, к кон. 19 в. вымерла. Сохранилась на 13 близлежащих о-вах, где для её охраны создан спец. заповедник; в Красной книге МСОП. В неволе Г. живут более 50 лет. См. рис. 1 в табл. 42.

ГА́УЗЕ ПРИ́НЦИП, В о л ь т е р р ы — Г а у з е п р и н ц и п, п р и н ц и п к о н к у р е н т н о г о и с к л ю ч е н и я, Г а у з е з а к о н, утверждает, что два вида не могут устойчиво существовать в ограниченном пространстве, если рост численности обоих лимитирован одним жизненно важным ресурсом, количество и (или) доступность к-рого ограничены. Иногда для Г. п. даётся следующая формулировка: два вида не могут сосуществовать, если они занимают одну *экологическую нишу*. То, что виды с близкими экологич. потребностями обычно не встречаются вместе в одном местообитании, отмечалось мн. натуралистами ещё в 19 в. и нач. 20 в. Чёткую формулировку этому правилу дал В. Вольтерра (1926) на основе изучения математич. модели динамики двух популяций, конкурирующих за один пищевой ресурс. Выражение «принцип Гаузе» появилось в 40-х гг. 20 в., после того как Г. Ф. Гаузе экспериментами (1931—35) на простейших показал, как происходит конкурентное вытеснение одного вида другим, как, меняя условия опыта, можно изменить исход конкуренции и каковы условия сосуществования видов. При обсуждении результатов своих экспериментов Гаузе широко использовал математич. аппарат, в частности модель Вольтерры, разработанную далее амер. математиком А. Лоткой. Обсуждение Г. п. сыграло важную роль в развитии концепции экологической ниши и эколого-географич. модели видообразования, а также в оценке межвидовой конкуренции как фактора, поддерживающего структуру сообществ.

● Галл Я. М., К дискуссии о законе Гаузе, в сб.: Вопросы развития эволюционной теории в XX в., Л., 1979, с. 50—60.

ГАУ́Р (*Bos gaurus*), млекопитающее рода быков. Иногда выделяют с бантенгом и купреем в род *Bibos*. Дл. тела ок. 3 м, выс. в холке до 2,2 м. Рога массивные, серповидно изогнутые, длиной до 83 см. Обитает в Индии, Непале, на п-ове Индокитай. Живёт стадами в горных лесах на выс. 600—1700 м. Численность резко сокращается; сохранился преим. в нац. парках. В Красной книге МСОП. Домашняя форма Г. — гаял. См. рис. 26 при ст. *Полорогие*.

ГАУСТО́РИЯ (от лат. haustor — черпающий, пьющий), часть гифы паразитич. гриба, находящаяся внутри живой клетки растения-хозяина. Через Г. питат. вещества клеток организма-хозяина поступают в таллом гриба. Имеются у мн. фитопатогенных грибов.

ГАЯ́Л (*Bos gaurus frontalis*), домашняя форма гаура. От последнего отличается меньшими размерами, широким лбом, более толстыми конусовидными рогами. Разводят в Индии. Молоко отличается высокой жирностью. При скрещивании с кр. рог. скотом даёт плодовитые гибриды.

ГВАЯ́КОВОЕ ДЕ́РЕВО, б а к а у т о в о е д е р е в о (*Guaiacum*), род растений сем. парнолистниковых порядка рутовых. Высокие вечнозелёные деревья с парноперистыми листьями. 6 видов, в тропиках Америки и в Вест-Индии. Твёрдая тяжёлая древесина Г. д. (в особенности *G. sanctum*) используется в машиностроении. Из древесины ядра *G. officinale* получают гваяковую смолу, применяемую в медицине (её спиртовой раствор — реактив на гемоглобин).

ГВОЗДИ́КА (*Dianthus*), род растений сем. гвоздичных. Многолетние (редко однолетние) травы или полукустарнички. Цветки часто красивые, ароматные, протандричные, опыляются бабочками. Чашечка сростнолистная, при основании с чешуевидными, обычно прижатыми прицветниками (характерный признак рода).

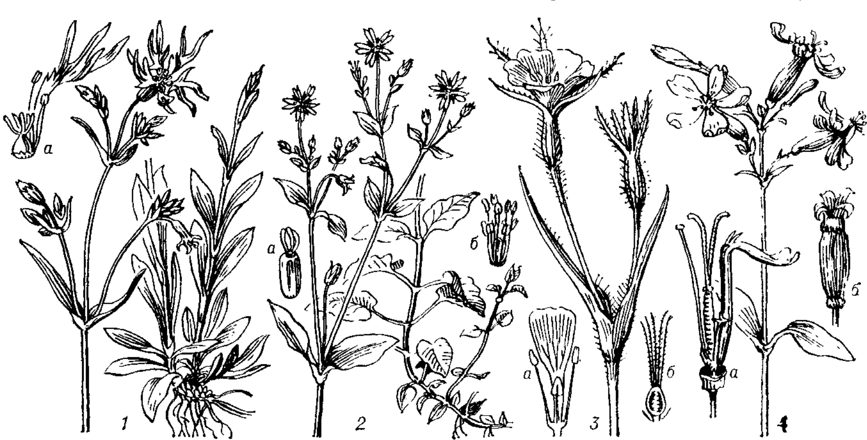
Ок. 300 видов, в Евразии и Африке, но гл. обр. в Средиземноморье; в СССР — ок. 120 видов. Г. растут на сухих солнечных местах. Широко распространены Г. травянка (*D. deltoides*) и Г. пышная (*D. superbus*). Мн. Г. издавна культивируют как декор. растения: Г. садовая, или голландская (*D. caryophyllus*), с одиночными крупными махровыми цветками, родом из Юж. Европы, послужила исходной формой для мн. садовых сортов; Г. бородатая, или турецкая (*D. barbatus*), родом из Ср. и Юж. Европы, с мелкими цветками в густых соцветиях, используется в цветниках как декоративная и для срезки. Г. акантолимоновидная (*D. acantholimonoides*), эндемик р-на Геленджик — Новороссийск, и Г. приднестровская (*D. hypanicus*), эндемик Причерноморья,— в Красной книге СССР. Г. наз. также пряность — высушенные бутоны гвоздичного дерева.

ГВОЗДИ́ЧНИКИ (Caryophyllaeidea), отряд ленточных червей. Тело нерасчленённое, дл. от 2 до 95 мм, с единств. половым комплексом. Головной конец прямой или расширен веерообразно, реже округлый, с 2—6 ямками (ботриями). 36 родов, ок. 90 видов. Паразиты кишечника карпообразных. Цикл развития с одним промежуточным хозяином — малощетинковыми червями (олигохетами). Промежуточный хозяин заглатывает яйцо Г., из к-рого выходит онкосфера, превращающаяся в полости тела рыбы в процеркоид. Рыба заражается, поедая олигохет. Половая система у нек-рых процеркоидов начинает развиваться ещё в олигохетах, а виды рода *Archigetes* достигают в них половой зрелости. Ряд Г. (напр., *Khawia sinensis*) вызывают заболевание и гибель молоди рыб в прудовых х-вах.

ГВОЗДИ́ЧНОЕ ДЕ́РЕВО, сизигиум ароматный (*Syzygium aromaticum*), вечнозелёное дерево сем. миртовых. Листья кожистые, супротивные. Цветки мелкие, 4-членные, в кистевидном соцветии. Плод ягодовидный, односемянный. Растёт на Молуккских о-вах; издавна культивируется во многих тропич. странах. Высушенные бутоны Г. д. используют как пряность под назв. гвоздика. Все части растения содержат эфирное (гвоздичное) масло, применяемое в парфюмерии, медицине, микроскопич. технике; служит также источником для получения ванилина. См. рис. при ст. *Миртовые*.

ГВОЗДИ́ЧНЫЕ, порядок (Caryophyllales) и семейство (Caryophyllaceae) двудольных растений. Порядок Г. происходит, вероятно, от лютиковых, связи с к-рыми наиболее выражены у самого примитивного в порядке сем. лаконосовых. Травы, редко кустарники и небольшие деревья с обоеполыми (реже однополыми), обычно правильными, чаще безлепестными цветками. Семена б. ч. с согнутым зародышем без эндосперма (обычно с периспермом). Ок. 20 семейств: лаконосовые (Phytolaccaceae), никтагиновые (Nyctagynaceae), аизооновые (Aizoaceae), кактусовые, портулаковые (Portulacaceae), гвоздичные, амарантовые, маревые и др. В сем. Г. ок. 80 родов, св. 2000 видов, гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария, особенно в Средиземноморье, Зап. и Ср. Азии; в СССР — св. 40 родов (ок. 700 видов). Плод — коробочка. Б. ч. насекомоопыляемые растения, цветки обычно протандричны, в нек-рых (напр., у звездчатки) возможно самоопыление. Мн. виды (смолёвка поникшая и др.) цветут и выделяют нектар ночью и опыляются ночными насекомыми, преим. бабочками. Среди Г. много декор. растений (из родов гвоздика, смолёвка, дрёма, мыльнянка и др.). Мокрица, торица, торичник, куколь и др. часто засоряют посевы. Подземные органы колючелистника, мыльнянки, качима, реже др. Г., известные под назв. мыльный корень, содержат сапонины и используются в пищ. пром-сти, для мытья шерсти и шёлка. Нек-рые Г. используют в медицине и парфюмерии. 15 видов сем. Г. в Красной книге СССР.

ГЕККО́НОВЫЕ, цепкопалые (Gekkonidae), семейство ящериц. Ископаемые остатки предковых форм известны с эоцена. Дл. от 3,5 до 30 см. Окраска серая или коричневая, среди тропич. древесных видов есть и яркоокрашенные. Глаза большие, обычно без век. Зрачок у большинства вертикальный. Пальцы расширены и часто покрыты снизу роговыми прикрепит. пластинками, позволяющими Г. легко передвигаться по вертик. поверхностям. Хвост ломкий, но быстро регенерирует. Ок. 70 родов, св. 700 видов, в тропич., субтропич. и отчасти умеренных зонах. В СССР — представители 5 родов, в т. ч. гекконы (*Gymnodactylus*), геккончики и эублефары, гл. обр. в пустынях и полупустынях Казахстана и Ср. Азии, а также в Закавказье и Крыму. Большинство обитает на деревьях, скалах и т. п., поселяются в домах; пустынные виды обычно роют норки. Активны в сумерки и ночью. Многие издают негромкие звуки. Почти все — яйцекладущие, в кладке 1—2 яйца, есть яйцеживородящие. 12 видов в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 2—4 в табл. 42.



Гвоздичные. *1* — кукушкин цвет (*Coronaria floscuculi*): *а* — цветок с удалённой чашечкой; *2* — звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum*): *а* — пестик, *б* — тычинки; *3* — куколь (*Agrostemma*): *а* — лепесток с тычинками, *б* — пестик в разрезе; *4* — мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis*): *а* — часть цветка (пестик, тычинка и лепесток), *б* — раскрывшийся плод.

ГЕВЕ́Я (*Hevea*), род растений сем. молочайных. Вечнозелёные деревья выс. до 30—40 м. Листья тройчатосложные, цветки мелкие, однополые, однодомные, собраны в сложные метельчатые соцветия. Плод коробочковидный, распадающийся на 3 односемянные доли. Крупные семена с плотной оболочкой прорастают на лесной почве без периода покоя. Все части растений заключают в себе млечный сок, содержащий каучук. Св. 10 видов, во влажнотропич. лесах Юж. Америки. Г. бразильскую (*H. brasiliensis*), произрастающую в басс. р. Амазонка (а также 2 других вида), культивируют во влажных тропиках как осн. источник натурального каучука (в Малайзии, Таиланде, на о. Шри-Ланка). Путём подсочки деревьев (с 10—12 до 25—30 лет) с одного дерева получают от 3—4 до 7,5 кг каучука в год.

ГЕЙДЕЛЬБЕ́РГСКИЙ ЧЕЛОВЕ́К, мауэровский человек, ископаемый человек, представитель архантропов. Абс. возраст ок. 400 тыс. лет. В 1907 в раннеплейстоценовых отложениях в селении Мауэр, близ г. Гейдельберг (ФРГ), обнаружена ниж. челюсть (массивная, без подбородочного выступа, в целом сходная с обезьяньей) с полным наборов зубов, к-рые как по размерам, так и по форме и строению близки к человеческим. Обычно Г. ч. объединяют с питекантропами, синантропами и др. древнейшими людьми в один вид — человек прямоходящий (*Homo erectus*).

ГЕЙТОНОГА́МИЯ (от греч. géitōn — сосед и...*гамия*), опыление в пределах одного растения в результате переноса пыльцы с цветка на цветок. Г. известна, напр., у моркови, во время цветения к-рой мухи ползают по всему соцветию и переносят пыльцу, собранную в одном цветке, на рыльце пестика др. цветка. При Г. у нек-рых растений семена иногда не образуются. Ср. *Ксеногамия*.

ГЕККО́НЧИКИ (*Alsophylax*), род геккоyовых. Дл. до 9 см (пискливый Г.— *A. pipiens*). Не имеют прикрепительных роговых пластинок на пальцах. Св. 10 видов, в Сев. Африке и Азии. Чаще обитают на склонах обрывов, в саксаульниках, на каменистой и глинистой почве. В СССР — 4 вида, в Казахстане и Ср. Азии. В кладке Г. обычно 1—2 яйца, но у нек-рых видов возможно неск. кладок за сезон. Питаются разл. насекомыми. Гладкий Г. (*A. laevis*) и панцирный Г. (*A. loricatus*) — в Красной книге СССР.

ГЕКСО́ЗЫ, моносахариды с 6 углеродными атомами в молекуле — глюкоза, фруктоза, галактоза, манноза и др.

ГЕКТОКОТИ́ЛЬ (от греч. hekatón — сто и kotýle — присоска в щупальце), своеобразно изменённое щупальце головоногих моллюсков, при помощи к-рого самец переносит сперматофоры из своей мантийной полости в мантийную полость самки. У нек-рых осьминогов, напр. аргонавтов, длинный Г. отрывается от тела самца и самостоятельно плавает в воде, проникая затем в мантийную полость самки (в прошлом был ошибочно принят за червя-паразита).

ГЕЛА́ДЫ (*Theropithecus*), род мартышкообразных. 1 вид — гелада (*T. gelada*). Дл. тела самцов до 80 см, масса до 25 кг; самки много меньше. Дл. хвоста 50—60 см, на конце кисточка. У самцов мантия из длинных коричнево-шоколадных волос покрывает плечи и верх. часть спины, на ниж. стороне тела волосы светлые. На шее и груди имеется оголённый участок кожи (в форме песочных часов), краснеющий при возбуждении, а у самок и в связи с половыми циклами. Телосложение плотное, конечности длинные. Голова округлая, профиль лицевого отдела вогнутый, нос вздёрнутый. Есть седалищные мозоли и защёчные мешки. По жестам и мимике напоминают павианов. Обитают в горах Эфиопии на выс. до 2000—5000 м. Наземные, живут среди скал. Держатся крупными (до 400 особей), слабо организованными стадами. Зимой, спасаясь от холода, спускаются вниз. Наносят большой урон плантациям. В неволе получены плодовитые гибриды между геладой и гамадрилом. См. рис. 11 в табл. 57.

ГЕЛИКОНИ́ДЫ (Heliconidae), семейство бабочек, близкое к сем. нимфалид. Крылья в размахе обычно до 60 мм, иногда и более, относительно узкие, с ярким рисунком на общем чёрном фоне. Ок. 200 видов, большинство в тропиках, немногие виды в умеренных широтах Юж. и Центр. Америки. Гусеницы почти все живут на ядовитых растениях сем. страстоцветных. Неприятный запах и резкий вкус, обусловленные накоплением ядовитых веществ, получаемых с пищей, делают их несъедобными для птиц и др. естеств. врагов. Окраска бабочки — один из классич. примеров предупреждающей окраски. С Г. сходны по внеш. облику нек-рые неядовитые бабочки др. сем.— белянки, Danaidae, Hypsidae (бейтсовская мимикрия). Г.— одна из наиболее изученных групп насекомых (разработана техника лабораторного разведения, позволившая исследовать генетику, развитие и т. д.).

ГЕЛИОБИОЛО́ГИЯ (от греч. hḗlios — солнце и *биология*), раздел биологии, изучающий связи солнечной активности с различными явлениями в биосфере Земли. На существование таких связей указывал ещё С. Аррениус, а в 1915 в этой области была опубликована первая работа А. Л. Чижевского, одного из основоположников Г. Солнце может влиять на живые организмы прямым путём (электромагнитные излучения в оптическом и радиочастотном «окнах прозрачности» атмосферы и протоны высоких энергий солнечных вспышек) или опосредованно — путём влияния солнечной радиации на ионосферу, магнитосферу и атмосферу Земли. Г. устанавливает роль этих факторов в функционировании биол. систем, изучает их количеств. закономерности и механизмы действия. Полагают, что солнечная активность влияет на колебания уровня заболеваемости, смертности и функциональное состояние нервной системы у людей, урожайность растений, интенсивность размножения животных, в т. ч. насекомых-вредителей, миграции животных и ряд др. биол. процессов. Эти явления могут периодически повторяться или носить апериодический характер. В целом их возникновение, интенсивность и пространств. распределение хорошо коррелируют с соответств. показателями гелиогеофизич. факторов. Так, обнаружена чёткая периодичность биол. процессов, связанная с 11-летним и более длит. циклами солнечной активности, а также с 27-суточным обращением Солнца вокруг своей оси; длит. существование активных областей на Солнце обусловливает периодич. воздействие излучения этих областей на Землю. Апериодические изменения связывают с влиянием геомагнитных бурь, возникающих после вспышек на Солнце. Гелиогеофизич. факторы, с одной стороны, обусловливают норм. процессы жизнедеятельности (фотосинтез, биологические ритмы и др.), но вместе с тем могут быть и причиной нежелат. явлений в биосфере. Изучение природы и прогнозирование гелиогеофизич. явлений важно для экологии, космич. биологии, медицины, с. х-ва и др.

● Информационные связи биогелиогеофизических явлений и элементы их прогноза, К., 1974; Чижевский А. Л., Земное эхо солнечных бурь, 2 изд., М., 1976; Влияние солнечной активности на биосферу, М., 1982 (Проблемы космической биологии, т. 43).

ГЕЛИЦИ́ДЫ (Helicidae), семейство наземных стебельчатоглазых моллюсков (долгое время объединялись с сем. гигромиид — Hygromiidae). Известны с конца мезозоя. Раковина шаровидная или в разной степени уплощённая, диам. 9—48 мм. Св. 40 совр. родов и 20 ископаемых, не менее 200 видов, в Европе, Сев. Африке, М. Азии, на Аравийском п-ове. В СССР - 24 вида (в т. ч. виноградная улитка), вдоль зап. границ, в Крыму и на Кавказе. Яйца (до 150 штук) откладывают кучками. Населяют преим. лесные участки, иногда поднимаются на деревья. Растительноядные, преим. ночные животные. В засушливое время и на зиму закапываются в землю. Некоторые крупные виды употребляются в пищу человеком. См. также *Цепея*.

● Шилейко А. А., Наземные моллюски надсемейства Helicoidea, Л., 1978 (Фауна СССР. Моллюски, т. 3, в. 6).

ГЕЛОФИ́ТЫ (от греч. hélos — болото и *...фит*), болотные травянистые растения; в большинстве случаев относятся к *гигрофитам*.

ГЕЛЬМИНТОЛО́ГИЯ (от *гельминты* и *...логия*), раздел паразитологии, изучающий паразитич. червей — гельминтов и вызываемые ими заболевания (гельминтозы) у человека, животных и растений.

ГЕЛЬМИ́НТЫ (от греч. hélmins, род. падеж hélminthos — червь, глист), паразитич. черви из типов плоских и первичнополостных червей (гл. обр. трематоды, моногенеи, ленточные черви, нематоды, скребни). Попадая в разл. органы и ткани человека, животных и растений, вызывают заболевания — гельминтозы. Распространены широко, наносят большой ущерб, поражая с.-х. и промысловых животных, с.-х. растения. Хозяин обычно заражается Г. через пищу и воду (заглатывая инвазионные яйца и личинки), в результате активного проникновения личинок через его кожу или (редко) путём внутриутробной инвазии плода через плаценту. Личинки нек-рых Г. попадают в организм окончат. хозяина при поедании им промежуточного хозяина. Изучает Г. и вызываемые ими заболевания гельминтология.

● Шульц Р. С., Гвоздев Е. В., Основы общей гельминтологии, т. 1—3, М., 1970—76.

ГЕМ, комплексное соединение порфирина с двухвалентным железом. В живых организмах входит в состав сложных белков — гемопротеидов. В зависимости от заместителей в порфириновом цикле различают Г. *a*, *b* (протогем, или просто Г.), *c* и т. д. Наиб. распространён Г. *b* (входит в состав гемоглобинов, миоглобина, каталазы, пероксидазы и большинства цитохромов), в основе к-рого лежит протопорфирин IX. Более сложным строением обладает Г. *a* — простетич. группа фермента клеточного дыхания цитохромоксидазы. Свободный Г. легко окисляется на воздухе до гематина, в к-ром атом железа трёхвалентен.

Гем *b*, или протогем.

ГЕМИЗИГО́ТА (от греч. hēmi- — полу- и *зигота*), диплоидный организм, у к-рого имеется только одна доза определ. генов. Гемизиготное состояние может возникнуть вследствие *анеуплоидии* и *делеций*. В норме оно характерно для генов, локализующихся в половых хромосомах у особей гетерогаметного пола. Рецессивные аллели (мутации) в гемизиготном состоянии проявляются фенотипически, что используют, напр., при оценке мутагенности анализируемых факторов. У человека гемизиготными по генам в X-хромосоме являются мужчины, поэтому рецессивные наследств. заболевания, обусловленные такими генами (гемофилия, цветовая слепота, мышечная дистрофия и др.), встречаются чаще у мужчин, чем у женщин.

ГЕМИКРИПТОФИ́ТЫ (от греч. hēmi- — полу-, kryptós — скрытый и *...фит*), жизненная форма растений, у к-рых почки возобновления в неблагоприятный для вегетации период года сохраняются на уровне почвы (иногда чуть выше) и защищены чешуями, опавшими листьями и снежным покровом. Г.— мн. травянистые растения ср. широт, напр. виды лютика, одуванчик, живучка ползучая и др.

ГЕМИМЕРИ́ДЫ (Hemimerida), отряд насекомых (иногда рассматривается как подотряд отр. кожистокрылых). Дл. 8—14 мм, имеются тонкие длинные нечленистые церки. Бескрылые, безглазые, ротовой аппарат грызущий, голени с вдавлением для вкладывания лапок. 1 род — *Hemimerus* (8 видов). Распространены в Экваториальной Африке. Эктопаразиты грызунов рода хомяковидных крыс (*Cricetomys*). Обитают в шёрстном покрове, питаются производными кожного эпидермиса. Превращение неполное. Яйца развиваются в теле самки, которая «рождает» довольно крупных личинок.

ГЕМИЦЕЛЛЮЛО́ЗЫ, группа полисахаридов высших растений, входящих вместе с целлюлозой в состав клеточной стенки. Наиб. распространены глюкуроноксиланы, глюкоманнаны, галактоглюкоманнаны или арабиногалактаны. Общее содержание Г. в растениях может достигать 40%, состав Г. зависит от вида растения и может быть различным для разных его частей. Большинство Г. имеет

относительно невысокую степень полимеризации (50—200 моносахаридных остатков) и менее упорядоченную по сравнению с целлюлозой надмолекулярную структуру. В клеточных стенках Г. вместе с лигнином выполняют функцию аморфного цементирующего материала.

ГЕМИЦИКЛИ́ЧЕСКИЙ ЦВЕТО́К (от греч. hēmi- — полу- и kýklos — круг), цветок, в к-ром одни части расположены по спирали, другие — кругами. Чаще всего по спирали расположены тычинки и плодолистики, а листочки околоцветника — по кругу (водосбор, нек-рые анноновые). Иногда по спирали расположены чашечка и плодолистики, а венчик и тычинки — по кругу (шиповник). Г. ц. занимает промежуточное положение между ациклич. и циклич. цветками и считается примитивным.

ГЕ́ММУЛА (от лат. gemmula — маленькая почка), 1) покоящаяся зимняя внутренняя почка у мн. пресноводных (бадяги) и некоторых морских губок. Представляет собой шаровидное скопление богатых питат. веществами амёбоидных клеток диам. ок. 0,3 мм в мезоглее губки, окружённое оболочкой из двух роговых (спонгиновых) слоёв (укреплённых спикулами или амфидисками из кремнезёма), между к-рыми имеется воздухоносная прослойка. В оболочке обычно есть выходное отверстие, закрытое перепонкой. Зимой, после отмирания и распада губки, Г. падают на дно водоёма (хорошо переносят его промерзание и высыхание). Весной оболочка Г. лопается, клеточная масса освобождается, прикрепляется ко дну водоёма и развивается в новую губку. Распространяются течениями, водными животными и т. п. 2) Гипотетич. единица наследственности в теории *пангенезиса* Ч. Дарвина.

ГЕМО... (от греч. háima — кровь), часть сложных слов, обозначающая их отношение к крови (напр., *гемоглобины*, *гемопоэз*).

ГЕМОГЛОБИ́НЫ, красные железосодержащие пигменты крови и гемолимфы, обратимо связывающие мол. кислород; сложные белки, состоящие из железопорфириновой простетич. группы (гема) и белка глобина. Обеспечивают перенос O_2 от органов дыхания к тканям и углекислоты от тканей к органам дыхания, участвуют в поддержании pH крови. Имеются у всех позвоночных, за исключением нек-рых антарктич. рыб, у мн. беспозвоночных. В крови находятся в эритроцитах (у позвоночных и нек-рых беспозвоночных) или свободно растворены в плазме (у большинства беспозвоночных). Мол. м. Г. млекопитающих 66 000—68 000, птиц, рыб, земноводных, пресмыкающихся 61 000—72 000, у беспозвоночных (у к-рых Г. растворён в плазме) — до 3 000 000. Молекула Г. большинства высших позвоночных построена из полипептидных цепей, к каждой из к-рых присоединён гем, способный без изменения валентности атомов Fe(II) присоединять и отдавать O_2. В собранной в тетрамер молекуле Г. все 4 остатка гема расположены на поверхности и легко доступны для O_2. Видовая специфичность Г., обладающих разл. сродством к O_2, обусловлена их белковыми компонентами. Г. взрослого человека (HbA) содержат две идентичные α-цепи (в каждой 141 аминокислотный остаток) и две β-цепи (в каждой 146 остатков), Г. плода, или фетальный Г. (HbF), состоит из двух α- и двух γ-цепей. Соотношение разл. форм Г. в крови меняется в процессе развития организма, нек-рые из них различаются по своему сродству к O_2 (у HbF оно выше, чем у HbA, что обеспечивает большую устойчивость организма плода к недостатку O_2). Присоединение O_2 к Г. в органах дыхания (оксигенация) с образованием оксигемоглобина обеспечивается содержанием в геме Fe^{2+} и сопровождается конформационной перестройкой молекулы Г. – связывание O_2 с одним из четырёх гемов изменяет трёхмерную структуру Г. и сродство др. гемов к O_2 (4-й гем оксигенируется в 500 раз быстрее). Этот механизм значительно улучшает снабжение тканей кислородом. Оксигенация зависит от парциального давления (напряжения) O_2 и косвенно регулируется кол-вом CO_2 (как правило, CO_2 облегчает отдачу O_2 тканям, а выход CO_2 из крови, наоборот, способствует её насыщению O_2). Важную роль в связывании Г. O_2 играет 2,3-дифосфоглицериновая к-та и нек-рые анионы, такие, как Cl^-. В капиллярах лёгких парциальное давление O_2 составляет ок. 0,15 атм (несколько ниже, чем в выдыхаемом воздухе). При таком давлении Г. оксигенирован на 96%; в тканях, где парциальное давление ок. 0,04 атм,— на 20%.

Кол-во Г. в 100 мл крови человека 13—16 г (у женщин несколько меньше, чем у мужчин). 1 г Г. (при обычном парциальном давлении в альвеолах) может связывать до 1,34 мл O_2. Каждые 100 мл крови, протекая по тканевым капиллярам, отдают тканям ок. 5—6,5 мл O_2. В состоянии покоя через сердце человека протекает ок. 4 л крови в мин, что обеспечивает получение тканями ок. 200 мл O_2. При напряжённой мышечной работе поглощение O_2 тканями возрастает в 10 и более раз. Г. синтезируется в молодых формах эритроцитов непрерывно, что обеспечивает его постоянное обновление в организме; скорость синтеза заметно возрастает при длит. гипоксии или анемии. Ежесекундно образуется ок. $650 \cdot 10^{12}$ молекул Г. (в каждом эритроците $265 \cdot 10^{6}$ молекул Г.). «Сборка» всей молекулы Г. занимает ок. 90 сек. Синтез Г. у позвоночных регулируется гормоном эритропоэтином и контролируется 4 генами, обозначаемыми по названию полипептидных цепей. Г., освобождающиеся при разрушении эритроцитов,— источник образования жёлчных пигментов. В результате мутаций генов, кодирующих биосинтез полипептидных цепей, и замены одних аминокислотных остатков на другие могут образовываться аномальные Г. (у человека известно ок. 300 таких форм Г.), что приводит к развитию заболеваний — гемоглобинопатий (серповидноклеточная анемия, талассемия и др.).

В мышечной ткани содержится мышечный Г.— миоглобин. Аналоги Г., напр. *легоглобин*, обнаружены у нек-рых растений.

● Перутц М., Молекула гемоглобина, в кн.: Молекулы и клетки, пер. с англ., [в. 1], М., 1966; Иржак Л. И., Гемоглобины и их свойства, М., 1975; Проссер Л., Дыхательные функции крови, в кн.: Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 2, М., 1977, с. 5—83.

ГЕМОДИНА́МИКА (от *гемо...* и греч. dýnamis — сила), движение крови в замкнутой системе сосудов, обусловленное разностью гидростатич. давления в разл. отделах кровяного русла.

Течение крови по сосудам подчиняется общим законам гидродинамики и в общем виде может быть описано уравнением $Q = \frac{P_1 - P_2}{R}$, где Q — кол-во крови, протекающее через сосуд (или через всю систему), P_1 и P_2 — давление в начале и в конце сосуда (или сосудистой системы в целом) и R — сопротивление сосудов.

Осн. гемодинамич. показателем является кол-во крови, выбрасываемое сердцем в аорту за 1 мин — *минутный объём сердца* (МОС). В аорте и артериях кровь находится под высоким давлением (для человека в норме ок. 120/70 мм рт. ст.). Уровень его определяется соотношением между МОС и сопротивлением периферич. сосудов, к-рое обусловлено гл. обр. тонусом артериол (повышение их тонуса затрудняет ток крови из артерий и повышает артериальное давление; снижение тонуса вызывает противоположный эффект).

Линейная скорость движения крови при постоянном МОС зависит от суммарной площади сечения сосудов. При разветвлении артерий наблюдается расширение суммарного русла, к-рое достигает макс. значений в капиллярной сети (суммарный просвет капилляров на 2—3 порядка превышает просвет аорты). Поэтому скорость кровотока велика в артериях (у человека — 50 см/сек) и артериолах и мала в капиллярах (у человека — 0,5 мм/сек). На посткапиллярных участках давление крови продолжает уменьшаться, достигая в предсердиях нулевых и даже отрицат. значений, а скорость кровотока увеличивается из-за сужения кровяного русла. В полых венах линейная скорость тока крови достигает примерно половины её скорости в аорте (у человека — 20 см/сек). Движение крови по венам осуществляется гл. обр. за счёт энергии, сообщаемой работой сердца; их сопротивление невелико, в силу чего возврат крови к сердцу происходит при небольшом градиенте давлений в венозной системе. Он достигается периодич. колебаниями давления в грудной и брюшной полости, обусловленными работой дыхат. мускулатуры и изменениями внеш. давления на стенки вен, связанными с мышечными сокращениями. С выходом позвоночных на сушу, увеличением их размеров и особенно с приобретением ортостатич. ориентации тела (приматы, человек) всё большее значение приобретает совершенствование механизмов возврата венозной крови к сердцу и кровоснабжение головы.

Центры регуляции Г. имеются на всех уровнях нервной системы: от ганглиев вегетативной нервной системы до коры головного мозга. Большое значение в регуляции Г. имеет симпатич. нервная система, а также железы внутренней секреции.

● См. лит. при ст. *Кровообращение*.

ГЕМОЛИЗИ́НЫ (от *гемо...* и *лиз...*), антитела к поверхностным эритроцитарным антигенам, способные при участии *комплемента* разрушать мембраны эритроцитов, в результате чего происходит выход гемоглобина в окружающий раствор — гемолиз. Появляются в сыворотке крови при иммунизации чужеродными эритроцитами и при аутоиммунных заболеваниях. Г. – причина внутрисосудистого гемолиза при переливании несовместимой крови и при гемолитич. болезни новорождённых. Г. наз. также токсины микроорганизмов (стафилококков, стрептококков и др.), вызывающие ферментативное разрушение эритроцитов.

ГЕМОЛИ́МФА (от *гемо...* и *лимфа*), бесцветная или зелёная жидкость, циркулирующая в сосудах и межклетных поло-

стях мн. беспозвоночных (членистоногие, онихофоры, моллюски и др.), имеющих незамкнутую систему кровообращения. Г. выполняет те же функции, что кровь и лимфа у животных с замкнутой кровеносной системой: осуществляет транспорт O_2 и CO_2 (Г. насекомых почти не участвует в транспорте газов в связи с развитием трахейной системы), питат. веществ и продуктов выделения, выполняет функции защиты организма, осморегуляции и др., часто содержит дыхат. пигменты (гемоцианины и гемоглобины). В состав Г. входят и клеточные элементы: амёбоциты, экскреторные клетки, реже эритроциты. Г. ряда насекомых содержит сильнодействующие яды (напр., кантаридин у нарывников), обусловливающие их несъедобность для хищников. Ряд насекомых (божьи коровки, шпанские мушки, нек-рые кузнечики) способны для защиты выбрызгивать или выводить Г. капельками через поры на суставах конечностей.

ГЕМОПРОТЕЙДЫ, сложные белки, содержащие окрашенную простетич. группу — гем; гемоглобины, миоглобин, цитохромы, каталаза, пероксидаза и др.

ГЕМОСПОРИДИИ, кровяные споровики (Haemosporidia), подотряд простейших класса споровиков. 10 родов, св. 100 видов. Паразитируют в эритроцитах и клетках ретикуло-эндотелиальной системы пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, в т. ч. и человека. Нек-рые Г. вызывают тяжёлые заболевания. Жизненный цикл со сменой хозяев. Промежуточный хозяин — позвоночное животное или человек — заражается спорозоитами Г. при укусе кровососущим насекомым (окончат. хозяин). Во внутр. органах промежут. хозяина паразиты размножаются путём шизогонии и после неск. бесполых генераций внедряются в эритроциты, где превращаются в гамонтов (гаметоциты). У плазмодиев шизогония происходит также и в эритроцитах. Половой процесс — в желудке окончат. хозяина. Подвижная зигота (оокинета) проходит через стенку желудка и превращается в ооцисту, в к-рой образуется множество спорозоитов, впоследствии проникающих в слюнные железы окончат. хозяина. Для человека наиб. патогенны возбудители малярии (*плазмодии*).

ГЕМОЦИАНИНЫ, дыхательные пигменты гемолимфы нек-рых моллюсков и членистоногих, осуществляют транспорт кислорода в организме. По химич. природе — сложные белки (металлопротеиды). Мол. м. $0,5 \cdot 10^6$—10^7. Соединение O_2 с Г. обусловлено присутствием в молекуле Г. меди, непосредственно связанной с белком. Г. находятся в гемолимфе в растворённом состоянии и обычно составляют более 90% растворённого белка. Г. имеют более низкую кислородную ёмкость, чем гемоглобины. У мн. моллюсков (напр., *Busycon*) в крови содержатся Г., а в нек-рых мышцах — миоглобин. Окисленные Г. окрашены в синий цвет, восстановленные — бесцветны.

ГЕМОЦИТ (от *гемо...* и *...цит*), любая полностью сформировавшаяся клетка крови: эритроцит, все виды лейкоцита, тромбоцит, амёбоцит. В крови (гемолимфе) беспозвоночных часто имеется лишь 1 тип Г.; кровь позвоночных содержит набор разных специализир. Г.

ГЕН (от греч. génos — род, происхождение), наследственный фактор, функционально неделимая единица генетич. материала; участок молекулы ДНК (у нек-рых вирусов РНК), кодирующий первичную структуру полипептида, молекулы транспортной или рибосомальной РНК или взаимодействующий с регуляторным белком. Совокупность Г. данной клетки или организма составляет его *генотип*. Существование дискретных наследств. факторов в половых клетках было гипотетически постулировано Г. Менделем в 1865, в 1909 В. Иогансен назвал их Г. Дальнейшие представления о Г. связаны с развитием *хромосомной теории наследственности*. Т. Х. Морган и его школа разработали теорию Г., согласно к-рой Г. представляет собой единицу мутации, рекомбинации и функции, т. е. при мутировании Г. изменяется как целое, рекомбинация происходит только между Г., и Г. контролирует элементарную функцию, к-рая может быть определена на основании функционального теста на аллелизм. По мере увеличения разрешающей способности генетич. анализа стало очевидно, что Г. делим и не является единицей мутации и рекомбинации.

Первые эксперименты, доказавшие сложное строение гена у дрозофилы, были выполнены в 20—30-х гг. 20 в. сов. учёными А. С. Серебровским, Н. П. Дубининым и др. Это открытие нашло подтверждение в исследованиях зарубежных авторов, работавших с дрозофилой, а также с низшими грибами, бактериями и др. биол. объектами. В 1953 Дж. Уотсоном и Ф. Криком была раскрыта трёхмерная структура ДНК, что позволило говорить о том, каким образом детали данной структуры определяют биол. функции ДНК в качестве материального носителя наследств. информации. В 60-х гг. амер. исследователь С. Бензер доказал, что Г. бактериофага Т4, развивающегося на кишечной палочке, состоит из линейно расположенных, независимо мутирующих элементов, разделимых рекомбинацией. Исходя из доказанной к тому времени генетич. роли нуклеиновых к-т (см. *Трансформация*), С. Бензер показал, что наименьшими мутирующими элементами Г. являются отдельные пары нуклеотидов ДНК.

Существ. роль в теории Г. сыграла концепция «один ген — один фермент», выдвинутая в 40-е гг. Дж. Бидлом и Э. Тейтемом, согласно к-рой каждый Г. определяет структуру какого-либо фермента. После множества уточнений эта концепция сводится к тому, что для каждого типа полипептидных цепей в клетке существует т. н. структурный Г., определяющий чередование аминокислотных остатков в ней. Эта концепция вместе с представлениями о сложной структуре гена и генетич. роли нуклеиновых к-т послужила отправной точкой для установления Ф. Криком и др. осн. параметров *генетического кода* для белков, а затем его полной расшифровки в 1965 С. Очоа, М. Ниренбергом и др. К этому времени утвердилось представление об универсальности осн. черт строения и функции Г. как сложной линейной структуры участка ДНК, к-рый в результате *транскрипции* и последующей *трансляции* определяет первичную структуру полипептидной цепи.

Дальнейшее развитие теории Г. связано с выявлением отличий в организации генетич. материала у организмов, далёких друг от друга в таксономич. отношении, и с установлением осн. тенденций эволюции Г. Для организации генетич. материала прокариот характерны *опероны*, состоящие из неск. Г. Отсутствие их у эукариот связано, по-видимому, с тем, что рибосомы эукариот в отличие от рибосом прокариот не способны реинициировать трансляцию на одной и той же молекуле иРНК после прохождения кодона-терминатора. Поэтому каждый транскрипт (единица транскрипции) эукариот содержит нуклеотидную последовательность только одного структурного Г. Кроме того, у прокариот в молекуле транслируемой иРНК представлена вся нуклеотидная последовательность структурного Г., в то время как у эукариот мн. Г. содержат от одного до неск. десятков нетранслируемых участков — интронов, к-рые перемежаются с транслируемыми участками — экзонами. Интроны представлены в молекуле первичного транскрипта, а при созревании иРНК они вырезаются. Экзоны ковалентно соединяются в молекулу транслируемой иРНК. Этот процесс получил назв. сплайсинга. Для организации генетич. материала эукариот свойственно присутствие т. н. Г.-кластеров (сложных Г.), кодирующих длинные полипептиды с неск. ферментативными активностями. Напр., один из Г. *Neurospora crassa* кодирует полипептид с мол. м. 150 000, к-рый отвечает за пять последоват. этапов в биосинтезе ароматич. аминокислот. Подобные Г.-кластеры, по-видимому, редки у прокариот.

Вирусы имеют структуру Г., отражающую генетич. организацию клетки-хозяина. Так, Г. бактериофагов собраны в опероны и не имеют интронов, а вирусы эукариот имеют интроны. В то же время в генетич. материале вирусов прокариот и эукариот обнаруживается общая характерная черта — перекрывание Г. Возможно, это связано у вирусов с тенденцией макс. использования информац. ёмкости небольшого генома. У РНК-содержащих онкогенных вирусов эукариот обнаружена ещё одна особенность строения генетич. материала. Она заключается в том, что генетич. материал этих вирусов служит одновременно в качестве иРНК для синтеза гигантской молекулы полипротеина (мол. м. 270 000), к-рая затем „разрезается" при помощи специфич. протеолиза на отд. белки, участвующие в формировании частицы вириона. Это отражает неспособность рибосом клетки-хозяина реинициировать трансляцию на одной молекуле иРНК, и поэтому знаки, разделяющие отд. Г., как бы вынесены на гигантскую цепь полипротеина. Т. о., выявляются осн. тенденции в эволюции Г.: от оперонных структур, содержащих «простые Г.», у прокариот — к автономизации Г. и даже их частей, разделимых интронами, у эукариот. Полагают, что отд. экзоны соответствуют функционально значимым участкам в полипептидной цепи — её отд. доменам. Перекомбинация экзонов может вести к оптимальным сочетаниям доменов в белках.

По мере проникновения в мол. структуру генетич. материала всё труднее становится находить в молекулах ДНК границы того, что обозначают понятиями «ген» и «гены» (как наследств. задатки, части генотипа). Это связано с тем, что сигналы таких матричных процессов, как транскрипция (на ДНК) и трансляция (на иРНК), не совпадают как по локализации, так и по сочетаниям нуклеотидов. Наконец, растёт число открываемых генетич. единиц. Наряду со структурными и регуляторными Г., обнаружены участки повторяющихся нуклеотидных последовательностей, функции к-рых неизвест-

ны, мигрирующие нуклеотидные последовательности (*мобильные гены*). Найдены также т. н. псевдогены у эукариот, к-рые представляют собой копии известных Г., расположенные в других частях генома и лишённые интронов или инактивированные мутациями и поэтому не функционирующие. Все эти сведения расширяют представления о строении генетич. материала и показывают, что теория Г. продолжает развиваться.

Теория Г. — основа прикладной *генетической инженерии*, методы к-рой позволяют, напр., создавать штаммы бактерий, производящие мн. физиологически активные вещества, используемые в медицине и с. х-ве. При этом знание структуры конкретных Г., мол. основ их экспрессии позволяет выбирать оптим. стратегию химич. или ферментативного их синтеза, присоединения к ним «сильных» промоторов, использования соотв. молекул ДНК для переноса их из одних организмов в другие. Кроме того, на основе многочисл. мутантов по отдельным генам, получаемых при их изучении, созданы высокоэффективные тест-системы для выявления генетич. активности факторов среды, в т. ч. для выявления канцерогенных соединений.

● Морган Т. Г., Теория гена, пер. с англ., Л., 1927; Уотсон Дж., Молекулярная биология гена, пер. с англ., М., 1978; Гены эукариот (повторяющиеся гены), М., 1982 (Итоги науки и техники АН СССР, сер. «Молекулярная биология», т. 18); Зенгбуш П., Молекулярная и клеточная биология, пер. с нем., т. 1, М., 1982.

...ГЕНЕЗ (от греч. génesis — происхождение, возникновение), часть сложных слов, означающая происхождение, процесс образования, напр. *онтогенез, оогенез*.

ГЕНЕРАТИ́ВНЫЕ О́РГАНЫ растений (от лат. genero — рождаю, произвожу), выполняют функцию полового размножения; вместе с органами бесполого и вегетативного размножения относятся к репродуктивным органам. У примитивных эукариот (нек-рые водоросли, лишайники) Г. о. не дифференцированы на мужские и женские и различаются лишь в физиол. отношении (*гетероталлизм*). У низших растений с более продвинутым половым процессом Г. о. (гаметангии) дифференцируются на антеридии (образуют мужские гаметы) и оогонии (образуют женские гаметы); строение этих органов в процессе эволюции разл. образом усложняется. Возникают перегородчатые гаметангии (напр., у бурых водорослей), от к-рых, вероятно, произошли многоклеточные Г. о. высших растений — антеридии и архегонии мхов, папоротников, хвощей и плаунов. У голосеменных происходит редукция Г. о. (напр., у сосновых от архегония сохраняются яйцеклетка и неск. побочных клеток, а мужской гаметофит редуцирован до 3 клеток и антеридий как таковой не образуется). У покрытосеменных (цветковых) в связи с сокращением циклов воспроизведения и явлениями неотении возникают высокоспециализир. структуры — 2-клеточные мужские гаметофиты и зародышевые мешки — женские гаметофиты, к-рые, по-видимому, не гомологичны Г. о. других отделов растений. Понятие Г. о. часто распространяют на цветки и плоды. Г. о. животных чаще наз. *половыми органами*.

ГЕНЕ́ТИКА (от греч. génesis — происхождение), наука о наследственности и изменчивости живых организмов и методах управления ими. В её основу легли закономерности наследственности, обнаруженные Г. Менделем при скрещивании разл. сортов гороха (1865), а также мутационная теория Х. Де Фриза (1901—03). Рождение Г. принято относить к 1900, когда Х. Де Фриз, К. Корренс и Э. Чермак вторично открыли законы Г. Менделя. Термин «Г.» предложил в 1906 У. Бэтсон.

Ещё в 1883—84 В. Ру, О. Гертвиг, Э. Страсбургер, а также А. Вейсман (с 1885) сформулировали ядерную гипотезу наследственности, которая в нач. 20 в. переросла в хромосомную теорию наследственности (У. Сеттон, 1902—1903; Т. Бовери, 1902—07; Т. Морган и его школа). Т. Морганом были заложены и основы теории гена, получившей развитие в трудах сов. учёных школы А. С. Серебровского, сформулировавших в 1929—31 представления о сложной структуре гена. Эти представления были развиты и конкретизированы в исследованиях по биохимической и молекулярной Г., приведших, после создания Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953) модели ДНК, к расшифровке генетич. кода, определяющего синтез белка. Значит. роль в развитии Г. сыграло открытие факторов мутагенеза — ионизирующих излучений (Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов, 1925; Г. Мёллер, 1927) и химич. мутагенов (В. В. Сахаров и М. Е. Лобашёв, 1933—34). Использование индуцированного мутагенеза способствовало увеличению разрешающей способности генетич. анализа и представило селекционерам метод расширения наследств. изменчивости исходного материала. Важное значение для разработки генетич. основ селекции имели работы Н. И. Вавилова. Сформулированный им в 1920 закон гомологич. рядов в наследств. изменчивости позволил ему в дальнейшем установить центры происхождения культурных растений, в к-рых сосредоточено наибольшее разнообразие наследств. форм. Работами С. Райта, Дж. Б. С. Холдейна и Р. Фишера (20—30-е гг.) были заложены основы генетико-матем. методов изучения процессов, происходящих в популяциях. Фундаментальный вклад в Г. популяций внёс С. С. Четвериков (1926), объединивший в единой концепции закономерности менделизма и дарвинизма.

В зависимости от объекта исследования выделяют Г. растений, Г. животных, Г. микроорганизмов, Г. человека и т. п., а в зависимости от используемых методов др. дисциплин — биохимическую Г., молекулярную Г., экологическую Г. и др. Г. вносит огромный вклад в развитие теории эволюции (эволюционная Г., Г. популяций). Идеи и методы Г. находят применение во всех областях человеческой деятельности, связанной с живыми организмами. Они имеют важное значение для решения проблем медицины, сельского х-ва, микробиол. пром-сти. Новейшие достижения Г. связаны с развитием генетической инженерии.

● Мендель Г., Опыты над растительными гибридами, М., 1965; Гайсинович А. Е., Зарождение генетики, М., 1967; Классики советской генетики (1920—1940), Л., 1968; Стент Г., Кэлиндар Р., Молекулярная генетика, пер. с англ., 2 изд., М., 1981; Гершензон С. М., Основы современной генетики, 2 изд., К., 1983; Инге-Вечтомов С. Г., Введение в молекулярную генетику, М., 1983; Peters J. A., Classic papers in genetics, N. Y., 1959; Sturtevant A. H., A history of genetics, Harper and Row, 1965.

ГЕНЕТИ́ЧЕСКАЯ ИНЖЕНЕ́РИЯ, генная инженерия, раздел мол. генетики, связанный с целенаправленным созданием in vitro новых комбинаций генетич. материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать конечные продукты обмена. Возникла в 1972, когда в лаборатории П. Берга (Станфордский ун-т, США) была получена первая рекомбинантная (гибридная) ДНК (рекДНК), в к-рой были соединены фрагменты ДНК фага лямбда и кишечной палочки с циркулярной ДНК обезьяньего вируса 40. Ключевое значение при конструировании рекДНК in vitro имеют ферменты — рестриктазы, рассекающие молекулу ДНК на фрагменты по строго определ. местам, и ДНК-лигазы, сшивающие фрагменты ДНК в единое целое. Только после выделения таких ферментов создание искусств. генетич. структур стало технически выполнимой задачей. Рекомбинантная молекула ДНК имеет форму кольца, она содержит ген (гены), составляющий объект генетич. манипуляций, и т. н. вектор — фрагмент ДНК, обеспечивающий размножение рекДНК и синтез конечных продуктов деятельности генетич. системы — белков. Последнее происходит уже в клетке-хозяине, куда вводится рекДНК. Гены, подлежащие клонированию, могут быть получены в составе фрагментов путём механич. или рестриктазного дробления тотальной ДНК. Но структурные гены, как правило, приходится либо синтезировать химико-биол. путём, либо получать в виде ДНК копий информационных РНК, соответствующих избранному гену. Структурные гены содержат только кодированную запись конечного продукта (белка, РНК), полностью лишены регуляторных участков и потому не способны функционировать ни в клетке-хозяине, ни in vitro. Функциональные свойства рекДНК придаёт вектор, в к-ром присутствуют участки начала репликации (обеспечивают размножение рекДНК), генетич. маркёры, необходимые для селекции, регуляторные участки, обязательные для транскрипции и трансляции генов. Большая часть векторов получена из плазмид кишечной палочки и др. бактерий. Используют также векторы на основе фага лямбда, вирусов SV 40 и полиомы, дрожжей, *Agrobacterium tumefaciens* и др. При получении рекДНК образуется чаще всего неск. структур, из к-рых только одна является нужной. Поэтому обязательный этап составляет селекция и мол. клонирование рекДНК, введённой путём *трансформации* в клетку-хозяина. Наиб. часто в качестве клетки-хозяина используют кишечную палочку, однако применяют и др. бактерии, а также дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*), животные и растит. клетки. Система вектор-хозяин не может быть произвольной: вектор подгоняется к клетке-хозяину, его выбор зависит от видовой специфичности и целей исследователя. Существуют 3 пути селекции рекДНК: генетический (по маркёрам, с помощью избират. сред), иммунохимический и гибридизационный с мечеными ДНК или РНК. РекДНК характеризуют физич. картированием (расщепление рекстриктазами и электрофорез фрагментов в геле) и анализом первичной структуры. В результате интенсивного развития методов Г. и. получены клоны мн. генов, рибосомальной, транспортной и 5S РНК, гистонов, глобина мыши, кролика, человека, коллагена, овальбумина, инсулина человека и др. пептидных гормонов, интерферона человека и пр. На основе Г. и. возникла отрасль фармацевтич. пром-сти, назв. «индустрией ДНК» и представляющая со-

бой одну из совр. ветвей биотехнологии. Допущен для леч. применения инсулин человека (хумулин), полученный посредством рекомбинантных ДНК. Г. и. за короткий срок оказала огромное влияние на развитие разл. молекулярно-генетич. методов и позволила существенно продвинуться на пути познания строения и функционирования генетич. аппарата.

● Девис Р., Ботстайн Д., Рот Дж., Методы генетической инженерии. Генетика бактерий, пер. с англ., М., 1984; Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж., Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование, пер. с англ., М., 1984; Пирузян Э. С., Андрианов В. М., Плазмиды агробактерий и генетическая инженерия растений, М., 1985; Biotechnology and genetic engineering reviews, v. 1, ed. by G. E. Russel, Newcastle upon Myne, 1984; Genetic manipulation; impact on man and society, ed. by W. Arber [a.o.], Camb., 1984.

ГЕНЕТИ́ЧЕСКАЯ ИНФОРМА́ЦИЯ, информация о свойствах организма, к-рая передаётся по наследству. Г. и. записана последовательностью нуклеотидов молекул нуклеиновых к-т (ДНК, у нек-рых вирусов также РНК). Содержит сведения о строении всех (ок. 10 000) ферментов, структурных белков и РНК клетки, а также о регуляции их синтеза. Считывают Г. и. разные ферментные комплексы клетки. Один из таких комплексов — аппарат *трансляции*, состоит из более чем 200 разных макромолекул (даже у такого сравнительно простого организма, как кишечная палочка). Г. и., к-рая считывается в процессе трансляции, складывается из значений триплетов генетич. кода и включает знаки начала и окончания белкового синтеза. Другие составляющие Г. и. считываются аппаратами репликации, транскрипции, а также аппаратами иных процессов, оперирующих молекулами нуклеиновых к-т (таких, как репарация, рестрикция, модификация, рекомбинация, сегрегация) и разными регуляторными белками. У многоклеточных организмов при половом размножении Г. и. передаётся из поколения в поколение через посредство половых клеток. У прокариотич. микроорганизмов имеются особые типы передачи Г. и.— трансдукция, трансформация.

ГЕНЕТИ́ЧЕСКАЯ КА́РТА ХРОМОСО́МЫ, схема взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Для составления Г. к. х. необходимо выявление мн. мутантных генов и проведение многочисл. скрещиваний. Расстояние между генами на Г. к. х. определяют по частоте кроссинговера между ними. Единицей расстояния на Г. к. х. мейотически делящихся клеток является морганида, соответствующая 1% кроссинговера. Для построения Г. к. х. эукариот (наиб. подробные генетич. карты составлены для дрозофилы, у к-рой изучено более 1000 мутантных генов, а также для кукурузы, имеющей в 10 группах сцепления св. 400 генов) используют мейотич. и митотич. кроссинговер. Сравнение Г. к. х., построенных разными методами у одного и того же вида, выявляет одинаковый порядок расположения генов, хотя расстояние между конкретными генами на мейотич. и митотич. Г. к. х. могут различаться. В норме Г. к. х. у эукариот линейные, однако, напр., при построении Г. к. х. у гетерозигот по транслокации получается Г. к. х. в виде креста. Это указывает на то, что форма карт отражает характер конъюгации хромосом. У прокариот и вирусов Г. к. х. также строят с помощью *рекомбинации*. При картировании генов у бактерий с помощью конъюгации получается кольцевая Г. к. х. Знание генетич. карт позволяет планировать работу по получению организмов с определ. сочетаниями признаков, что используется в генетич. экспериментах и селекц. практике. Сравнение Г. к. х. разных видов способствует пониманию эволюц. процесса.

● Захаров И. А., Генетические карты высших организмов, Л., 1979.

ГЕНЕТИ́ЧЕСКАЯ НЕСОВМЕСТИ́МОСТЬ, невозможность слияния функционально нормальных гамет у высших растений или как гамет, так и вегетативных клеток у грибов и водорослей. Является одной из форм репродуктивной *изоляции*. Физиол. механизмы, обеспечивающие реакции Г. н., по-видимому, весьма разнообразны, однако подробно изучены лишь у немногих низших грибов.

Генетич. контроль Г. н. подразделяется на неск. типов, каждый из к-рых характерен для разных таксонов. В одних случаях происходит слияние клеток, несущих только различные или только одинаковые аллели одного гена, а в других — возможно также взаимодействие неск. генов, определяющих реакцию Г. н. Среди высших растений Г. н. распространена у видов с гермафродитным типом цветка и является обычным способом обеспечения перекрёстного оплодотворения. При этом различают спорофитный и гаметофитный типы Г. н. В обоих случаях реакция Г. н. осуществляется между диплоидной тканью пестика и гаплоидной пыльцой. При спорофитном типе Г. н. поведение пыльцы зависит от генотипа отцовского растения — спорофита, при гаметофитном — только от её собственного генотипа, т. е. от генотипа гаметофита.

У многоклеточных животных Г. н. не получила распространения. Исключение составляют нек-рые беспозвоночные, напр. оболочники.

ГЕНЕТИ́ЧЕСКИЙ АНА́ЛИЗ, совокупность методов исследования наследств. свойств организма (его генотипа); поскольку анализ элементов генотипа (групп сцепления, генов и внутригенных структур) осуществляется, как правило, опосредованно, через признаки, Г. а. является по существу анализом признаков, контролируемых теми или иными элементами генотипа. В зависимости от задачи и особенностей изучаемого объекта Г. а. проводят на популяционном, организменном, клеточном и мол. уровнях. К осн. методам Г. а. относятся: селекционный метод, с помощью к-рого осуществляют подбор или создание исходного материала, подвергающегося дальнейшему анализу (напр., Г. Мендель, к-рый по существу является основоположником Г. а., начинал свою работу с получения константных — гомозиготных — форм гороха путём самоопыления); гибридологический метод, представляющий собой систему спец. скрещиваний и учёта их результатов (см. *Гибридологический анализ*); цитогенетический метод, заключающийся в цитологич. анализе генетич. структур и явлений на основе гибридологич. анализа с целью сопоставления генетич. явлений со структурой и поведением хромосом и их участков (анализ хромосомных и геномных мутаций, построение цитологич. карт хромосом, цитохимич. изучение активности генов и т. п.). Частный случай цитогенетич. метода — *геномный анализ*. На основе популяционного метода изучают генетич. структуру популяций разл. организмов: количественно оценивают распределение особей разных генотипов в популяции, анализируют динамику генетич. структуры популяций под действием разл. факторов (при этом используют создание модельных популяций). Молекулярно-генетич. метод представляет собой биохимич. и физ.-химич. изучение структуры и функции генетич. материала и направлен на выяснение этапов пути «ген→признак» и механизмов взаимодействия разл. молекул на этом пути. Мутационный метод позволяет (на основе всестороннего анализа мутаций) установить особенности, закономерности и механизмы мутагенеза, помогает в изучении структуры и функции генов. Особое значение мутац. метод приобретает при работе с организмами, размножающимися бесполым путём, и в генетике человека, где возможности гибридологич. анализа крайне затруднены. Близнецовый метод, заключающийся в анализе и сравнении изменчивости признаков в пределах разл. групп близнецов, позволяет оценить относит. роль генотипа и внеш. условий в наблюдаемой изменчивости. Особенно важен этот метод при работе с малоплодовитыми организмами, имеющими поздние сроки наступления половой зрелости (напр., кр. рог. скот), а также в генетике человека. В Г. а. используют и мн. др. методы (онтогенетический, иммуногенетический, математический и т. д.), позволяющие комплексно изучать генетич. материал. Г. а. является исходным и необходимым этапом на пути к генетич. синтезу (получению организмов с заданными свойствами), в т. ч. методами генетич. инженерии.

● Серебровский А. С., Генетический анализ, М., 1970.

ГЕНЕТИ́ЧЕСКИЙ ГРУЗ, часть наследств. изменчивости популяции, к-рая определяет появление менее приспособленных особей, подвергающихся избирательной гибели в процессе естеств. отбора. Источниками Г. г. служат мутац. и сегрегац. процессы. Соответственно различают мутационный, сегрегационный, а также субституционный (замещающий, или переходный) Г. г. Согласно классич. концепции Г. Мёллера, мутационный груз обусловлен повторным возникновением в популяции мутантных аллелей. Поскольку естеств. отбор направлен против этих аллелей, их частота невелика и они поддерживаются в популяции благодаря мутационному давлению. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии полностью подавляются или же оказывают слабое повреждающее действие. Согласно балансовой концепции Ф. Г. Добржанского, сегрегационный груз возникает в результате выщепления гетерозиготными родителями менее приспособленных гомозиготных потомков. При этом допускается, что значит. часть мутаций оказывает в гетерозиготном состоянии положит. действие (эффект сверхдоминирования) и постоянно поддерживается отбором в ряду поколений. Субституционный груз возникает при изменении адаптивной ценности особей и сохраняется в популяции, пока один аллель не заместит другой. Каждая популяция несёт в себе Г. г., часть к-рого происходит за счёт повторного мутирования, а др. часть — за счёт эффекта сверхдоминирования (вопрос о соотносит. роли разных типов Г. г. в популяции не решён). В обоих случаях гомозиготы имеют отрицат. проявление. Однако понятие вредности мутаций отно-

сительно, т. к. Г. г. одновременно может представлять собой генотипич. резерв эволюции благодаря поддержанию генетич. разнообразия и, следовательно, эволюц. пластичности популяций. Этот резерв может служить для создания генетич. систем, к-рые приведут к появлению новых приспособит. особенностей популяций. Классич. пример такого рода эволюционного изменения — распространение мутации меланизма у бабочки *берёзовой пяденицы*. Изучение Г. г. в виде вредных мутаций у человека (наследств. заболевания) важно для решения практич. вопросов мед. генетики.

● Левонтин Р., Генетические основы эволюции, пер. с англ., М., 1978; Алтухов Ю. П., Генетические процессы в популяциях, М., 1983.

ГЕНЕТИ́ЧЕСКИЙ КОД, свойственная живым организмам единая система записи наследств. информации в молекулах нуклеиновых к-т в виде последовательности нуклеотидов; определяет последовательность включения аминокислот в синтезирующуюся полипептидную цепь в соответствии с последовательностью нуклеотидов ДНК гена. В узком смысле Г. к. — словарь кодонов (триплетов иРНК), кодирующих те или иные аминокислоты и знаки пунктуации процесса белкового синтеза. Реализация Г. к. в живых клетках, т. е. синтез белка, кодируемого геном, осуществляется при помощи двух матричных процессов — *транскрипции* и *трансляции*. Общие свойства Г. к.: триплетность (каждая аминокислота кодируется тройкой нуклеотидов); неперекрываемость (кодоны одного гена не перекрываются); вырожденность (мн. аминокислотные остатки кодируются неск. кодонами); однозначность (каждый отдельный кодон кодирует только один аминокислотный остаток); компактность (между кодонами в иРНК нет «запятых» — нуклеотидов, не входящих в последовательность кодонов данного гена); универсальность (Г. к. одинаков для всех исследованных организмов, хотя известно, что несколько изменённые Г. к. функционируют в митохондриях); считывание начинается с определ. точки (начало определяет кодон-инициатор) и идёт в одном направлении в пределах одного гена. Постановка проблемы Г. к. и теоретич. рассмотрение нек-рых возможных его вариантов принадлежат А. Даунсу (1952) и Г. Гамову (1954). Осн. свойства Г. к. (триплетность, вырожденность) выявлены в 1961 в генетич. экспериментах Ф. Крика и С. Бреннера. Расшифровка Г. к., т. е. нахождение соответствия между кодонами и аминокислотами, осуществлена в работах амер. биохимиков М. Ниренберга, С. Очоа, Х. Кораны и др. в 1961—65. 61 кодон из 64 кодирует определ. аминокислоты, а 3 т. н. стоп-кодона определяют окончание синтеза полипептидной цепи. Кодон АУГ (а у бактерий ещё нек-рые другие кодоны) определяет начало синтеза полипептидной цепи. Первое основание каждого триплета указано в табл. слева, второе — вверху, третье — справа. Аминокислоты обозначены сокращениями. А — аденин, У — урацил, Г — гуанин, Ц — цитозин.

● Ичас М., Биологический код, пер. с англ., М., 1971.

ГЕНЕТИ́ЧЕСКИЙ МАТЕРИА́Л, компоненты клетки, структурно-функциональное единство к-рых обеспечивает хранение, реализацию и передачу наследств. информации при вегетативном и половом размножении. Г. м. обладает универсальными для всего живого свойствами: дискретностью, непрерывностью, линейностью, относит. стабильностью. Дискретность Г. м., т. е. существование гена, хромосомы (группы сцепления), генома, выявляют в виде: множества аллелей данного гена; множества генов, составляющих группу сцепления; множества групп сцепления, составляющих геном. Непрерывность Г. м. (физич. целостность хромосомы) выявляют в виде сцепления множества генов между собой, линейность Г. м. (одномерность записи генетич. информации) — в определ. последовательности генов в пределах группы сцепления или сайтов в пределах гена. Относит. стабильность Г. м. или способность к конвариантной редупликации (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому), т. е. возникновение и сохранение вариантов в ходе воспроизведения, выявляют в виде мутационной изменчивости. Всеми этими свойствами в клетке обладают молекулы ДНК или реже РНК (у некоторых вирусов), в к-рых и закодирована наследств. информация (см. *Генетический код*).

ГЕНЕ́ТЫ (*Genetta*), род виверровых. Длинное (до 58 см) гибкое тело покрыто короткой, довольно грубой шерстью. Окраска пятнистая. У основания хвоста (дл. до 42 см) пахучие железы. 9—10 видов, в саваннах и тропич. лесах Африки, обыкновенная Г. (*G. genetta*) также в Юго-Зап. Европе (Испания, Франция) и в зап. части Аравийского п ова. 2 помёта в год, по 2—3 детёныша. Питаются преим. мелкими зверьками, птицами и их яйцами. Легко приручаются, в Африке используются для истребления крыс и мышей в домах. См. рис. 2 при ст. *Виверровые*.

Генетический код (молекулы иРНК)

Положение азотистого основания в кодоне					
1-е	2-е				3-е
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ, УУЦ } Фен УУА, УУГ } Лей	УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ } Сер	УАУ, УАЦ } Тир УАА, УАГ } «Стоп»	УГУ, УГЦ } Цис УГА } «Стоп» УГГ } Три	У Ц А Г
Ц	ЦУУ, ЦУЦ, ЦУА, ЦУГ } Лей	ЦЦУ, ЦЦЦ, ЦЦА, ЦЦГ } Про	ЦАУ, ЦАЦ } Гис ЦАА, ЦАГ } Глн	ЦГУ, ЦГЦ, ЦГА, ЦГГ } Арг	У Ц А Г
А	АУУ, АУЦ, АУА } Иле АУГ } Мет; «Начало»	АЦУ, АЦЦ, АЦА, АЦГ } Тре	ААУ, ААЦ } Асн ААА, ААГ } Лиз	АГУ, АГЦ } Сер АГА, АГГ } Арг	У Ц А Г
Г	ГУУ, ГУЦ, ГУА } Вал ГУГ } Вал; «Начало»	ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ } Ала	ГАУ, ГАЦ } Асп ГАА, ГАГ } Глу	ГГУ, ГГЦ, ГГА, ГГГ } Гли	У Ц А Г

ГЕНИТА́ЛИИ (от лат. genitalis — относящийся к рождению, детородный), то же, что *половые органы*; чаще Г. наз. наружные половые органы.

ГЕНОГЕОГРА́ФИЯ, направление исследований в пограничной между генетикой и биогеографией области, сформулированное А. С. Серебровским в 1928—29. Осн. задача Г. — установление геогр. распространения и, по возможности, частот аллелей, определяющих осн. признаки и свойства в пределах всего или части ареала изучаемого вида организмов. Г. выясняет также причины распространения аллелей. Проведение геногеогр. работ возможно лишь у тех видов, у к-рых в экспериментально-генетич. исследованиях установлена связь между признаками и генами. Шире возможности т. н. феногеографии, изучающей геогр. распространение фенов (признаков-маркёров генотипич. состава популяций). Г. (и феногеография) — теоретич. основа исследований по систематике и эволюции видов. Практич. и прикладное значение Г. имеет в установлении генофондов домашних животных и культурных растений как одной из основ породного и сортового районирования и селекции, а также в генетике человека и особенно в мед. генетике.

ГЕНОКО́ПИЯ (от *ген* и лат. copia — множество, запас), одинаковые изменения фенотипа, обусловленные аллелями разл. генов. Возникновение Г. — следствие контроля признаков мн. генами (см. *Комплементация*, *Эпистаз*, *Полимерия*). Поскольку биосинтез молекул в клетке, как правило, осуществляется многоэтапно, мутации разных генов, контролирующих соответственно разл. этапы одного биохимич. пути, могут приводить к одинаковому результату — отсутствию конечного продукта цепи реакций и, следовательно, одинаковому изменению фенотипа. Напр., известны рецессивные аллели разл. генов, к-рые локализованы в разл. хромосомах дрозофилы, но каждый из них обусловливает одну и ту же ярко-красную окраску глаз, т. к. вызывает нарушения одного из этапов синтеза коричневого пигмента. Строго говоря, изменения фенотипа в случае Г. будут отличаться друг от друга, поскольку исходные изменения касаются всё же разл. этапов биосинтеза. Так, у человека известно неск. форм рецессивной наследств. глухоты, вызываемых мутантными аллелями, по крайней мере, трёх аутосомных генов и одного гена в Х-хромосоме. Однако в разных случаях глухота сопровождается, напр., или пигментным ретинитом, или зобом, или аномальной электрокардиограммой. Проблема Г. (как и *фенокопий*) особенно актуальна в мед. генетике для прогноза возможного проявления наследств. заболеваний у потомков, если родители имеют сходные болезни или аномалии развития.

ГЕНО́М (нем. Genom), совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом данного вида организмов; основной гаплоидный набор хромосом. Термин предложен Г. Винклером в 1920. В отличие от генотипа, Г. представляет собой характеристику вида, а не отд. особи. При отдалённой гибридизации можно получить организмы, несущие разные Г., аллополиплоиды (напр., гибриды между пшеницей и пыреем, пшеницей и элимусом, рожью и пыреем). Виды растений, содержащие разл. Г., иногда встречаются и в природе (напр., нек-рые виды пшеницы). Для определения числа и сходства Г. у разных видов используют спец. метод — *геномный анализ.* У диплоидных организмов Г. является дискретной единицей генетич. анализа, поскольку гаметы у них в норме содержат по одному Г. Можно рассматривать Г. и как функц. единицу, необходимую для нормального развития организма, т. к. для мн. организмов (особенно растений) существуют в норме или получены экспериментально гаплоиды, развивающиеся на основе одного Г.

● Хесин Р. Б., Непостоянство генома, М., 1984.

ГЕНО́МНЫЙ АНА́ЛИЗ, метод цитогенетич. анализа, заключающийся в определении геномного состава аллополиплоидов и общности геномов в пределах родственных систематич. групп организмов (видов, родов и др.). Г. а. основан на анализе поведения хромосом в мейозе у гибридных форм. Конъюгация между хромосомами, полученными гибридом от разных родителей, свидетельствует о наличии у родительских форм общих геномов, а обнаружение унивалентов — об отсутствии общности. Окончат. выводы делают после количеств. учёта числа хромосом, уни- и бивалентов у гибрида. С помощью Г. а., напр., обнаружено, что для рода пшеница характерны 4 генома, а для разных видов этого рода — разл. их сочетания: пшеница-однозернянка имеет только геном A, твёрдые пшеницы — геномы A и B, мягкая пшеница — A, B и D, а один из видов имеет геномы A и G. Т. о., результаты Г. а. позволяют делать предположения о происхождении и степени родства между изучаемыми видами.

ГЕНОТИ́П (от *ген* и греч. týpos — отпечаток), генетич. (наследственная) конституция организма, совокупность всех наследственных задатков данной клетки или организма, включая аллели генов, характер их физич. сцепления в хромосомах и наличие хромосомных перестроек. В узком смысле Г.— совокупность аллелей гена или группы генов, контролирующих анализируемый признак у данного организма (в этом случае нерассматриваемая часть Г. выступает в качестве *генотипической среды*). Термин «Г.» предложен В. Иогансеном в 1909. В совр. генетике Г. рассматривают не как механич. набор независимо функционирующих генов (что было характерно для ранних этапов развития генетики), а как единую систему генетич. элементов, взаимодействующих на разл. уровнях (напр., между аллелями одного гена или разных генов). Г. контролирует развитие, строение и жизнедеятельность организма, т.е. совокупность всех признаков организма — его *фенотип.* Особи с разными Г. могут иметь одинаковый фенотип, поэтому для определения Г. организма необходимо проводить его генетич. анализ, напр. анализирующее скрещивание. Особи с одинаковым Г. в разл. условиях могут отличаться друг от друга по характеру проявления признаков (особенно количественных), т. е. различаться по фенотипу. Т. о., Г. определяет возможные пути развития организма и его отд. признаков во взаимодействии с внеш. средой. Примером влияния среды на фенотипич. проявление признаков может служить окраска меха у кроликов т. н. гималайской линии: при одном и том же Г. кролики при выращивании на холоде имеют чёрный мех, при умеренной темп-ре «гималайскую» окраску (белую, с чёрной мордой, ушами, лапами и хвостом), при повышенной темп-ре — белый мех. В связи с этим в генетике используют понятие о норме реакции — возможном размахе фенотипич. изменчивости без изменения Г. под влиянием внеш. условий (Г. определяет пределы нормы реакции). При изменении Г. или наличии особей с разными Г. говорят о генотипич. изменчивости, являющейся одним из условий эволюц. процесса. Наличие особей одинакового Г. характерно для видов с бесполым (включая вегетативное) способом размножения и для чистых линий. Одинаковым Г. обладают идентичные (однояйцевые) близнецы, развивающиеся из одной оплодотворённой яйцеклетки.

● Инге-Вечтомов С. Г., Система генотипа, в кн.: Физиологическая генетика, Л., 1976, с. 57—114.

ГЕНОТИПИ́ЧЕСКАЯ СРЕДА́, генетический фон, комплекс генов, влияющих на проявление в фенотипе (структурах и функциях организма) конкретного гена (или генов). Термин «Г. с.» введён в 1926 С. С. Четвериковым. Понятие о Г. с. вместе с представлением о *плейотропии* отражает системность и единство генотипа, существование различных, часто сложных взаимодействий между составляющими его генами. Эти представления привели к отказу от первонач. взглядов на гены как автономные, независимо действующие единицы генотипа. Установлено, что каждый признак — результат действия и взаимодействия мн. генов (см. *Комплементация, Эпистаз, Полимерия*), поскольку организмы существуют и развиваются на основе тесно взаимосвязанных биохимич. процессов, этапы к-рых контролируются отд. генами. Это означает, что реально Г. с. представляет собой весь генотип (исключая анализируемые гены) и каждый ген будет проявляться по-разному в зависимости от того, в какой Г. с. он находится. Понятие о Г. с. особенно важно при рассмотрении эволюц. процесса, поскольку осознание роли Г. с. приводит к заключению, что естеств. отбор, имея дело с определ. признаками, затрагивает не только гены, непосредственно контролирующие эти признаки, но и весь генотип, усиливая или ослабляя степень проявления признаков за счёт Г. с. Представление о Г. с. объясняет также существование т. н. генов-модификаторов и полигенов. В селекции, особенно в случае количеств. признаков, представление о Г. с. и её роли является теоретич. основанием возможности эффективного отбора на протяжении мн. поколений.

ГЕНОФО́НД (от *ген* и франц. fond — основание), совокупность генов, к-рые имеются у особей данной популяции, группы популяций или вида. Термин «Г.» введён А. С. Серебровским в 1928. Основой генетич. целостности популяции является наличие полового процесса, обеспечивающего возможность постоянного обмена внутри её наследств. материалом. В результате формируется единый Г. популяции, куда в каждом поколении особями разного генотипа вносится бо́льший или меньший вклад, в зависимости от их приспособит. ценности. Важнейшая особенность единого Г.— его глубокая дифференцированность, неоднородность. Г. и относит. частоты генотипов в ряду поколений могли бы оставаться постоянными, если: величина популяции столь велика, что дрейф генов выражен слабо; нет избират. мутирования в к.-н. направлении; не происходило дифференцир. отбора генотипов; миграция отсутствует или мигранты генотипически идентичны местным особям. Присутствие одного из этих факторов в природе изменяет частоты генов в Г. и в результате меняет равновесие частот генотипов. Разные виды обладают разл. Г., и естественно предположить, что факторы, изменяющие частоты тех или иных генов в популяции, можно считать осн. причинами образования видов. Предполагается, что образование более высоких, чем вид, таксономич. категорий (т. е. вся биол. эволюция) основывается, подобно видообразованию, на изменениях Г. Охрана Г. природных и искусств. популяций растений и животных — одна из центр. задач охраны живой природы.

ГЕОБОТА́НИКА (от греч. gē — Земля и *ботаника*), наука о растит. покрове Земли, распространении и закономерностях размещения в нём разл. растит. сообществ. Термин «Г.» одновременно предложили (1866) А. Гризебах и Ф. И. Рупрехт. С нач. 20 в. установилось совр. понимание Г. и её стали рассматривать или как синоним *фитоценологии* (В. В. Алёхин, А. П. Шенников), или как дисциплину, объединяющую ботанич. географию и фитоценологию (В. Н. Сукачёв, В. Б. Сочава). Обычно выделяют — историческую Г. (история формирования растит. покрова как результат развития растительности в прошлом, особенно со времени появления цветковых растений), экологическую Г. (зависимость растительности от условий природной среды), хорологическую Г. (закономерности размещения растительности). Отдельные разделы Г. изучают осн. типы растительности (лесоведение, луговедение, болотоведение и пр.).

● Шенников А. П., Введение в геоботанику, Л., 1964; Воронов А. Г., Геоботаника, 2 изд., М., 1973; Дохман Г. И., История геоботаники в России, М., 1973; Трасс Х. Х., Геоботаника, Л., 1976; Вальтер Г., Общая геоботаника, пер. с нем., М., 1982.

ГЕОКА́РПИЯ (от греч. gē — Земля и karpós — плод), развитие и созревание плодов в земле из завязи, внедрившейся в почву благодаря геотропич. движениям плодоножки (напр., у нек-рых фиалок); у арахиса этому способствует гинофор. Г. характерна также для нек-рых видов фикуса (т. н. земляные фикусы).

ГЕОРГИ́НА, георгин (*Dahlia*), род многолетних травянистых растений сем. сложноцветных с клубневидно утолщёнными корнями. Стебель полый, выс. до 200 см. 15—20 видов, в Мексике и Гватемале. В культуре ок. 8000 сортов, полученных путём гибридизации. Сорта махровые, полумахровые и немахровые, отличаются по размеру соцветий (диам. до 35 см), окраске венчиков и т. п.

ГЕОТРОПИ́ЗМ (от греч. gē — Земля и *тропизмы*), способность органов растений принимать определ. положение под влиянием земного притяжения. Г. опре-

деляет вертик. направление осевых органов растений: гл. корня — прямо вниз (положит. Г.), гл. стебля — прямо вверх (отрицат. Г.).

ГЕОФИТЫ (от греч. gē — Земля и ...*фит*), разновидность жизненной формы растений; относятся к *криптофитам*.

ГЕОХРОНОЛОГИ́ЧЕСКАЯ ШКАЛА́, шкала геол. времени, показывающая последовательность и соподчинённость этапов развития земной коры и органич. мира Земли (эонов, эр, периодов, эпох, веков). Последовательность отложений отражается в т. н. стратиграфич. шкале, единицам к-рой (эонотемы, эратемы, системы, отделы, ярусы) соответствуют указанные выше подразделения Г. ш. Учение о хронологич. последовательности формирования и возрасте горных пород, слагающих земную кору, наз. геохронологией (Г.). Различают относительную и изотопную (или «абсолютную») Г. О т н о с и т е л ь н а я Г. устанавливает относит. возраст горных пород, к-рый даёт представление о том, какие отложения в земной коре являются более молодыми и какие более древними, без оценки длительности времени, протекшего с момента их образования. Огромное значение в относительной Г. имеет *палеонтологический метод*, основанный на изучении захороненных в пластах горных пород окаменевших остатков вымерших животных и растений (см. *Палеонтологическая летопись*). Сравнение окаменелостей разл. пластов позволило выделить в истории Земли ряд этапов со свойственным каждому из них комплексом животных и растений; отложения, образованные в эти этапы, и легли в основу с т р а т и г р а ф и ч е с к о й ш к а л ы, а сами этапы — в основу Г. ш. Общая стратиграфич. шкала и соответствующая ей Г. ш. последнего отрезка истории Земли — фанерозоя (моложе 570 млн. лет) была утверждена на Междунар. геологическом конгрессе в Болонье в 1881. С нек-рыми изменениями она сохранилась до наших дней. Соответственно этому фанерозой делится на 3 эратемы (эры), 12 систем (периодов) длительностью от 30 до 70 млн. лет; каждая система (период) подразделяется на 2 или 3 отдела (эпохи). Более дробными подразделениями фанерозойской шкалы являются ярусы и зоны. Самому древнему — кембрийскому периоду фанерозоя предшествовал огромный по длительности докембрийский интервал времени, занимающий по меньшей мере $^6/_7$ геол. истории. Междунар. стратиграфической и Г. ш. докембрия пока не существует, но во всех странах выделяются два огромных по длительности подразделения — архей и протерозой (с границей между ними в 2400—2600 млн. лет). В СССР протерозой делится на две части — нижний и верхний. И з о т о п н а я Г. устанавливает возраст горных пород, выраженный в единицах астрономич. времени (обычно в млн. лет). Возраст горных пород вычисляется по содержанию продуктов радиоактивного распада в минералах. Чаще всего используют уран-свинцовый, рубидий-стронциевый, самарий-неодимовый и калий-аргоновый методы, основанные на радиоактивном распаде $^{235,\ 238}$U, ^{87}Rb и ^{40}K, ^{147}Sm, а для последних 60 тыс. лет — радиоуглеродный метод, основанный на радиоактивном распаде ^{14}C.

О б щ а я с т р а т и г р а ф и ч е с к а я и г е о х р о н о л о г и ч е с к а я ш к а л а

Эон (эонотема)	Эра (эратема)	Период (система)	Эпоха (отдел)	Изотопные датировки, млн. лет
ФАНЕРОЗОЙ	КАЙНОЗОЙ	Четвертичный (антропогеновый)	Голоцен	
			Плейстоцен	1,8
		Неогеновый	Плиоцен	
			Миоцен	25±2
		Палеогеновый	Олигоцен	
			Эоцен	
			Палеоцен	66±3
	МЕЗОЗОЙ	Меловой	Поздняя	
			Ранняя	136±5
		Юрский	Поздняя	
			Средняя	
			Ранняя	190 195±5
		Триасовый	Поздняя	
			Средняя	
			Ранняя	230±10
	ПАЛЕОЗОЙ	Пермский	Поздняя	
			Ранняя	280±10
		Каменноугольный	Поздняя	
			Средняя	
			Ранняя	345±10
		Девонский	Поздняя	
			Средняя	
			Ранняя	400±10
		Силурийский	Поздняя	
			Ранняя	435±10
		Ордовикский	Поздняя	
			Средняя	
			Ранняя	490±15
		Кембрийский	Поздняя	
			Средняя	
			Ранняя	570±20
КРИПТОЗОЙ (ДОКЕМБРИЙ)	Венд			650—690±20
	ПРОТЕРОЗОЙ	Верхний (Рифей)	Верхний	1050±30
			Средний	1350±30
			Нижний	1650±50
		Нижний (Карелий)		2500±100
	АРХЕЙ			>3500

● А ф а н а с ь е в Г. Д., З ы к о в С. И., Геохронологическая шкала фанерозоя в свете новых значений постоянных распада, М., 1975; С т е п а н о в Д. Л., М е с е ж н и к о в М. С., Общая стратиграфия, Л., 1979; Геохронология, в кн.: БСЭ, 3 изд., т. 6, 1971; H a r l a n d W. B., A geologic time scale, Camb., 1982.

ГЕПА́РД (*Acinonyx jubatus*), млекопитающее сем. кошачьих. Единств. вид рода. Дл. тела 123—150 см, хвоста 63—75 см. Конечности длинные, тонкие, когти невтяжные (единств. исключение в сем.). Уши закруглённые. Окраска песочно-жёлтая с равномерно разбросанными мелкими тёмными пятнами. У детёнышей на верх. стороне тела длинные торчащие волосы (образующие пушистую «мантию»). Обитает в Африке, Передней и Ср. Азии, в Индии. В СССР — до 1972 в пустынях на Ю. Туркмении (единичные особи). Активен днём. Беременность 84—95 сут. Детёнышей 2—4. Охотится Г. преим. на копытных (газели, бараны), к-рых подстерегает, а затем догоняет на коротких дистанциях (развивая скорость до 110 км/ч). Ранее приручённых Г. использовали для охоты. Редок, численность снижается (в нач. 80-х гг. в природе насчитывалось ок. 500 особей), в Красных книгах МСОП и СССР. В неволе хорошо размножается. См. рис. 6 при ст. *Кошачьи*.

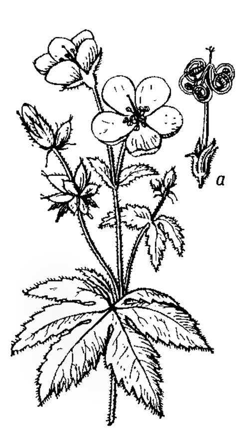
ГЕПАРИ́Н, сульфатированный мукополисахарид, природный ингибитор системы свёртывания крови. Синтезируется тучными клетками, расположенными гл. обр. вдоль стенок кровеносных сосудов. Ускоряет инактивацию протеаз (факторы IIa, IXa, Xa, XIa, XIIa, калликреины) антитромбином III плазмы крови. Комплексы Г. с белками системы свёртывания крови (фибриногеном и др.) и тромбогенными аминами растворяют агрегаты нестабилизир. фибрина in vitro. Г. повышает проницаемость сосудов, устойчивость организма к гипоксии, воздействию токсинов и вирусов, снижает уровень сахара в крови, угнетает активность ряда ферментов (нуклеаз, фосфатаз, калликреинов и др.), расширяет сосуды сердца и почек. Применяется в медицине.

ГЕПАТОЦИ́ТЫ (от греч. hēpar — печень и ...*цит*), железистые клетки печени, входящие в состав печёночной дольки. Функции печени обусловлены деятельностью множества Г.

ГЕРА́НИЕВЫЕ, порядок (Geraniales) и сем. (Geraniaceae) двудольных растений. Порядок Г. филогенетически связан с рутовыми, но значительно более продвинут. Травы, реже полукустарники или кустарники, редко деревья. Листья б. ч. очередные и простые. Цветки обычно обоеполые и правильные, б. ч. с двойным околоцветником. Гинецей синкарпный. Завязь верхняя. Семена с эндоспермом или без него. 8 сем.: льновые (Linaceae), эритроксиловые, или кокаиновые (Erythroxylaceae), кисличные (Oxalidaceae), бальзаминовые (Balsaminaceae), настурциевые (Tropaeolaceae) и др. В сем. Г. травы, редко полукустарники и маленькие кустарники с мясистым стеблем. Цветки обычно протандричные. Плод при созревании распадается на односемянные плодики. Ок. 10 родов, ок. 800 видов, по всему земному шару. В СССР — 3—4 рода, в т. ч. герань, аистник, пеларгония; св. 70 видов.

ГЕРАНИО́Л, ненасыщенный спирт из группы монотерпенов, гл. составная часть гераниевого, розового и др. эфирных масел. Сложный эфир Г. с пирофосфорной к-той (геранил пирофосфат) — биохимич. предшественник разл. терпенов. См. также *Изопреноиды*.

ГЕРА́НЬ (*Geranium*), род многолетних, реже однолетних трав сем. гераниевых. Листья лопастные или рассечённые, с прилистниками. Цветки обычно с крупным ярким венчиком. Длинные створки коробочковидного плода при созревании закручиваются снизу вверх дугообразно, разбрасывая при этом семена. Ок. 400 видов, гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария. В СССР более 50 видов. Г. луговая (*G. pratense*) и Г. лесная (*G. sylvaticum*) растут на сухих опушках, лугах, среди кустарников и в светлых лесах; Г. маленькая (*G. pusillum*)— сорняк. Цветки Г. луговой и нек-рых др. видов строго протандричны, опыляются короткохоботковыми пчёлами и мухами; у Г. маленькой протандрия неполная (часто самоопыление). Размножаются семенами и корневищами. Г. иногда наз. растения из рода пеларгония. Мн. виды в культуре как декор. растения.



Герань луговая: *а* — плод.

ГЕРБА́РИЙ (от лат. herba — трава, растение), коллекция специально собранных и засушенных растений, для уч. или науч. целей, а также учреждение, в к-ром она хранится. Растения для Г. монтируют на листах плотной бумаги, с указанием названия вида, места и даты сбора; в Г. виды располагают по алфавиту, роды — по алфавиту или систематич. признаку, семейства — по систематич. признаку. Г. бывают общими (напр., Г. флоры определ. территории) и специальными (напр., Г. пищ., технич., лекарств. и др. растений). Первые Г. созданы в эпоху Возрождения, в России — в нач. 18 в. В мире ок. 500 крупных Г. (в СССР — св. 60), в к-рых хранится ок. 200 миллионов образцов растений св. 300 тыс. видов. Один из крупнейших в мире Г. (св. 5 млн. листов) в Ботанич. ин-те им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). В Г. Всесоюзного ин-та растениеводства (Ленинград) — наиболее полная в мире коллекция зерновых, овощных и др. растений. За рубежом крупнейшие Г. в Праге, Лондоне (гербарий К. Линнея и ботанич. сада в Кью, в последнем ок. 6,5 млн. листов), Женеве (гербарии О. П. Декандоля и П. Э. Буасье — 4 млн.), Париже (6 млн.), Вашингтоне, Вене.

● Сюзев П. В., Гербарий, 7 изд., М., 1949; Скворцов А. К., Гербарий. Пособие по методике и технике, М., 1977.

ГЕРЕНУ́К, жирафовая газель (*Litocranius walleri*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Близок к газелям. Дл. тела 140—160 см, выс. в холке 90—105 см, масса 35—52 кг. У самцов лировидные рога дл. 25—43 см. Распространён в Вост. Африке (Сомали, вост. часть Эфиопии, сев.-вост. часть Танзании, Кения), в пустынных местностях с редкими деревьями и зарослями кустарников. Питаясь, часто встаёт на задние ноги, опираясь передними о ствол дерева, и достаёт растущие высоко листья и ветки. В помёте 1, реже 2 детёныша. См. рис. 15 при ст. *Полорогие*.

ГЕРКУЛЕ́С (*Dynastes hercules*), жук подсем. дупляков. Самец дл. до 15 см, чёрный, надкрылья оливково-зелёные с чёрными пятнами. Один рог на лбу, длинный и зазубренный, направлен вперёд и вверх; второй, более длинный (почти 1/2 тела) — на переднеспинке. Самка мельче (до 9 см), чёрная, без рогов (яркий пример полового диморфизма). Распространён в Центр. и Юж. Америке.

Геркулес: самец (вверху) и самка (внизу).

ГЕРМАФРОДИТИ́ЗМ (от греч. Hermaphróditos — сын Гермеса и Афродиты, мифич. обоеполое существо), наличие органов муж. и жен. пола у одной и той же особи. Естественный Г. широко распространён в животном царстве и свойствен олигохетам и пиявкам, усоногим ракообразным, мн. брюхоногим моллюскам, ряду рыб и др. При естеств. Г. в организме образуются как яйца, так и сперматозоиды, при этом способностью к оплодотворению обладают или оба вида половых клеток (функциональный Г.), или один из них (афункциональный Г.). При функциональном Г. организмы либо продуцируют преим. один вид половых клеток и лишь время от времени — другой, либо выполняют функции самцов и самок одновременно (эугермафродитизм), либо пользуются для оплодотворения т. н. дополнит. самцами, либо последовательно выступают в роли то одного, то другого пола. В этом случае выделяют временный Г., при к-ром раньше созревают генеративные органы одного из полов (мужского — протандрия или женского— протерогиния; при этом фазы самца и самки разделяются кратковременной фазой эугермафродитизма), и опсиавтогамию, при к-рой сперма, произведённая гермафродитным организмом в фазе самца, хранится в период смены пола и используется для оплодотворения яиц, производимых той же особью в фазе самки. У большинства гермафродитных видов существуют разл. механизмы, препятствующие самооплодотворению и, тем самым, тесному инбридингу. Так, перекрёстное оплодотворение при функц. Г. обеспечивается неодновременным развитием муж. и жен. половых желёз (у мор. ракообразных, оболочников), строением полового аппарата, не допускающим поступления семени в жен. органы той же особи (у ресничных червей, дождевых червей, моллюсков). Биол. значение функц. Г. в том, что он увеличивает продолжительность периода размножения и вероятность осеменения особей, особенно у мелких многоклеточных животных с относительно крупными яйцами и низкой плодовитостью. При афункциональном Г. индивидуум функционирует как однополый.

Аномальный Г. наблюдается во всех группах животных и у человека и обычно бывает обусловлен генетически. Он может быть истинным, когда у одной особи имеются либо одновременно муж. и жен. половые железы, либо одна половая железа, содержащая как жен., так и муж. половые клетки, или ложным (т. н. псевдогермафродитизм), когда у особи имеются половые железы одного пола, а наруж. половые органы и вторичные половые признаки полностью или частично соответствуют признакам др. пола, напр. мужеподобие (маскулинизация, вирилизм) самок и женоподобие (феминизация) самцов. В целом тенденция к «обоеполости» существует во всех группах животных, в т. ч. и у тех, к-рые нормально раздельнополы. Г. часто весьма лабилен, т. е. выражен в разной степени даже у близких видов, подвержен геогр. изменчивости и т. д. Ср. *Интерсексуальность*, *Гинандроморфизм*.

В ботанике термин «Г.» по отношению к высшим растениям применяется обычно только к аномальному развитию тычинок у жен. экземпляров двудомных растений или пестиков у муж. растений. У низших растений смешаннополость обозначается как *гомоталлизм*, а раздельнополость — как *гетероталлизм*.

ГЕРОНТОЛО́ГИЯ (от греч. gérōn, род. падеж gérontos — старик и ...*логия*), раздел медицины и биологии, изучающий явление *старения* живых организмов, в т. ч. человека. Родоначальник Г.— И. И. Мечников.

ГЕРПЕСВИ́РУСЫ (*Herpesviruses*), род крупных ДНК-содержащих вирусов. Диам. вирусных частиц 100—150 нм; икосаэдрический капсид заключён в липопротеидную оболочку. Содержат единичную двухцепочечную линейную ДНК (мол. м. ок. 100 млн.). Размножаются в клеточных ядрах позвоночных. В заражённых клетках подавляют синтезы ДНК, РНК и белков. Распространяются без переносчика. Вызывают инфекц. заболевания у мн. животных и человека, могут индуцировать развитие опухолей.

ГЕРПЕТОЛО́ГИЯ (от греч. herpetón — пресмыкающееся и ...*логия*), раздел зоологии, изучающий пресмыкающихся и земноводных. Первоначально объектом исследования Г. были только пресмыкающиеся, позднее в её состав вошла и батрахология (от греч. bátrachos — лягушка), изучающая земноводных.

● Даревский И. С., Герпетология, в кн.: Развитие биологии в СССР, М., 1967; Герпетология, в кн.: История биологии с начала XX века до наших дней, М., 1975, с. 40—42.

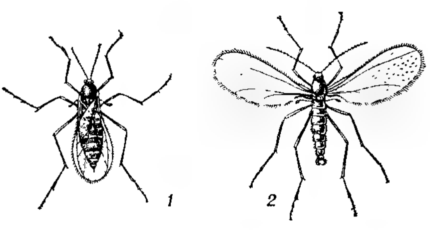
ГЕРРОЗА́ВРЫ (Gerrhosauridae), семейство ящериц. Дл. до 50 см. Тело покрыто крупными роговыми чешуями с подстилающим их панцирем из костных пластинок. На боках у большинства кожные складки, выстланные мелкой чешуёй, отделяющие спинную сторону от брюшной. Конечности хорошо развитые, пятипалые, у нек-рых (*Tetradactylus*) в той или иной мере редуцированы. 4 рода, ок. 25 видов, в Африке и на о. Мадагаскар. Населяют каменистые и песчаные пустыни, полупустыни и саванны. Хищники. В кладке от 1 до 7 яиц.

ГЕСПЕРОРНИСООБРА́ЗНЫЕ (Hesperornithiformes), вымерший отряд зубастых птиц. Известны из мела США, Чили и Великобритании. Нек-рые Г. имели зубы в альвеолах. Череп палеогнатический, крылья редуцированы, задние конечно-

Гесперорнис *Hesperornis regalis* (реконструкция).

сти хорошо развиты и приспособлены к плавательным движениям, грудина лишена киля, коракоид архаичного типа, имелся пигостиль. Дл. до 2 м. 5 родов, 8 видов. Вели плавающий образ жизни; не летали; по суше, вероятно, передвигались с трудом. *Hesperornis regalis* и *Baptornis advenus* известны по довольно полным скелетам (Канзас, США). Г.— боковая ветвь в эволюции птиц, не оставившая после себя потомков.

ГЕ́ССЕНСКАЯ МУ́ХА, хлебный комарик (*Mayetiola destructor*), насекомое сем. галлиц. Дл. 2,5—3,5 мм. Распространена в Евразии, Сев. Африке и Сев. Америке, в СССР — в Европ. части, в Закавказье, Сибири и Ср. Азии. До 3 поколений в год. Лёт первого поколения во время всходов яровой пшеницы. Яйца (до 500) откладывают на листья. Личинки первого поколения живут в пазухах листьев всходов, второго — в стеблях злаков, высасывая сок и вызывая вздутия (галлы). Г. м. повреждает пшеницу, ячмень, рожь, особенно в степной зоне. Имеется неск. рас Г. м. (в Европ. части СССР их 4), обитающих на разных сортах пшеницы.



Гессенская муха: *1* – самка со сложенными крыльями; *2* – самец с расправленными крыльями.

ГЕСТАГЕ́НЫ, прогестины, группа природных гормонов и их синтетич. аналогов, обладающих биол. активностью *прогестерона*. Синтетич. Г. применяются в медицине и животноводстве.

ГЕТЕРО... (от греч. héteros — иной, другой), часть сложных слов, означающая разнородность, чужеродность (противоположное *гомо...* или *гомео...*), напр. *гетерогамия*, *гетерокарпия*.

ГЕТЕРОБАЗИДИА́ЛЬНЫЕ ГРИБЫ́ (Heterobasidiomycetidae), подкласс базидиомицетов. Гетерогенная, полифилетич. группа. Для Г. г. характерны сложные, многоклеточные базидии, часто с крупными шипообразными выростами — стеригмами, на к-рых сидят базидиоспоры. Плодовые тела от 2 мм до 20 см, разл. формы (наиб. обычны студенистые) и окраски. Гимений расположен на внутр. стороне плодового тела или покрывает всю его поверхность. В сухую погоду теряют воду и превращаются в сухие роговидные тонкие плёнки или корочки, в сырую — вновь набухают. 2 порядка — аурикуляриевые (Auriculariales) и дрожалковые (Tremellales). В СССР — св. 100 видов. Широко распространены от экватора до Арктики. Большинство Г. г.—сапротрофы на гниющей древесине, нек-рые — паразиты.

ГЕТЕРОБАТМИ́Я (от *гетеро*... и греч. bathmós — степень, ступень), неодинаковый уровень развития и специализации разл. органов, достигнутый в результате относит. независимости в развитии разных частей организма в процессе эволюции. Напр., резко выражено это явление в эволюции корня, стебля и листьев, с одной стороны, и цветка, плода и семени — с другой. Термин предложен в 1954 А. Л. Тахтаджяном. См. также *Мозаичная эволюция*.

ГЕТЕРОГАМЕ́ТНОСТЬ (от *гетеро*... и *гаметы*), характеристика организма или группы организмов, имеющих в своём хромосомном наборе одну половую хромосому (тип XO) или пару различающихся половых хромосом (X и Y) и вследствие этого образующих разные гаметы. Пол, представленный особями с такими наборами половых хромосом, называют гетерогаметным (см. *Половые хромосомы*). Важная характеристика особей гетерогаметного пола — гемизиготность (см. *Гемизигота*) по всем генам или по части генов, локализованных в половых хромосомах. В связи с этим у представителей гетерогаметного пола рецессивные аллели таких генов, вызывающие неблагоприятные для организма эффекты, подвержены более эффективному отбору. Г. обеспечивает близкое к единице соотношение особей разного пола, что, вероятно, и послужило одной из причин закрепления в процессе эволюции механизмов хромосомного определения пола.

ГЕТЕРОГА́МИЯ (от *гетеро*... и ...*гамия*), 1) тип полового процесса, при к-ром муж. и жен. гаметы, сливающиеся при оплодотворении, различны по форме и размеру. Для высших растений и многоклеточных животных, а также для нек-рых грибов характерна *оогамия*; по отношению к копулирующим и конъюгирующим при половом процессе особям ряда простейших применяют термин «анизогамия». Ср. *Изогамия*. 2) Изменение функции муж. и жен. цветков или их расположения на растении (как аномалия).

ГЕТЕРОГЕНЕ́З (от *гетеро*... и...*генез*), внезапное появление особей, резко отличающихся по ряду признаков от родительских форм. Открытие явления Г. послужило основой для возникновения одноимённой гипотезы происхождения видов (Р. А. Кёлликер, 1864; С. И. Коржинский, 1899) и явилось предвестником *мутационной теории*.

ГЕТЕРОГО́НИЯ (от *гетеро*... и ...*гония*), 1) одна из форм вторичного *чередования поколений*, при к-рой происходит смена отличающихся друг от друга половых поколений (амфимиктического и партеногенетического, раздельнополого и гермафродитного, гермафродитного и партеногенетического). Ср. *Метагенез*. 2) То же, что *аллометрия*.

ГЕТЕРОДОНТИ́ЗМ (от *гетеро*... и odús, род. падеж odóntos — зуб), дифференцирование формы зубов от конич. шипов разной длины, однородных по форме, к зубам разл. типа или класса. Начальная форма Г. особенно характерна для териодонтов, намечается у нек-рых совр. ящериц. У мн. млекопитающих животных и человека зубы высоко дифференцированы (гетеродонтная система) на резцы, клыки, коренные (малые и большие).

ГЕТЕРОЗИГО́ТА (от *гетеро*... и *зигота*), организм (клетка), у к-рого гомологичные хромосомы несут разл. аллели (альтернативные формы) того или иного гена. Гетерозиготность, как правило, обусловливает высокую жизнеспособность организмов, хорошую приспособляемость их к изменяющимся условиям среды и поэтому широко распространена в природных популяциях. В экспериментах Г. получают скрещиванием между собой гомозигот по разл. аллелям. Потомки такого скрещивания оказываются гетерозиготными по данному гену. Анализ признаков у Г. в сравнении с исходными гомозиготами позволяет сделать заключение о характере взаимодействия разл. аллелей одного гена (полное или неполное доминирование, кодоминирование, межаллель-

ная комплементация). Нек-рые аллели определ. генов могут находиться только в гетерозиготном состоянии (рецессивные летальные мутации, доминантные мутации с рецессивным летальным эффектом). Гетерозиготность по разным летальным факторам в разл. гомологичных хромосомах приводит к тому, что потомство Г. представлено такими же Г. Это явление т. н. сбалансированной летальности может служить, в частности, основой для «закрепления» эффекта гетерозиса, к-рый имеет большое значение в с.-х. практике, но «теряется» в ряду поколений из-за появления гомозигот. У человека в среднем ок. 20% генов находятся в гетерозиготном состоянии. Определение гетерозиготности по рецессивным аллелям, вызывающим наследственные заболевания (т. е. выявление носителей данного заболевания),— важная проблема мед. генетики. Термин «Г.» используют и для хромосомных перестроек (говорят о Г. по инверсии, транслокации и т. п.). В случае множественного аллелизма для Г. иногда используют термин «компаунд» (от англ. compound — сложный, составной). Напр., при наличии «нормального» аллеля A и мутантных a^1 и a^2 гетерозиготу a^1/a^2 наз. компаундом в отличие от гетерозигот A/a^1 или A/a^2. Ср. *Гомозигота*.

ГЕТЕРО́ЗИС (от греч. heteróiōsis — изменение, превращение), «гибридная мощность», превосходство гибридов по ряду признаков и свойств над родительскими формами. Термин «Г.» предложен Дж. Шеллом в 1914. Как правило, Г. характерен для гибридов первого поколения, полученных при скрещивании неродственных форм: разл. линий, пород (сортов) и даже видов. В дальнейших поколениях (скрещивание гибридов между собой) его эффект ослабляется и исчезает. Гипотеза «сверхдоминирования», или моногенного Г., предполагает, что гетерозиготы по определ. гену превосходят по своим характеристикам соответствующие гомозиготы. К явлению, иллюстрирующему эту гипотезу, можно отнести межаллельную *комплементацию*. В основе ряда др. гипотез лежит предположение о наличии у гибрида большего числа доминантных аллелей разных генов по сравнению с родительскими формами и о взаимодействии между этими аллелями. Гипотезы синтетического характера основаны как на внутригенных, так и на межгенных взаимодействиях. О значении гетерозиготности как основы Г. свидетельствует и тот факт, что в природных популяциях особи гетерозиготны по большому числу генов. Более того, в гетерозиготном состоянии сохраняется мн. аллелей, проявляющих в гомозиготном состоянии неблагоприятные эффекты на жизненно важные признаки. Г. имеет важное значение в с.-х. практике (у с.-х. животных и растений Г. нередко приводит к значит. повышению продуктивности и урожайности: получение простых и двойных межлинейных гибридов кукурузы позволило повысить на 20—30% валовые сборы зерна), однако его использование часто недостаточно эффективно, т. к. до сих пор не решена проблема закрепления Г. в ряду поколений. В качестве подходов к решению этой проблемы рассматривается вегетативное размножение гетерозисных форм, полиплоидия и разл. нерегулярные формы полового размножения (апомиксис, партеногенез и др.).

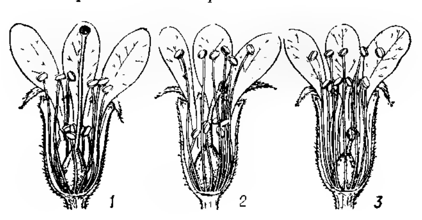
ГЕТЕРОКАРИО́Н (от *гетеро...* и греч. káryon — орех, ядро), клетка, содержащая два или более гаплоидных ядра разных генотипов. Образуется при слиянии гиф. Подобная разнокачественность ядер в пределах одной клетки наз. гетерокариозом. Последний широко распространён у грибов как стадия полового и парасексуального процессов. Рост Г. может происходить на питат. среде, недостаточной для каждого типа ядер в отдельности. Г. наз. также организм, содержащий гетерокариотич. клетки.

ГЕТЕРОКА́РПИЯ (от *гетеро...* и греч. karpós — плод), разноплодие, генетически обусловленное свойство нек-рых видов цветковых растений формировать на одной особи разнотипные генеративные зачатки (*диаспоры*), различающиеся по морфологии, приспособлениям к распространению, характеру прорастания. Неоднородными могут быть целые плоды (у сложноцветных, маревых, части крестоцветных) или части распадающихся плодов — мерикарпии, членики (у зонтичных, бурачниковых, части крестоцветных). Плоды могут занимать разл. положение в пределах соцветия (корзинки, зонтика, колоса, кисти). Г. не встречается в примитивных семействах и внутрисемейственных таксонах, а гетерокарпные виды в эволюционном отношении не представляют тупиков — они пластичны и способны к дальнейшему видообразованию. Г. свойственна гл. обр. однолетним и эфемерным видам пустынь и полупустынь, сорным растениям.

ГЕТЕРОМОРФО́З (от *гетеро...* и греч. morphḗ — форма, вид), замещение у животных одного органа другим, не гомологичным удалённому, путём регенерации. Напр., развитие усика вместо утраченного сложного стебельчатого глаза у десятиногих раков, развитие у дождевого червя хвостовой части тела вместо ампутированного головного конца. Г. свойствен мн. животным — от простейших до хордовых, но характерен преим. для низших организмов. Г. можно вызвать искусственно, изменяя условия регенерации. Близкий по значению термин «гомеозис» (от греч. homóiōsis — подобие, сходство) — резкое изменение строения органа, при к-ром он становится сходным с гомологичным или гомодинамичным органом, напр. преобразование усика в конечность (мутация аристопедия у дрозофилы), тычинки в лепесток.

ГЕТЕРОНО́МИЯ (от *гетеро...* и греч. nómos — закон), форма метамерии тела животных, при к-рой разные метамеры неравнозначны по своим структурным и функц. особенностям. Напр., передние метамеры тела у насекомых, слившиеся друг с другом в единый комплекс, несут осн. органы чувств и челюстной аппарат, возникший из преобразованных конечностей, а также заключают в себе головной мозг, образовавшийся из неск. слившихся ганглиев; следующие метамеры образуют комплексы — грудь (с ходильными конечностями и крыльями) и брюшко (с совокупит. аппаратом, яйцекладом, жалом и т. п.). Гетерономные структуры возникают в эволюции из гомономных (см. *Гомономия*) путём дифференциации метамеров разных отделов тела.

ГЕТЕРОСТИЛИ́Я (от *гетеро...* и *...стилия*), разностолбчатость, наличие у растений одного и того же вида двух или трёх форм цветков, различающихся по длине столбиков и расположению тычинок. Имеются даже триморфные формы растений — с коротко-, средне- и длинностолбчатыми цветками, напр. у дербенника иволистного. Г.— приспособление растений с обоеполыми цветками к перекрёстному опылению. Известна у представителей 24 сем. цветковых растений. Ср. *Гомостилия*.



Гетеростилия у дербенника иволистного (*Lythrum salicaria*): *1* — длинностолбчатый цветок (тычинки короткие); *2* — среднестолбчатый (тычинки короткие и длинные); *3* — короткостолбчатый (тычинки длинные).

ГЕТЕРО́СТРАКИ, разнощитковые, птераспиды (Heterostraci, Pteraspides), подкласс вымерших бесчелюстных. Жили с позднего кембрия до конца девона в Евразии и Сев. Америке, в СССР — в Европ. части. Дл. от неск. см до 1 м. Тело широкое и плоское. Голова и передняя часть туловища покрыты панцирем из пластинок аспидина (бесклеточной костной ткани), имеющих снаружи дентиновые бугорки. Жаберных мешков 7, наружу они открываются общим жаберным отверстием. Хвостовой плавник гипоцеркальный, других плавников нет. Пресноводные и мор. малоподвижные придонные формы. Планктофаги и бентофаги. 10 отрядов. Типичные представители Г.— псаммостеиды (Psammosteida). Возможные предки челюстноротых. Руководящие ископаемые. См. рис. в табл. 3 Б.

ГЕТЕРОТАЛЛИ́ЗМ (от *гетеро...* и греч. thallós — ветвь, отпрыск), раздельнополость у мн. грибов и нек-рых водорослей; выражается в физиол. и генетич. различии полов без морфол. различий муж. и жен. особей. При Г. в оплодотворении (копуляции) участвуют только клетки, к-рые различаются по определ. факторам несовместимости и образуются на разных талломах. Такие относительно дифференцированные по полу особи обозначают часто знаками (+) («мужские» особи) и (—) («женские» особи). Часто термин «Г.» понимается шире — как раздельнополость у всех растений. Ср. *Гомоталлизм*.

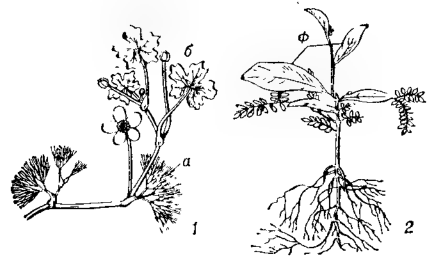
ГЕТЕРОТЕ́РМНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от *гетеро...* и греч. thérmē — тепло), группа гомойотермных животных, у к-рых периоды сохранения постоянной высокой темп-ры тела сменяются периодами её понижения при впадении в спячку.

ГЕТЕРОТО́ПИЯ (от *гетеро...* и греч. tópos — место), изменение в процессе эволюции места эмбриональной закладки того или иного органа. Термин «Г.» введён Э. Геккелем (1866) для обозначения одной из форм ценогенезов. Примеры Г. (по Геккелю): закладка половых желёз у высших животных в мезодерме, а не в экто- или энтодерме, как это имеет место у низших многоклеточных; закладка и расположение у нек-рых костистых рыб парных брюшных плавников не позади, как обычно, а впереди грудных. Г., как и *гетерохронии*,— путь эволюц. перестроек онтогенеза.

ГЕТЕРОТРО́ФНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ, гетеротрофы (от *гетеро...* и *...троф*), организмы, использующие в качестве источника углерода экзогенные органич. вещества. Как правило, эти же

вещества служат для них одновременно и источником энергии (о р г а н о т р о ф и я). К Г. о., противопоставляемым *автотрофным организмам*, относятся все животные, грибы, большинство бактерий, а также бесхлорофилльные наземные растения и водоросли. По способу получения пищи Г. о. разделяют на г о л о з о й н ы х (животные), захватывающих твёрдые частицы, и о с м о т р о ф н ы х (грибы, бактерии), питающихся растворёнными веществами. Потребности Г. о. во внеш. органич. веществах очень разнообразны и варьируют от потребности в почти полном наборе в среде «строительных блоков» до способности синтезировать все компоненты из единств. органич. вещества, напр. ацетата. Характерная черта обмена Г. о.— сопряжение энергетич. и конструктивного обменов, при этом деградация экзогенного органич. вещества ведёт к синтезу соединений, используемых для построения клетки (т. н. а м ф и б о л и з м). Есть Г. о., способные вовлекать в обмен двуокись углерода, из к-рой получается примерно 10% углерода клетки, но этот процесс ассимиляции CO_2 обычно маскируется гораздо большим кол вом CO_2, образуемой в результате энергетич. обмена. Анаэробные Г. о. образуют органич. к-ты, спирты в результате брожения. Г. о. способны развиваться в самых разнообразных экологич. условиях как за счёт органич. вещества, образуемого на месте автотрофами или другими Г. о., так и привносимого извне. Видовое разнообразие Г. о. значительно превосходит разнообразие автотрофов, однако их общая биомасса меньше. Г. о. образуют вторичную продукцию биомассы в природе; в экосистемах они играют роль консументов и редуцентов, замыкая цикл углерода образованием CO_2. Разные Г. о. в совокупности способны разлагать все вещества, синтезируемые автотрофами, и мн. вещества, синтезированные в результате производств. деятельности человека; нек-рые из них они разлагают медленно или вообще не разлагают, напр. воск в анаэробных условиях, что ведёт к образованию т. н. геополимеров (гумус, кероген), составляющих осн. массу органич. веществ на Земле. Осн. роль в деградации органич. веществ биосферы играют среди Г. о. грибы и бактерии, роль животных меньше. Вместе с автотрофами Г. о. составляют единую биол. систему, связанную трофич. отношениями.

ГЕТЕРОФИЛЛИ́Я (от *гетеро*... и греч. phýllon — лист), различия в форме, размерах и структуре листьев на одном и том же растении. Часто нижние (низовые) листья чешуевидные или в виде почечных чешуй; срединные — ассимилирующие, с черешком (или влагалищем), пластинкой и прилистниками; верхние (верховые) листья приобретают специфич. строение в области соцветия (прицветники). В более узком смысле Г.— различия между листьями срединной формации в пределах побега растения, связанные с возрастными изменениями и влиянием внеш. среды. Г. ярко выражена у пресноводных растений (напр., у стрелолиста), а также у нек-рых наземных, напр. у акации чёрной (*Acacia melanoxylon*), у к-рой проросток формирует двоякоперистые листья с нежными листочками, а затем, в условиях засушливого климата, у последующих листьев пластинка редуцируется и черешок уплощается, образуя филлодий. Ср. *Анизофиллия*.



Гетерофиллия: *1* — у водяного лютика; *2* — у акации чёрной; *а* — подводные листья; *б* — плавающие листья; *ф* — филлодий.

ГЕТЕРОХРОМАТИ́Н (от *гетеро*... и *хроматин*), участки хроматина, находящиеся в конденсированном (плотно упакованном) состоянии в течение всего клеточного цикла. Интенсивно окрашиваются ядерными красителями и хорошо видны в световой микроскоп даже во время интерфазы. Гетерохроматич. р-ны хромосом, как правило, реплицируются позже эухроматиновых и не транскрибируются, т. е. генетически весьма инертны. Ядра активных тканей и эмбриональных клеток большей частью бывают бедны Г. Различают факультативный и конститутивный (структурный) Г. Ф а к у л ь т а т и в н ы й Г. присутствует только в одной из гомологичных хромосом. Пример Г. такого типа — вторая Х-хромосома у жен. особей млекопитающих, к-рая в ходе раннего эмбриогенеза инактивируется вследствие её необратимой конденсации. С т р у к т у р н ы й Г. содержится в обеих гомологичных хромосомах, локализован преим. в экспонированных участках хромосомы — в центромере, теломере, ядрышковом организаторе (во время интерфазы он располагается неподалёку от ядерной оболочки), обеднён генами, обогащён сателлитной ДНК и может инактивировать расположенные по соседству гены (т. н. эффект положения). Этот тип Г. очень вариабелен как в пределах одного вида, так и в пределах близких видов. Он может влиять на синапсис хромосом, частоту индуцированных разрывов и рекомбинацию. Участкам структурного Г. свойственна адгезия (слипание) сестринских хроматид. См. также *Эухроматин*.

ГЕТЕРОХРО́НИЯ (от *гетеро*... и греч. chrónos — время), изменение в процессе эволюции темпов эмбриогенеза разл. органов. Термин «Г.» предложен Э. Геккелем (1866) для обозначения одной из форм *ценогенезов*. Геккель разделил Г. на положительные, или акцелерации (ускорения), и отрицательные, или ретардации (замедления). Примеры Г. у высших позвоночных: сдвиги на ранние стадии онтогенеза (по сравнению с более примитивными группами организмов) эмбриональных закладок сердца, головного мозга, глаз (акцелерации), а также формирование на более поздних стадиях, чем у примитивных групп, эмбриональных закладок кишечника и органов половой системы (ретардации). Г.— широко распространённая форма эмбриональной изменчивости, приводящая к эволюц. перестройкам онтогенеза. Лежит в основе *педоморфоза* и *фетализации*.

ГИАЛОПЛА́ЗМА (от греч. hýalos — стекло и *плазма*), о с н о в н а я п л а з м а, м а т р и к с ц и т о п л а з м ы, сложная бесцветная коллоидная система в клетке, способная к обратимым переходам из золя в гель. В состав Г. входят растворимые белки (ферменты гликолиза, активации аминокислот при биосинтезе белка, многие АТФ-азы и др.), растворимые РНК, полисахариды, липиды. Через Г. идёт транспорт аминокислот, жирных к-т, нуклеотидов, сахаров, неорганич. ионов, перенос АТФ. Состав Г. определяет буферные и осмотич. свойства клетки. Гиалоплазмой наз. также сильно преломляющую лучи света эктоплазму саркодовых.

ГИАЛУРО́НОВАЯ КИСЛОТА́, кислый мукополисахарид, составной компонент соединит. ткани. В больших кол-вах содержится в стекловидном теле глаза, в пуповине, синовиальной (суставной) жидкости, а также в коже. Мол. м. до неск. млн. Образует высоковязкие водные растворы, даёт комплексы с белками. В организме регулирует распределение воды, обеспечивает избират. проницаемость тканей, служит смазочным материалом в суставах.

ГИАЦИ́НТ (*Hyacinthus*), род многолетних луковичных растений сем. лилейных. Цветочная стрелка выс. до 40 см. Листья собраны в розетку. Цветки колокольчатые, с приятным ароматом, в колосовидной кисти. 4 вида, часто объединяемые в один — Г. восточный (*H. orientalis*). Растёт в Вост. Средиземноморье. Родоначальник всех культурных сортов Г. В культуре известен с нач. 15 в.; сорта с простыми и махровыми цветками. Размножают луковицами, реже — семенами. Гиацинтик закаспийский (*Hyacinthella transcaspica*), относимый ранее к роду Г.,— в Красной книге СССР.

Гиацинт восточный: *1* — цветущее растение; *2* — соцветие немахровой формы; *3* — соцветие махровой формы.

ГИББЕРЕЛЛИ́НЫ, гормоны растений из группы дитерпеноидных к-т. Обозначаются $ГА_1$, $ГА_2$, $ГА_3$ (в последовательности выделения и установления строения). Обладая одинаковым молекулярным скелетом, Г. отличаются друг от друга по типу, числу и расположению функц. групп. В малых концентрациях Г. широко распространены среди высших растений как эндогенные регуляторы роста. В более высоких концентрациях Г. продуцируются грибами *Fusarium moniliforme* (конидиальная стадия аскомицета *Gibberella fujikuroi*, вызывающая гипертрофированный рост риса), *Sphaceloma manihoticola* и, возможно, др. микроорганизмами. Всего в растениях идентифицировано св. 40 Г., в грибах — св. 20.

HO OH CH_2 CH_3 COOH CO O

Гибберелловая кислота.

Один из наиб. активных Г.— гиббереллловая к-та ($ГА_3$), производится микробиол. пром-стью СССР и ряда зарубежных стран. В растениях Г. синтезируются в интенсивно растущих органах — формирующихся семенах, верхушечных стеблевых почках, реже в корнях. В онтогенезе ассортимент и содержание Г. изменяются: при прорастании семян или цветении физиологически малоактивные Г.— предшественники или связанные формы наиб. активных Г.— превращаются в последние (напр., в $ГА_3$), а при созревании плодов и переходе к покою активные Г. образуют неактивные формы (глюкозиды, сложные эфиры глюкозы и др. конъюгаты, а также продукты окислит. катаболизма). Наиб. характерный физиол. эффект Г.— ускорение роста органов (в большей степени стебля, в меньшей — корня) за счёт как деления, так и растяжения клеток. Кроме того, Г. прерывают период покоя у семян, клубней и луковиц, индуцируют цветение длиннодневных растений на коротком дне, стимулируют прорастание пыльцы, вызывают партенокарпию плодов, устраняют физиол. и генетич. карликовость; обработка озимых злаков Г. заменяет яровизацию. Г.— единств. из известных фитогормонов, для к-рых доказано непосредств. действие на биосинтез ферментов. Напр., в прорастающих семенах злаков Г., образующиеся в зародыше, переходят в эндосперм, где индуцируют образование иРНК, ответственной за биосинтез α-амилазы и др. гидролитич. ферментов; этот эффект обеспечивает мобилизацию запасных веществ семени. Первичные рецепторы Г. в растит. клетке — цитоплазматич. белки. Г. применяются в с. х-ве для повышения урожайности бессемянных сортов винограда, выхода волокна льна и конопли, стимуляции прорастания семян, луковиц и клубней, а также при произв-ве солода.

● Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н., Гиббереллины, М., 1984.

ГИББО́НОВЫЕ, малые человекообразные обезьяны (Hylobatidae), семейство человекообразных обезьян. Рост не превышает 1 м, масса — 11 кг. Сложение тонкое, грациальное. Кожа тёмная, волосяной покров мягкий, густой. Имеются маленькие седалищные мозоли. Половой диморфизм выражен слабо. Череп маленький, округлый, без гребней. Клыки крупные. Передние конечности очень длинные, с их помощью Г. «перелетают» с ветки на ветку на расстояние до 10 м и более. По ветвям и по земле передвигаются на задних конечностях, балансируя передними. 2 рода: гиббоны (6 видов) и сиаманги (1 вид). Обитают в густых тропич. лесах Юго-Вост. Азии и Зондских о-вов. Ведут древесный образ жизни. Живут небольшими семейными группами: каждая семья занимает свой участок леса. Г.— «поющие» обезьяны. На рассвете они собираются группами на самых верх. ветвях и встречают солнце громким мелодичным пением на полную октаву, с руладами. Гнёзд не строят. Половой зрелости достигают к 5—7 годам. Рождают 1 детёныша. См. рис. 1, 2 в табл. 58.

ГИББО́НЫ (*Hylobates*), род сем. гиббоновых. Дл. головы и туловища 40—65 см, масса 4—8 кг. Даже в одной группе и у разных полов окраска волосяного покрова очень разнообразна (от чёрной до желтовато-коричневой или серебристо-серой). 6 видов, в Юго-Вост. Азии, на о-вах Суматра, Ява, Калимантан. В природных условиях более или менее прослежен образ жизни белорукого Г. (*H. lar*). Семья, как правило, состоит из 2—6 и более особей, осн. роль в ней играет самец-вожак. Питаются зрелыми плодами, листьями, молодыми побегами, иногда — птичьими яйцами и птенцами. Немногочисленны; Г. в шапочке (*H. pileatus*), одноцветный Г. (*H. concolor*), яванский Г. (*H. moloch*), Клоссов Г. (*H.* klossii) — в Красной книге МСОП. См. рис. 1 в табл. 58.

ГИБЕРНА́ЦИЯ (от лат. hibernatio — зимовка), зимняя спячка, состояние временного глубокого угнетения всех жизн. процессов животных, в к-ром они переживают неблагоприятный сезон года. Характерна для мн. млекопитающих, гл. обр. грызунов. Часто под Г. понимают периоды зимнего неактивного состояния разл. групп животных, напр. холодовое *оцепенение* пойкилотермных животных и зимнюю *диапаузу*. См. также *Спячка*.

ГИБИ́СКУС (*Hibiscus*), род растений сем. мальвовых. Деревья, кустарники, травы, б. ч. с пальчатолопастными листьями. Цветки по одному в пазухах листьев, обоеполые, обычно крупные, ярко окрашенные (опыление насекомыми). Плод — коробочка. Ок. 300 видов, в тропиках, субтропиках и отчасти в умеренных поясах. В СССР — 3 вида, в т. ч. Г. тройчатый (*H. trionum*) — однолетник с жёлтыми цветками; растёт на Ю. Европ. части по степным склонам, берегам рек и озёр, галечникам и как сорное в посевах. Г. коноплёвый, или *кенаф*,— волокнистое растение. Молодые плоды Г. съедобного, или *бамии*, используют как овощ. Китайскую розу (*H. rosa-sinensis*) разводят как декор. растение в оранжереях и комнатах, Г. сирийский (*H. syriacus*), Г. гибридный (*H. hybridus*) и мн. др. виды — в открытом грунте.

ГИБРИ́Д (от лат. hibrida, hybrida — помесь), организм (клетка), полученный в результате объединения генетич. материала генотипически разных организмов (клеток), т. е. гибридизации. В природных популяциях амфимиктич. организмов (т. е. раздельнополых животных или перекрёстноопыляющихся растений) практически каждая особь гетерозиготна по многим генам, т. е. является Г., что необходимо для поддержания в популяции определ. уровня генотипич. изменчивости. Отдалённые Г. (разных таксонов — видов и выше) в природе встречаются довольно редко и, как правило, бесплодны. Это свидетельствует о том, что естеств. отбор препятствует как их образованию, так и их выживанию. Тем не менее появление нек-рых видов растений было связано с образованием отдалённых Г. Получение Г. лежит в основе гибридологич. анализа. Особое значение имеет получение внутривидовых и отдалённых Г. на основе слияния клеток, чаще всего протопластов, а также Г. соматич. клеток, с помощью к-рых изучаются процессы онтогенеза, опухолеобразования и т. п. См. также *Гибридизация, Гибридома, Гетерозис*.

ГИБРИДИЗА́ЦИЯ, процесс образования или получения гибридов, в основе к-рого лежит объединение генетического материала разных клеток в одной клетке. Может осуществляться в пределах одного вида (внутривидовая Г.; гибриды характеризуются гетерозиготностью по многим или анализируемому гену) и между разными систематич. группами (отдалённая Г., при к-рой происходит объединение разных геномов). Для первого поколения гибридов часто характерен гетерозис, выражающийся в лучшей приспособляемости, большей плодовитости и жизнеспособности организмов. При отдалённой Г. гибриды, как правило, неплодовиты. Г.— процесс, на основе к-рого возникает и реализуется комбинативная изменчивость — один из факторов эволюции. Г. является необходимым условием осуществления гибридологич. и геномного анализа, позволяет решать мн. биол. проблемы; её используют для получения хозяйственно ценных форм животных и растений.

Кроме получения гибридов на основе полового процесса, можно осуществлять Г. соматич. клеток, заключающуюся в слиянии соматич. клеток с формированием общего ядра. Если при слиянии ядра остаются обособленными, клетки наз. синкарионом. Г. соматич. клеток происходит in vitro при «смешении» разл. культур клеток, и спонтанная частота этого явления очень низка. Для увеличения частоты Г. соматич. клеток используют, напр., пониженную темп-ру и вирусы. Для эффективного выделения гибридов соматич. клеток применяют селективные среды, на к-рых могут размножаться гибридные клетки, но не клетки исходных культур. Работы по Г. соматич. клеток, начатые в 60 х гг. 20 в., показали, что она возможна между клетками очень отдалённых видов, скрещивания между к-рыми практически неосуществимы (напр., соматич. гибриды человек × мышь, человек × курица, соя × горох и др.). Г. соматич. клеток открыла новые подходы к таким проблемам, как дифференцировка клеток, изменчивость на клеточном уровне. Г. клеток и протопластов (наряду с пересадкой ядер и рядом др. манипуляций) получила назв. клеточной инженерии и является одним из перспективных направлений в биотехнологии.

В мол. биологии используют понятие «молекулярная Г.» (Г. между разными молекулами ДНК или между ДНК и РНК). См. *Генетическая инженерия*.

ГИБРИДОЛОГИ́ЧЕСКИЙ АНА́ЛИЗ, анализ характера наследования признаков с помощью системы скрещиваний. Г. а. заключается в получении гибридов и дальнейшем их сравнит. анализе в ряду поколений (анализ расщепления). Основоположник Г. а.— Г. Мендель в 1866 в своей работе «Опыты над растительными гибридами» сформулировал осн. принципы Г. а.: подбор материала для получения гибридов (константность родительских форм по изучаемым признакам в ряду поколений и качеств. различия между исходными формами по небольшому числу признаков); индивидуальный анализ потомства каждого скрещивания; использование математич. статистики. Классич. схема Г. а. включает в себя выделение исходных гомозиготных форм, получение от них гибридов первого поколения (F_1) и скрещивание F_1 между собой — получение гибридов второго поколения (F_2). В Г. а. используют также реципрокные, возвратные и анализирующее скрещивания. Для организмов с чередованием гаплоидной и диплоидной фаз в цикле развития (напр., дрожжей) схема модифицируется: скрещивают гаплоидные клетки, получая диплоидный гибрид, и анализируют гаплоидное потомство, получаемое в результате мейоза у гибрида. К частным случаям Г. а. относят метод родословных (генеалогич. анализ), хотя здесь, как правило, отсутствует этап подбора родительских форм. Г. а.— составная часть генетич. анализа, все ме-

тоды к-рого практически включают в себя по крайней мере элементы Г. а. Метод Г. а. позволяет определить характер наследования изучаемого признака (выявить характер доминирования и установить число генов, контролирующих различия по данному признаку), локализацию изучаемых генов (принадлежность их к одной группе сцепления или к разным и относит. расстояние между генами в случае их сцепления). С помощью Г. а. решены и решаются фундаментальные и частные проблемы генетики: выяснение генетич. обусловленности признаков, что особенно важно в с.-х. практике, изучение особенностей структуры и функций генетич. материала, построение генетич. карт для разл. видов организмов, определение филогенетич. родства между группами организмов и мн. др. Информация, полученная при Г. а., необходима для получения организмов с заданными генетич. свойствами.

ГИБРИДО́МА (от *гибрид* и греч. -oma— опухоль), клеточный гибрид, получаемый слиянием нормальной антителообразующей клетки (лимфоцита) и опухолевой клетки; обладает способностью к синтезу моноклональных (однородных) антител желаемой специфичности (свойство лимфоцита) и к неограниченному росту в искусств. среде (свойство опухолевой клетки), что обеспечивает гибридной клетке своеобразное «бессмертие». Моноклональные антитела имеют значит. преимущества перед обычными сыворотками, т. к. служат идеальными по специфичности реагентами на ту или иную органич. субстанцию, уникальными диагностич. и лечебным препаратами. На основе применения моноклональных антител развивается учение об идиотипах (антигенных детерминантах активных центров антител), их применение позволяет получить новые данные об организации и функции генетич. аппарата клеток.

ГИГАНТОПИТЕ́КИ (*Gigantopithecus*), род вымерших высших приматов. Очень крупные зубы и ниж. челюсти Г. известны из раннего плейстоцена Юж. Китая (находки в 1935—56) и раннего плиоцена Пакистана (1972). По размерам тела, возможно, превосходили совр. гориллу. Положение Г. в филогении приматов неясно: по одним признакам они близки к понгидам, по другим — к гоминидам. Нек-рые учёные считают Г. наземными двуногими человекообразными обезьянами, к-рые из-за резкого укрупнения размеров тела уклонились от линии гоминид и вымерли в начале плейстоцена.

ГИГА́НТСКАЯ АКУ́ЛА (*Cetorhinus maximus*), рыба отр. ламнообразных (Lamniformes), единств. представитель сем. Cetorhinidae. Тело сигарообразное, дл. до 14—15 м; при дл. 9 м масса до 4 т. Жаберные щели большие, на каждой жаберной дуге до 1300 роговых тычинок, образующих цедильный аппарат. Зубы на челюстях мелкие, выс. не более 5 мм, в 4—7 рядов, образуют подобие тёрки. Обитает в пелагиали умеренно тёплых вод обоих полушарий; весной и летом держится в верх. слоях воды. В СССР изредка встречается у мурманского побережья. Сравнительно малоподвижна; зимует на глубине, утрачивая жаберные тычинки. Вероятно, живородяща. Планктофаг, по способу питания напоминает усатых китов (фильтрует воду через жаберные тычинки). Около скоплений зоопланктона образует стаи в 20—30 особей. Масса печени Г. а., содержащей ок. 60% жира, достигает 20% массы её тела. Для человека не опасна. См. рис. 4 в табл. 38 А.

ГИГРОМОРФИ́ЗМ (от греч. hygrós — влажный и morphḗ — форма, вид), особенности строения растений, живущих во влажных местах, с повышенной влажностью воздуха. Такие растения не испытывают недостатка в воде, поэтому для них характерны приспособления, направленные на усиление транспирации (клетки эпидермы тонкостенные, покрыты тонкой кутикулой; обширные межклетники, а также рассеянные тонкостенные волоски создают большую испаряющую поверхность), что обеспечивает интенсивное передвижение питат. растворов к побегам. Ср. *Ксероморфизм*.

ГИГРОФИ́ЛЫ (от греч. hygrós — влажный и *...фил*), наземные организмы, приспособленные к обитанию в условиях высокой влажности. Живут на заболоченных территориях, во влажных лесах, поймах рек, по берегам водоёмов, а также в почве (дождевые черви и др.) или в гниющей древесине (мн. насекомые, многоножки). Растения влажных местообитаний обычно наз. *гигрофитами*.

ГИГРОФИ́ТЫ (от греч. hygrós—влажный и *...фит*), растения влажных местообитаний. В отличие от ксерофитов, у Г. нет приспособлений, ограничивающих расходование воды. Для них характерна высокая кутикулярная транспирация. Стебли длинные, механич. ткани почти не развиты; корневая система слабая, поэтому даже незначит. недостаток воды вызывает у них завядание. Г.— травянистые растения влажных тропич. лесов, а также болотные растения (гелофиты).

ГИДАТО́ДЫ (от греч. hýdōr, род. падеж hýdatos — вода и hodós — путь, дорога), водяные устьица, комплекс клеток в листе растения, обеспечивающих выделение из растения капельно-жидкой воды и солей (гуттацию). Свойственны растениям, обитающим во влажном климате. Выделение воды может идти пассивно, через Г. (благодаря корневому давлению), или активно, при помощи эпитемы. Расположены Г. чаще всего по краям листьев, на зубчиках. Функцию Г. могут выполнять спец. железистые волоски (трихомы).

ГИДАТОФИ́ТЫ (от греч. hýdōr, род. падеж hýdatos — вода и *...фит*), водные растения, целиком или большей своей частью погружённые в воду (напр., элодея, рдест, кувшинка). Ср. *Гидрофиты*.

ГИДРА́НГИЯ, гортензия (*Hydrangea*), род растений сем. гидрангиевых порядка камнеломковых. Кустарники, иногда древесные лианы или небольшие деревья. Цветки в щитковидных или метельчатых соцветиях. Краевые (у культурных сортов часто все) цветки соцветия бесплодные, с 4—5 крупными лепестковидными (б. ч. белыми, розовыми или голубыми) чашелистиками; плодущие цветки невзрачные. Плод — коробочка. Ок. 80 видов, в Сев. Америке, горах Центр. и Юж. Америки, Гималаях, Юго-Вост. и Вост. Азии. В СССР — 2 вида, на Сахалине и Курильских о-вах. Г. черешчатая (*H. petiolaris*) — в Красной книге СССР. Г. крупнолистную (*H. macrophylla*) родом из Японии, Г. метельчатую (*H. paniculata*) и др. разводят как декор. растения.

ГИДРО... (от греч. hýdōr — вода), часть сложных слов, указывающая на отношение к воде (напр., *гидробионты*).

ГИДРОБИОЛО́ГИЯ (от *гидро...* и *биология*), комплексная биол. наука, раздел экологии, изучающий водные экосистемы и слагающие их компоненты. На начальном этапе развития Г. изучала видовой состав сообществ водных организмов (гидробионтов) и их распределение в связи с условиями обитания. В дальнейшем предметом изучения Г. стали биол. процессы в водных экосистемах и необходимые для их понимания особенности функций гидробионтов (рост, питание, обмен веществ). Хоз. использование водных экосистем привело к выделению спец. отраслей Г.: санитарной (занимается изучением проблем чистой воды), технической (разрабатывает меры борьбы с обрастаниями гидросооружений) и промысловой (изучает промысловые организмы, кормовую базу рыб и др. гидробионтов). Наибольший размах получили исследования по биологической продуктивности водоёмов; проведено количеств. картирование планктона и бентоса Мирового океана, необходимое для определения его продуктивности, создана биол. типология озёр и изучаются причины эвтрофирования водоёмов. Разработаны биол. основы акклиматизации кормовых беспозвоночных и рыб, получены данные по биоиндикации загрязнённых вод. Осн. прикладные задачи Г.— разработка науч. основ рац. использования и охраны биол. ресурсов пресных и мор. вод, расширение аквакультуры, изучение последствий зарегулирования и переброски стока рек и проблемы чистой воды. Являясь комплексной наукой, в к-рой экологич. подходы и методы занимают центр. место, Г. тесно связана с гидрологией, гидрохимией, а также с разл. ботан. и зоол. дисциплинами.

● Зернов С. А., Общая гидробиология, 2 изд., М.— Л., 1949; Константинов А. С., Общая гидробиология, 3 изд., М., 1979; Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР, М., 1981.

ГИДРОБИО́НТЫ (от *гидро...* и *бионт*), растения, животные и микроорганизмы, населяющие морские и материковые водоёмы.

ГИДРОГЕНА́ЗЫ, ферменты класса оксидоредуктаз, использующие мол. водород. Наиб. важный представитель Г.— ферредоксин-дегидрогеназа, коферментом к-рой служит ферредоксин, претерпевающий обратимое окисление и восстановление. Осуществляя восстановление соединений за счёт H_2, этот фермент участвует в реакциях биол. азотфиксации и бактериального фотосинтеза. Нек-рые автотрофные бактерии содержат системы Г., обратимо восстанавливающие НАД.

ГИДРОЗО́И (Hydrozoa), класс книдарий. В ископаемом состоянии Г. известны с кембрия. Кишечная полость полипов — мешковидная, не имеет септ (перегородок). Половые продукты образуются в эктодерме. Существуют Г. в виде сидячего полипа или плавающей медузы; у большинства Г. чередуются бесполое поколение (сидячий полип) и половое (плавающая медуза). У нек-рых Г. полипы при почковании образуют крупные, сложно организованные колонии. Из медузоидных почек, возникающих на теле всех или только нек-рых полипов, развиваются свободноплавающие медузы, обеспечивающие половое размножение и расселение вида. У мн. представителей гидроидных медузы мелкие, недоразвиты и вымётывают половые продукты или личинок (планул), оставаясь прикреплёнными на колонии полипов. 2 подкласса: гидроидные и сифонофоры. В сложных колониях сифонофор часть медуз выполняет половую функцию, в то время как другие обеспечивают передвижение всей колонии, к-рая ведёт планктонный образ

жизни. Ок. 2800 видов, в СССР — ок. 300 видов. Г. гл. обр. мор. животные. Исключение составляют пресноводные гидры, нек-рые полипы и выпочковываемые ими медузы, встречающиеся в озёрах Африки и реках Сев. Америки и Евразии, а также колониальный гидроид *Moerisia pallasi*, обитающий в Каспийском м. и проникший в нек-рые реки.

ГИДРО́ИДНЫЕ, гидроиды (Hydroidea), подкласс гидрозоев. Объединяет как одиночных полипов и медуз, так и колонии полипов из множества особей (гидрантов). Для мн. Г. характерно чередование поколений полипов и медуз, у нек-рых одно поколение резко доминирует над другим или одно из них отсутствует. 5 отрядов: гидры, хондрофоры, трахилиды, гидрокораллы, лептолиды (по др. системе — 6: гидры, трахилиды, атекаты, текафоры, лимномедузы, актинулиды). Назв. «гидроиды» чаще употребляют для обозначения только гидроидных полипов; относящихся к этим полипам медуз наз. гидроидными медузами (или гидромедузами).

● Наумов Д. В., Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР, М.— Л., 1960.

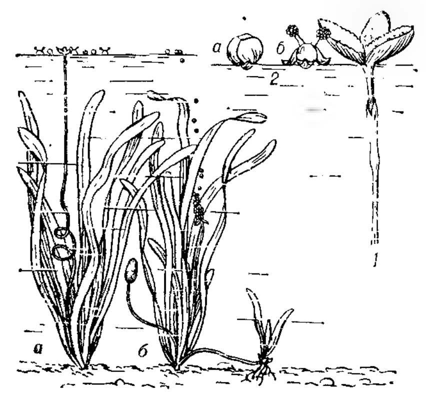
ГИДРОКОРА́ЛЛЫ (Hydrocorallia), отряд мор. колониальных книдарий (по др. системе — подотряд лептолид или два семейства атекат) подкласса гидроидных. В палеозое играли значит. роль в образовании рифов. Колония прочно прирастает к скалам или камням. Ствол и ветви колонии имеют массивный известковый скелет жёлтого, розового, красного или фиолетового цвета и напоминают скелет нек-рых коралловых полипов. Медузоидные особи недоразвиты и погружены в глубь колонии. 150 видов, в тропич. и умеренных морях; в СССР—28 видов.

ГИДРОКОРТИЗО́Н, кортизол, стероидный гормон позвоночных, вырабатываемый корой надпочечников и обладающий выраженной глюкокортикоидной активностью; см. *Глюкокортикоиды*.

ГИДРОКСИЛА́ЗЫ, ферменты класса оксидоредуктаз; катализируют реакции присоединения к субстрату только одного из двух атомов кислорода. Второй атом кислорода используется для окисления участвующих в реакции восстановленных НАД·Н, НАДФ·Н. Широко распространены в природе. Особенно много Г. в микросомах надпочечников млекопитающих, где они участвуют в окислении промежуточных продуктов обмена стероидных гормонов.

ГИДРОЛА́ЗЫ, класс ферментов, катализирующих реакции гидролиза, т. е. расщепления органич. соединений с присоединением по месту разрыва элементов молекулы воды (H^+ и OH^-). В зависимости от характера гидролизуемой связи Г. делят на подклассы: действующие на сложноэфирные связи (напр., липазы), на гликозидные связи (напр., амилазы), на пептидные связи (напр., пептидазы), на кислотно-ангидридные связи (напр., аденозинтрифосфатазы) и т. д. Г. широко распространены в природе, к ним относятся все протеолитич. ферменты. В лизосомах живых клеток Г. осуществляют внутриклеточное переваривание белков, углеводов, нуклеиновых к-т, липидов и др. соединений. Известно ок. 200 Г.

ГИДРОФИЛИ́Я (от *гидро...*, и *...филия*), гидрогамия, приспособленность цветков нек-рых водных растений к опылению в воде или на поверхности воды. Свойственна видам взморника, наяды, роголистника и др. У первых цветки распускаются в толще воды, пыльники часто нитевидные или червеобразные, парящие в воде, садятся на рыльце и происходит опыление. Опыление на поверхности воды — у валлиснерии, элодеи и др.



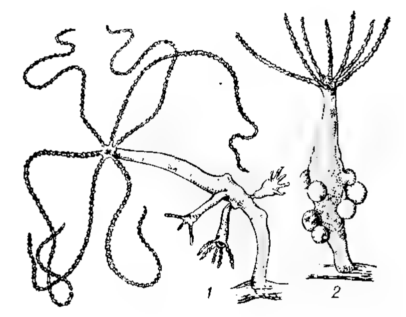
Гидрофилия у валлиснерии: слева — женское (*а*) и мужское (*б*) растения; справа — опыление, происходящее на поверхности воды (*1* — женский цветок, *2* — мужской цветок: *а* — нераскрывшийся, *б* — раскрывшийся).

У мн. водных растений цветки поднимаются над поверхностью воды и опыляются ветром (рдест, уруть) или насекомыми (частуха, стрелолист).

ГИДРОФИ́ТЫ (от *гидро...* и *...фит*), водные растения, прикреплённые к грунту и погружённые в воду только ниж. частями. Обитают по берегам рек, озёр, прудов и морей, а также на болотах и заболоченных лугах (т. н. гелофиты), иногда на влажных полях в качестве сорняков (напр., частуха, тростник и др.). У Г. (в отличие от гидатофитов) корневая система, механич. ткани и сосуды, проводящие воду, хорошо развиты. Много межклетников и возд. полостей, по к-рым доставляется воздух в ниж. части растения. Как жизненная форма Г. относятся к *криптофитам*. Мн. Г.— торфообразователи.

ГИДРОХО́РИЯ (от *гидро...* и *...хория*), разнос диаспор (спор, семян и др.) водой. Может быть случайной для вида (перенос диаспор на плавучих предметах или бурными потоками) и постоянной, связанной с особой морфологией и биологией диаспор (несмачиваемость водой, низкая плотность благодаря воздухоносной паренхиме или возд. полостям, длительная жизнеспособность семян в воде). Постоянная Г. свойственна растениям мор. побережий, напр. кокосовой и сейшельской пальмам, прибрежным и водным растениям пресных водоёмов — видам осоки, рдеста, нимфейных, частухи и др. Расселению видов особенно способствуют мор. прибой, полая вода в поймах рек и речное течение.

ГИ́ДРЫ, гидриды (Hydrida), отряд гидроидных. Одиночные, способные к передвижению полипы. Иногда образуют врем. колонии. Скелета нет. Тело мешковидное, до 3 см. На одном его конце — подошва, на другом — рот, окружённый 4—20 щупальцами. Размножение бесполое (почкование) и половое, характерна сезонная смена его форм. Медуз не образуют. Раздельнополые и гермафродиты. У гермафродитов муж. и жен. половые железы возникают в разл. частях тела. В гонаде созревает только 1 яйцо. Яйца оплодотворяются в теле материнской особи, одеваются плотной оболочкой и зимуют. После оплодотворения Г. обычно погибают, а из яиц весной выходит молодое поколение. 10 видов, в пресных (иногда солоноватых) водоёмах, от тропиков до высоких широт. Прикрепляются к грунту, водным растениям, раковинам моллюсков и т. п. Часто встречаются

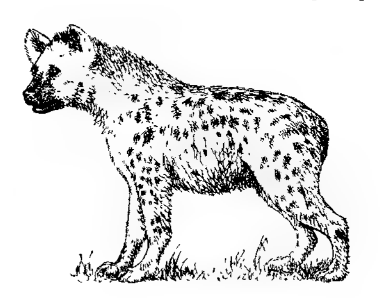


Гидры: *1* — почкующаяся; *2* — с яйцами.

в водоёмах СССР обыкновенная, или бесстебельчатая, Г. (*Hydra vulgaris*), стебельчатая, или бурая, Г. (*Pelmatohydra oligactis*), зелёная Г. (*Chlorohydra viridissima*), неспособная жить в темноте, и др. Объект лабораторных экспериментов по регенерации.

● Канаев И. И., Гидра, М.— Л., 1952.

ГИЕ́НОВАЯ СОБА́КА (*Lycaon pictus*), млекопитающее сем. волчьих. Единств. вид рода. Телосложение лёгкое, голова крупная, уши большие, хвост пушистый. Дл. тела 76—100 см, хвоста 30—40 см, высота ок. 60 см. Волосяной покров редкий. Окраска пёстрая — белые, чёрные, рыжие пятна. Конечности длинные, на передних и задних по 4 пальца. Обитает в степях и саваннах Африки. В помёте 6—8 детёнышей. Активна круглосуточно. Охотится стаями на антилоп, овец и др. копытных. В Красной книге МСОП.



ГИЕ́НОВЫЕ (Hyaenidae), семейство хищных. По внеш. виду несколько напоминают волка. Дл. тела 55—165 см. Передние конечности длиннее задних, поэтому Г. в холке выше, чем в крестце. Пальцеходящие, на ногах по 4 пальца (лишь у земляного волка на передних 5); шея толстая, голова массивная; зубы крупные. Хвост лохматый, дл. 20—33 см. Шерсть грубая. У большинства на шее и частично на спине удлинённые волосы (грива). Общий тон окраски серый или бурый, с полосами или пятнами. Кожные анальные железы продуцируют секрет с резким запахом. 3 рода: полосатые гиены, пятнистые гиены (1 вид) и земляные волки (1 вид); 4 вида, в Африке, в Передней, Средней и Юго-Зап. Азии, в СССР — 1 вид из рода полосатых гиен. Населяют преим. полупустыни и пустыни. Активны ночью. Держатся поодиночке или парами, у добычи собираются группами. Раз в год рождают 2—4 детёнышей, иногда 6. Питаются крупной падалью;

разгрызают кости, недоступные др. хищникам. Нападают на диких копытных, иногда на домашний скот. В Красных книгах МСОП (1 вид и 1 подвид) и СССР (1 вид).

ГИЛЕ́Я (от греч. hýlē — лес), одно из названий дождевого (влажного) тропич. леса. Термин «Г.» предложил А. Гумбольдт для дождевых тропич. лесов Юж. Америки. Большие пространства, ранее заиятые Г., находятся под плантациями какао, хинного дерева, кокосовой пальмы, ряда каучуконосов. См. *Тропический лес.*

ГИМЕ́НИЙ (от греч. hymḗn — плёнка, кожица), спороносный слой плодовых тел мн. грибов (дискомицетов, гименомицетов) и лишайников. У примитивных видов гименомицетов располагается на верхней стороне, у более высокоорганизованных — на нижней. Образован асками или базидиями, перемежающимися стерильными образованиями — парафизами. См. также *Гименофор.*

ГИМЕНОМИЦЕ́ТЫ (Hymenomycetiidae), группа порядков базидиальных грибов. Плодовые тела различны по форме, размерам, консистенции и окраске. Для группы Г. характерно наличие гименофора с гимением —гладким, лабиринтообразным или в виде зубчиков, лежащим открыто (у афиллофоровых и нек-рых агариковых) и высокодифференцированным пластинчатым или трубчатым, покрытым в начале развития плодового тела частным или общим покрывалом (у мн. агариковых), к-рое ко времени созревания гимения разрывается и остаётся в виде влагалища в основании ножки и кольца под шляпкой гриба. 2 порядка: афиллофоровые и агариковые; ок. 12 000 видов. Распространены широко, во всех климатич. поясах. Развиваются как сапротрофы, микоризообразователи и паразиты растений.

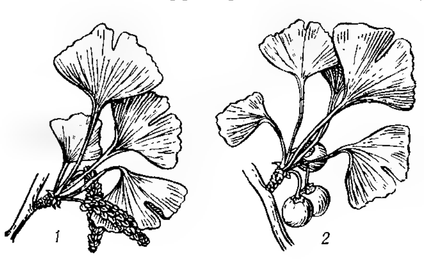
ГИМЕНОФО́Р (от *гимений* и греч. phorós — несущий), поверхность плодовых тел базидиомицетов, несущая гимений. У низших представителей Г. гладкий, у более развитых — пластинчатый, трубчатый; есть промежуточные формы — шиповатые, складчатые, ребристые, в виде анастомозирующих пластинок и др. Усложнение строения Г. сопровождалось увеличением поверхности гимения (соответственно и кол-ва спор) и перемещением его на ниж. сторону плодового тела, что способствовало предохранению гимения от повреждений и лучшему распространению спор.

ГИМНУ́РОВЫЕ, крысиные ежи (Echinosoricinae), подсемейство ежовых, иногда выделяемое в отд. семейство. Наиб. примитивная группа насекомоядных. Известны с верхнего эоцена. Дл. тела 10—44 см, хвоста 4—20 см. Тело покрыто жёсткими длинными волосами или мягким мехом. Клыки хорошо развиты. Имеются анальные железы, выделяющие секрет с сильным запахом. 17 родов, в т. ч. 5 совр. (в каждом по 1 виду), в Юго-Вост. Азии, на Зондских о-вах и о. Минданао. Обитатели влажных лесов. Численность невысока. Филиппинская гимнура (*Podogymnura truei*) — в Красной книге МСОП.

ГИНАНДРОМОРФИ́ЗМ (от греч. gynḗ — женщина, anḗr, род. падеж andrós — мужчина и morphḗ — вид, форма), наличие у одного организма групп клеток, тканей или органов с набором хромосом, характерным для разных полов; частный случай *мозаицизма.* Различают переднезадний, латеральный и мозаичный Г. У переднезадних гинандроморфов передняя часть тела представлена клетками и соответственно признаками, характерными для одного пола, а задняя часть — для др. пола. Латеральный Г. обусловлен аналогичным различием правой и левой сторон тела, причём эти различия затрагивают и половую систему. При мозаичном Г. б. ч. клеток организма относится к одному полу. В основе Г. может лежать потеря одной из половых хромосом у особей гомогаметного пола на разных стадиях онтогенеза. Кроме того, причиной Г. может быть образование в яйцеклетке двух жен. пронуклеусов, оплодотворение их разными в отношении половых хромосом спермиями (полиспермия) и дальнейшее развитие одного организма из такой двухъядерной зиготы. Обнаружение случаев Г. и выяснение их причин послужило одним из подтверждений теории хромосомного определения пола. Г. следует отличать от гермафродитизма, для к-рого характерно совмещение признаков разного пола у одного организма, имеющего клетки с одинаковым набором хромосом.

ГИНЕЦЕ́Й (от греч. gynḗ — женщина и oikíon — дом, жилище), репродуктивная часть цветка, совокупность всех плодолистиков. Г., состоящий из свободных плодолистиков, каждый из к-рых образует пестик, наз. апокарпным, это — наиб. примитивный тип, характерный, напр., для пестика магнолии, лютика и пиона. Иногда он состоит из одного плодолистика (пестика), напр. у бобовых. В процессе эволюции плодолистики срастаются и образуют ценокарпный Г. трёх основных типов. Замкнутые плодолистики, сросшиеся между собой боковыми частями (семязачатки в них расположены вдоль швов, т. е. в углах гнёзд), образуют синкарпный Г., напр. у лилии и тюльпана. Из него путём размыкания отд. плодолистиков при сохранении связи их краевых участков образуется паракарпный Г. (мак, огурец, тыква); в отличие от синкарпного он одногнёздный и семязачатки расположены постенно. В др. случаях паракарпный Г. произошёл непосредственно из апокарпного (напр., в сем. анноновых, кактусовых). Из синкарпного Г. возникает лизикарпный Г., у к-рого одногнёздность — результат исчезновения перегородок синкарпной завязи. Типам Г. соответствует и тип плацентации семяпочек. Г., образующийся из неск. сросшихся плодолистиков, наз. сложным пестиком.

ГИ́НКГОВЫЕ, гинкгопсиды (Ginkgopsida), класс голосеменных растений. Включает 1 порядок Ginkgoales, представленный в совр. флоре одним семейством Ginkgoaceae с единств. видом — гинкго двулопастным (*Ginkgo biloba*). К классу относят также 6 ископаемых родов. Г. известны с перми (конец палеозоя), достигли расцвета в юре и раннем мелу, к началу позднего мела большинство из них вымерло. Листья Г. от дихотомически рассечённых до двулопастных или цельных, жилкование дихотомическое (характерная особенность Г.). Спорофиллы сильно редуцированы, в однополых стробилах. Сперматозоиды подвижные, с многочисл. жгутиками. Гинкго двулопастный — двудомное листопадное дерево выс. до 30—40 м. Укороченные побеги несут на верхушках пучки листьев, а также микро- и мегастробилы. Между опылением и оплодотворением проходит неск. мес. Развитие зародыша (а иногда и оплодотворение) происходит в опавших с дерева семязачатках. Семена не имеют периода покоя и могут прорасти как только зародыш достигнет макс. развития (архаизм, благодаря к-рому гинкго двулопастный считают одним из наиб. примитивных совр. голосеменных растений). Произрастает на небольшой территории в Вост. Китае,



Гинкго двулопастный: *1* — укороченный побег с листьями и микростробилами; *2* — то же, с мегастробилами.

образуя леса с хвойными и широколиств. породами. Семена употребляют в пищу и используют в кит. медицине. Широко разводят как декор. дерево в субтропич. и теплоумеренных областях Европы, Вост. Азии, Сев. Америки, в СССР — в юж. р-нах, до широты Киева. Устойчив к задымлению воздуха, грибковым и вирусным заболеваниям, редко повреждается насекомыми.

ГИНОГЕНЕ́З (от греч. gynḗ — женщина и ...*генез*), форма размножения организмов, при к-рой сперматозоид, проникая в яйцеклетку, стимулирует её развитие, но ядро его не сливается с ядром яйца и не участвует в последующем развитии зародыша (ложное оплодотворение — псевдогамия). Поэтому иногда Г. рассматривают как одну из форм *партеногенеза.* Естеств. Г. обнаружен у нек-рых видов нематод, костистых рыб, земноводных и мн. покрытосеменных растений. Иногда в гиногенетич. популяциях самцы неизвестны, яйца осеменяются спермой др. видов (напр., икра карася молоками щуки). Экспериментально Г. может быть получен при осеменении яиц спермой далёких видов, инактивацией ядра сперматозоида физич. и химич. агентами или механич. удалением муж. пронуклеуса из яйца. Развивающиеся при этом гаплоидные зародыши обычно нежизнеспособны. Для получения диплоидного Г. необходимо подавить цитотомию одного из делений созревания яйцеклетки или одного из первых делений дробления яйца. Г. используется для получения строго гомозиготных организмов, а также особей одного, обычно женского, пола. Ср. *Андрогенез.*

ГИНОФО́Р (от греч. gynḗ — женщина и phorós — несущий), стерильный участок цветка, образующийся в результате разрастания цветоложа между тычинками и плодолистиками. Как часть конического

Гинофор (*а*) в цветке гравилата.

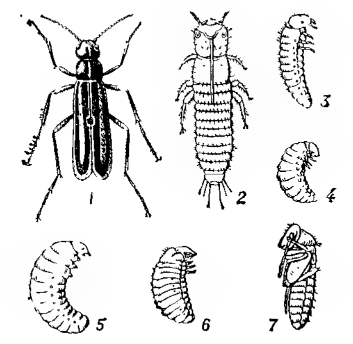
цветоложа Г. хорошо заметен напр. у лютика и гравилата. У др. растений имеет вид тонкой ножки, на к-рой сидит пестик (гвоздичные, нек-рые виды астрагала).

ГИОСТИЛИ́Я (от новолат. hyoideus — подъязычный и ...*стилия*), соединение нёбноквадратного хряща с мозговым черепом у большинства акул, скатов и лучепёрых рыб посредством подъязычно-челюстного (гиомандибулярного) хряща (или развивающегося на его месте окостенения), служащего подвеском для челюстей. В передней части челюсть обычно соединяется с черепом связками. При крайнем развитии Г. (напр., у осетровых) челюсти «подвешены» только на гиомандибулярном хряще. Г. увеличивает подвижность челюстного аппарата, но не обеспечивает его достаточной прочности. У рыб с челюстями дробящего типа Г. обычно заменяется *амфистилией* или *аутостилией*.

ГИПА́НТИЙ (от греч. hypó — внизу, снизу и ánthos — цветок), цветочная трубка, образованная срастанием гл. обр. ниж. частей околоцветника и тычиночных нитей; внешне напоминает вогнутое цветоложе. Распространён гл. обр. у растений сем. розовых (шиповник, вишня, кровохлёбка и др.), а также у нек-рых тропич. семейств. В сложении самой ниж. части Г. иногда участвует и ось цветка.

ГИПЕРМАСТИГИ́ДЫ (Hypermastigida), отряд зоомастигин. Дл. обычно до 0,5 мм (иногда неск. более). По сравнению с трихомонадидами и оксимонадидами имеют значительно больше жгутиков (иногда сотни и тысячи), аксостилей и др. опорных фибрилл. Ядро обычно одно. Неск. десятков видов. В природе встречаются только как симбионты термитов и нек-рых тараканов. Размножаются продольным делением, у нек-рых описан половой процесс. Населяют толстую кишку термитов, составляя иногда до 50% массы насекомого. Благодаря наличию фермента целлюлазы переваривают клетчатку древесины, к-рой питаются термиты, превращая её в растворимые углеводы. Освобождённые от Г. термиты гибнут.

ГИПЕРМЕТАМОРФО́З (от греч. hypér — над, сверх и *метаморфоз*), сложный способ развития нек-рых насекомых (нарывников и др. жуков, веерокрылых,



Гиперметаморфоз жука-нарывника рода *Epicauta*: *1* — имаго; *2* — личинка первого возраста; *3—5* — личинки последующих возрастов; *6* — предкуколка; *7* — куколка.

сетчатокрылых — мантисп, мух-жужжал и нек-рых перепончатокрылых), при к-ром строение и образ жизни личинок разных возрастов резко различаются. В первом возрасте личинки активно передвигаются, расселяются, но не питаются. Питающиеся личинки старших возрастов обитают в специфич. среде (в теле насекомого-хозяина при паразитизме, в запасах пищи пчёл и т. д.). Иногда переход от одной активной формы к следующей требует перестройки, при к-рой личинка не питается и неподвижна («ложнокуколка», аналогичная куколке).

ГИПЕРМОРФО́З (от греч. hypér — над, сверх и morphḗ — вид, форма), гипертелия, сверхспециализация, путь филогенетич. развития организмов, связанный с нарушением их отношений со средой вследствие быстрого изменения среды и переразвития (гипертрофии) организма в каком-то одном направлении. В случаях Г. отд. органов он является либо специфич. адаптацией — узкая специализация (напр., гигантские клыки у ископаемого саблезубого тигра — махайрода), либо результатом полового отбора (напр., клыки у бабируссы, вероятно, рога у большерогого оленя). Г.— следствие крайней специализации организмов обычно к весьма узким условиям существования и при незначит. изменении среды может привести к вымиранию данной группы организмов. См. рис. при ст. *Большерогий олень, Махайрод*.

ГИПЕРПОЛЯРИЗА́ЦИЯ мембраны, повышение разности потенциалов между наруж. и внутр. сторонами мембраны живой клетки, находящейся в состоянии физиол. покоя, т. е. повышение *потенциала покоя*. Пассивная Г. возникает при прохождении через мембрану электрич. тока входящего напряжения (анод — снаружи, катод — внутри). Активная Г. возникает при повышении проницаемости мембраны для ионов K^+ или Cl^-. Пример активной Г.— тормозной *постсинаптический потенциал*.

ГИПО... (от греч. hypó — под, внизу), часть сложных слов, указывающая на нахождение ниже чего либо, внизу, а также на понижение против нормы (напр., *гиподерма, гипостаз*).

ГИПОБЛА́СТ (от *гипо*... и ...*бласт*), внутренний слой клеток дискобластулы и бластодиска у амниот. У нек-рых животных Г. отделён от наруж. слоя (эпибласта) полостью — бластоцелем. Г. не гомологичен энтодерме, т. к. содержит материал гл. обр. внезародышевой энтодермы, а энтодерма зародыша образуется в период гаструляции путём включения в состав Г. мигрирующих внутрь зародыша клеток эпибласта. См. рис. при ст. *Первичная полоска*.

ГИПОДЕ́РМА (от *гипо*... и *дерма*), у нек-рых групп беспозвоночных животных — компонент стенки тела. Образован слоем крупных эпителиальных клеток. У круглых червей располагается между покрывающей тело снаружи кутикулой, выделяемой Г., и слоем продольных мускульных клеток; иногда образует синцитий (напр., у аскарид). У членистоногих Г.— однослойный кожный эпидермис, выделяющий на поверхность вещество, образующее хитинизированную кутикулу. У паукообразных производными Г. являются также железы: ядовитые, паутинные, пахучие. У растений Г.— ткань с малым кол-вом хлоропластов или совсем без них, лежит под эпидермой, напр. в хвое, семенах.

ГИПОКО́ТИЛЬ (от *гипо*... и греч. kotýlē — углубление, чаша), подсемядольное колено, участок стебля проростка семенного растения ниже семядольного узла. Г. книзу переходит в корень и часто имеет анатомич. строение с признаками и стебля, и корня. У нек-рых растений длина Г. настолько мала, что он весь остаётся в почве, и семядоли не выносятся на поверхность (напр., у дуба, гороха). См. рис. при ст. *Прорастание семян*.

ГИПОКСАНТИ́Н, 6-оксипурин, продукт аэробных превращений пуриновых оснований в живых клетках. Образуется при дезаминировании аденина или гидролизе инозина. В небольших кол-вах обнаружен в растит. и животных клетках в составе нуклеиновых к-т (в осн. в тРНК). Ферментом ксантиноксидазой Г. окисляется в ксантин и далее в мочевую к-ту.

ГИПОМОРФО́З (от *гипо*... и греч. morphḗ — вид, форма), упрощение организации (утеря специализации) организмов в процессе эволюции. Г. обусловлен сохранением тех отношений организма со средой, к-рые характерны для личинки или молодой особи, выпадением характерной для онтогенеза предков смены среды (напр., *неотения* хвостатых земноводных). В ряде случаев Г., устраняя признаки специализации организмов, по-видимому, может создавать условия для развития в новом направлении.

ГИПОСТА́З (от *гипо*... и греч. stásis — остановка, застой), один из типов взаимодействия генов, при к-ром действие аллелей одного гена подавлено действием аллелей др. гена. Подавляемые аллели в случае Г. называют гипостатичными. Ср. *Эпистаз*.

ГИПОТАЛА́МО-ГИПОФИЗА́РНАЯ СИСТЕ́МА, нейроэндокринный комплекс позвоночных, образован гипоталамусом и гипофизом. Осн. значение Г.-г. с. — регуляция вегетативных функций организма и размножения. В гипоталамусе сосредоточены нейросекреторные центры, состоящие из тел нейросекреторных клеток (НСК), отростки к-рых идут преим. в нейрогипофиз. Различают пептидергич. нейросекреторные центры (клетки вырабатывают пептидные нейрогормоны) и моноаминергич. (синтезируют моноаминовые нейрогормоны). Пептидергич. центры представлены крупноклеточными ядрами, продуцирующими преим. вазопрессин, окситоцин и их гомологи, а также диффузно рассеянными НСК или их группами (открытые центры) в переднем и ср. гипоталамусе и вырабатывающими аденогипофизотропные нейрогормоны (*рилизинг-гормоны*). Моноаминергич. центры (преим. дофаминергич.) образованы аркуатным (инфундибулярным) и перивентрикулярными ядрами, синтезируют дофамин, норадреналин и серотонин, действующие как нейрогормоны. К кровеносным капиллярам срединного возвышения нейрогипофиза подходят окончания отростков (аксонов) НСК всех нейросекреторных центров. Поступающие в эти капилляры пептидные и моноаминовые нейрогормоны с током крови попадают в портальные вены и затем во вторичное капиллярное сплетение передней доли аденогипофиза. Здесь нейрогормоны оказывают стимулирующее или тормозное влияние на синтез и выделение тропных гормонов соответствующих железистых клеток. Выделяющиеся в кровь гормоны аденогипофиза через выносящие вены попадают в общий кровоток, через к-рый и достигают периферич. эндокринных желёз-мишеней. Эта система (гипоталамус — срединное возвышение — передняя часть аденогипофиза) наз. гипоталамо-антероаденогипофизарной. Часть

аксонов пептидергич. и моноаминергич. НСК образуют контакты с железистыми клетками промежуточной части аденогипофиза. С помощью такого двойного контроля регулируется синтез и выделение меланотропина и гормона, подобного кортикотропину, продуцируемых этой долей. Эту систему наз. гипоталамо-метааденогипофизарной. Пути влияния пептидных и моноаминовых нейрогормонов на органы-мишени, опосредованные тропными гормонами аденогипофиза, называют трансаденогипофизарными. В нейрогипофизе на капиллярах системы общего кровотока преим. оканчиваются отростки НСК, продуцирующих вазопрессин и окситоцин, к-рые влияют на висцеральные органы, изменяя тонус их гладкой мускулатуры, поддерживая водно-солевой гомеостаз и оказывая влияние на секреторную функцию нек-рых экзокринных (напр., пищеварит. тракта) и периферич. эндокринных желёз. Такая нейросекреторная система наз. гипоталамо-постгипофизарной, а путь влияния пептидных нейрогормонов, не опосредованный гормонами аденогипофиза,— парааденогипофизарным. Гипоталамо-антероаденогипофизарная система имеет важное значение в регуляции трофики, роста и репродуктивных функций организма, а две последние системы наиб. ярко проявляют себя в стрессорных ситуациях и тем самым имеют непосредств. отношение к регуляции защитно-приспособит. реакций. Функция Г.-г. с. контролируется нейронами центров самого гипоталамуса, а также ствола мозга и высших отделов ЦНС, напр. палеокортекса. Модулирующее, преим. тормозящее, влияние на Г.-г. с. оказывают нейрогормоны эпифиза. См. также *Гипоталамус*, *Гипофиз*, *Нейросекреция*.

● См. лит. при ст. *Нейросекреция*.

ГИПОТАЛА́МУС (от *гипо...* и *таламус*), отдел промежуточного мозга; высший центр регуляции вегетативных функций организма и размножения; место взаимодействия нервной и эндокринной систем. Филогенетически Г.— древний отдел головного мозга, существующий у всех хордовых и достигающий наивысшего развития у млекопитающих. Образован скоплением нервно-проводниковых и нейросекреторных клеток и большим числом нервных путей связан с выше- и нижележащими отделами ЦНС. Одиночные нейросекреторные клетки Г. или их группы (ядра) вырабатывают нейрогормоны — вазопрессин, окситоцин, рилизинг-гормоны и др. Г., особенно его нейросекреторные образования, снабжён богатой сетью сосудов. Клетки Г. способны реагировать на тончайшие сдвиги темп-ры, объёма жидкости, осмотич. давления, содержания в крови сахара, солей, гормонов и др. Нервные центры Г. осуществляют регуляцию обмена веществ, в частности водно-солевого, темп-ры тела, кровяного давления и дыхания, сна, голода и сытости, оказывают определ. влияние на эмоц. сферу и т. п. Г. участвует в регуляции размножения, лактации, поддержании относит. постоянства внутр. среды организма (*гомеостаза*) и в целом в реализации защитно-приспособит. реакций организма. Нейроэндокринные взаимоотношения в организме, гомеостаз и трофика контролируются преим. центрами (ядрами), локализованными в переднем и среднем Г. Задние его отделы участвуют в регуляции иммуногенеза. Г. тесно связан с важнейшей эндокринной железой — гипофизом в единый морфофункциональный комплекс — *гипоталамо-гипофизарную систему*. См. также статьи *Нейросекреция* (и лит. при ней), *Нейрогормоны*, *Гипофиз*.

● Handbook of the hypothalamus, ed by P. J. Morgane, J. Panksepp, v. 1-3, N. Y.— Basel, 1979—81.

ГИПОФА́РИНКС (от *гипо...* и греч. phárynx — глотка), 1) язычкообразное выпячивание вентральной склеротизированной стенки ротовой полости у насекомых. Начинается между жвалами, ниж. челюстью и ниж. губой, с к-рой обычно частично срастается. У кровососущих двукрылых Г. - важный элемент хоботка. 2) У позвоночных животных и человека — ниж. отдел глотки.

ГИПО́ФИЗ (от греч. hypóphysis — отросток), нижний мозговой придаток, питуитарная железа (hypophysis cerebri, glandula pituitaria), железа внутр. секреции позвоночных, расположенная у основания головного мозга. Оказывает преимуществ. влияние на рост, обменные процессы, функции, связанные с размножением, и др. Большинство гормонов Г., т. н. тропных, регулирует деятельность др. (периферич.) эндокринных желёз и, т. о., оказывает опосредованное влияние на разл. процессы жизнедеятельности. Состоит из двух долей (аденогипофиза и нейрогипофиза) разл. эмбрионального происхождения. Аденогипофиз (железистая, или передняя, доля) развивается из эпителиального выпячивания крыши ротовой полости и имеет три части: переднюю (самую большую), туберальную и промежуточную (хорошо развита у земноводных и пресмыкающихся, слабо — у приматов, отсутствует у китов, тюленей, слонов и нек-рых других млекопитающих, птиц). Передняя часть аденогипофиза представлена функционально и структурно разл. ацидофильными, базофильными и хромофобными клетками, богато снабжена сосудами, секретирует т. н. тропные гормоны — кортикотропин, лютропин, фоллитропин, тиреотропин, соматотропин, пролактин и липотропины (регуляторы жирового обмена и предшественники *эндорфинов*). Роль клеток туберальной части пока не ясна. В базофильных клетках промежуточной части аденогипофиза вырабатывается гормон меланотропин. На активность аденогипофиза влияют регуляторные рилизинг-гормоны гипоталамуса. Нейрогипофиз (нервная доля) образуется путём выпячивания третьего мозгового желудочка, образующего воронку, представлен нейроглией, многочисл. нервными волокнами, соединит. тканью и сосудами. В нейрогипофизе анатомически различают воронку (срединное возвышение, инфундибулярная часть) и каудальный отдел (неточно наз. задней долей Г.). Нервные волокна нейрогипофиза секретируют гормоны вазопрессин и окситоцин, синтезируемые в гипоталамусе. Прямые функц. взаимоотношения между аденогипофизом и нейрогипофизом значительны, поскольку продукты секреции нервных волокон нейрогипофиза, происходящие из гипоталамуса, регулируют функцию аденогипофиза. Поэтому Г. вместе с гипоталамусом образуют единую функц. *гипоталамо-гипофизарную систему*. См. также статьи об отдельных гормонах.

ГИПОХО́РДА (от *гипо...* и *хорда*), тяж клеток мезодермального происхождения у зародышей большинства позвоночных (исключая млекопитающих) на ранних стадиях развития. Формируется под хордой при её вычленении из хордомезодермы. Провизорный орган, у взрослых форм не сохраняется.

ГИППАРИО́НОВАЯ ФА́УНА, комплекс вымерших млекопитающих, широко распространённый в юж. и умер. (к С. до 50° с. ш.) широтах Евразии и Сев. Африки в верхнем миоцене и в плиоцене. Возникновение Г. ф. было связано с развитием в раннем неогене Евразии травянистых лесостепей (саванн), подобных таковым совр. Африки. В состав Г. ф. входили разл. виды трёхпалых лошадей — гиппарионов (отсюда назв.), носорогов (ацератерии, хилотерии и др.), мастодонтов, жирафов, антилоп, оленей и др. копытных; разл. хищные — виверры, гиены, куницы, махайроды и др.; грызуны, обезьяны. Из др. позвоночных животных в Г. ф. входили страусы и др. птицы, черепахи, ящерицы, земноводные. Состав Г. ф. разл. р-нов и геол. времени отличается между собой родами и видами животных. В Евразии большинство представителей Г. ф. в конце неогена вымерли, вероятно в результате похолодания. В Африке и Юж. Азии мн. её потомки составили значит. часть совр. фауны млекопитающих. Крупные местонахождения ископаемых остатков Г. ф. известны в Индии, Китае, Монголии, на Ю. Европы; в СССР — на Ю. Украины, в Молдавии, на Кавказе, в Ср. Азии, Казахстане и на Ю. Сибири. Первое крупное местонахождение было обнаружено в Греции, близ Афин, у деревни Пикерми (отсюда второе назв. Г. ф.— пикермийская фауна).

ГИППА́РИОНЫ (*Hipparion*), вымерший род лошадиных. Известен из верхнего миоцена — плейстоцена. Выс. в холке до 1,5 м. Коренные зубы более низкие, чем у совр. лошади; боковые пальцы (2-й и 4-й) небольшие, могли раздвигаться в стороны, препятствуя погружению в грунт. Жили Г. многочисл. стадами на травянистых равнинах типа саванн. Возникли в Сев. Америке, заселили затем все материки (исключая Юж. Америку и Австралию). Известно св. 50 видов; вымерли, не оставив потомков.

ГИППЕА́СТРУМ (*Hippeastrum*), род луковичных многолетних трав сем. амариллисовых. Цветки крупные, воронковидные или колокольчатые, разл. окраски, на высоких цветоносах (до 1 м). Ок. 75 видов, в тропич. и субтропич. Америке. Мн. виды широко разводят (часто под назв. амариллис) как декор. растения.

ГИППОКА́МП, аммонов рог (hippocampus, cornus Ammonis), парное образование в головном мозге позвоночных, осн. часть архикортекса. Впервые появляется у двоякодышащих рыб и безногих земноводных (примордиальный Г. с выраженными соматич. и зрительными проекциями). Г. земноводных надстраивается над гипоталамусом и дорсальным таламусом. У пресмыкающихся устанавливаются связи гипоталамуса с Г., что вместе с амигдалярным комплексом базальных ядер головного мозга образует у млекопитающих лимбич. систему мозга. В Г. диффузно проецируются мн. афферентные системы, эфферентные же влияния направлены преим. к гипоталамусу. Полагают, что Г. играет существ. роль в поддержании постоянства внутр. среды организма, участвует в высшей координации функций размножения и эмоц. поведения, а также в процессах обучения и сохранения памяти.

ГИППУ́РОВАЯ КИСЛОТА́, бензоилглицин, один из конечных продуктов обмена веществ у большинства позвоночных. Образуется преим. в печени и мень-

ше — в почках (у собак только в почках) путём связывания бензойной к-ты глицином. В норме у человека за сутки выделяется с мочой 0,1—2 г Г. к. Проба на синтез Г. к. используется для определения способности печени обезвреживать токсичные вещества.

ГИПУРА́ЛИИ (от *гипо*... и греч. urá — хвост), расширенные и уплощённые остистые отростки последних хвостовых позвонков костистых рыб. Г. вместе с уростилем поддерживают кожистые лучи хвостового плавника.

ГИРОКОТИЛИ́ДЫ (Gyrocotylida), класс плоских червей. Тело дл. от 2—3 до 20 см, с передней присоской и задней розетковидной прикрепит. воронкой. Кишечника нет. Гермафродиты с одним половым комплексом, развитие с метаморфозом и, видимо, без смены хозяев. Характерна свободноплавающая личинка (ликофора) с небольшим диском на заднем конце, снабжённом 10 крючками. 3 рода, 10 видов. Паразиты кишечника химерообразных.

ГИСТАМИ́Н, биогенный амин, медиатор нервной системы, гормон. Образуется в организме в результате декарбоксилирования аминокислоты гистидина. Как медиатор синтезируется у позвоночных особыми (гистаминергическими) нейронами головного мозга, как гормон — тучными клетками соединит. ткани, базофилами крови.

$$\begin{array}{l} HC{=}C{-}CH_2CH_2NH_2 \\ \;\,/\quad\;\;\backslash \\ N{\approx}C{-}NH \\ \quad\;\; | \\ \quad\;\; H \end{array}$$

Г. ергич. нейроны обнаружены и у беспозвоночных (моллюски). У позвоночных секреция гормонального Г.— важнейшее звено в механизмах регуляции тонуса гладких мышц (в т. ч. бронхов, сосудов), выделения желудочного сока. Физиол. эффекты Г. обеспечиваются наличием у Г.-чувствит. мышечных, нервных и др. клеток двух типов гистаминовых рецепторов, H_1 и H_2, различающихся по своему отношению к фармакологич. препаратам. Синтетич. антигистаминные препараты, блокирующие рецепторы Г., широко применяются при терапии патологич. состояний (аллергич. реакции, шок, ожог и др.), развитие к-рых связано с секрецией Г.

● Вайсфельд И. Л., Кассиль Г. Н., Гистамин в биохимии и физиологии, М., 1981.

ГИСТИДИ́Н (сокр. Гис, His), незаменимая для мн. растущих животных аминокислота. Присутствует почти во всех белках, а также в биологически активных пептидах — карнозине и анзерине; предшественник гистамина. Входит в состав активных центров ряда ферментов. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

ГИСТИОЦИ́ТЫ (от греч. histíon — ткань и ...*цит*), клетки рыхлой соединит. ткани, разновидность макрофагов у позвоночных. Образуются из стволовых кроветворных клеток и относятся к системе одноядерных фагоцитов. Г. выполняют защитную функцию. См. *Макрофаги*, *Ретикулоэндотелиальная система*, *Фагоцитоз*.

ГИСТОГЕНЕ́З (от греч. histós — ткань и ...*генез*), сложившаяся в филогенезе совокупность процессов, обеспечивающая в онтогенезе многоклеточных организмов образование, существование и восстановление тканей с присущими им органоспецифич. особенностями. В организме ткани развиваются из определ. эмбриональных зачатков (производных зародышевых листков), образующихся

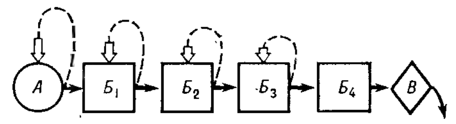


Схема гистогенетического ряда обновляющихся тканей. *А* — стволовые клетки; *Б*₁ — *Б*₄ — клетки предшественницы; *В* — зрелые дифференцированные клетки. Вертикальные стрелки отражают сравнительную способность клеток к пролиферации.

вследствие *пролиферации*, перемещения (*морфогенетические движения*) и *адгезии* клеток зародыша на ранних стадиях его развития в процессе органогенеза. Существ. фактор Г.— дифференцировка детерминированных клеток, приводящая к появлению разнообразных морфол. и физиол. типов клеток, закономерно распределяющихся в организме. Иногда Г. сопровождается образованием межклеточного вещества (см. *Соединительная ткань*). Важная роль в определении направления Г. принадлежит межклеточным контактным взаимодействиям и гормональным влияниям. Совокупность клеток, совершающих определ. Г., подразделяется на ряд групп: родоначальные (стволовые) клетки, способные к дифференцировке и восполнению убыли себе подобных делением; клетки-предшественницы (т. н. полустволовые) — дифференцируются, но сохраняют способность к делению; зрелые дифференцир. клетки. Репаративный Г. в постнатальном периоде лежит в основе восстановления повреждённых или частично утраченных тканей. Качеств. изменения Г. могут привести к возникновению и росту опухоли. Изучение Г.—важнейший раздел гистологии. См. также *Ткань*, *Культура тканей*, *Дифференцировка*.

● Кнорре А. Г., Эмбриональный гистогенез (морфологические очерки), Л., 1971; Хрущов Н. Г., Гистогенез соединительной ткани, М., 1976; Клишов А. А., Гистогенез и регенерация тканей, Л., 1984.

ГИСТОЛО́ГИЯ (от греч. histós — ткань и ...*логия*), раздел морфологии, изучающий ткани многоклеточных животных. Ткани растений изучает *анатомия растений*. Становление Г. как самостоят. науки в 20-х гг. 19 в. связано с развитием микроскопии. Методологич. основу Г. составила *клеточная теория*. Накопление данных о микроскопич. строении тканей и органов позволило в сер. 19 в. создать классификацию тканей (выделяли 4 группы тканей — эпителиальную, соединительную, мышечную и нервную). В СССР развитие Г., особенно эволюционной, связано с работами гл. обр. школ А. А. Заварзина и Н. Г. Хлопина. Задачи совр. Г.— выяснение эволюции тканей, исследование хода и причин их развития в организме (гистогенез), строения и функций специализир. клеток, межуточных сред, взаимодействия клеток в пределах одной ткани и между клетками разных тканей, регенерации тканевых структур и регуляторных механизмов, обеспечивающих целостность и совместную деятельность тканей. Совр. Г. уделяет много внимания эксперим. изучению тканевых механизмов развития. Характерно также моделирование тканевых и органных процессов, напр. в *культуре тканей* (и органов), при их трансплантациях и т. д. Г. принято разделять на общую Г., исследующую осн. принципы развития, строения и функций тканей, и частную Г., выясняющую свойства тканевых комплексов в составе конкретных органов многоклеточных животных. Спец. разделы общей и частной Г. ставят своими задачами изучение химии тканей (гистохимия) и механизмов их деятельности (гистофизиология).

● Хлопин Н. Г., Общебиологические и экспериментальные основы гистологии, Л., 1946; Заварзин А. А., Избр. труды, т. 1—4, М.—Л., 1950—53; Заварзин А. А., (мл.), Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных, Л., 1976; Хэм А., Кормак Д., Гистология, пер. с англ., т. 1—5, М., 1982—83.

ГИСТО́НЫ, белки, содержащиеся в ядрах клеток растений и животных. Богаты остатками аргинина и лизина, определяющими их щелочные свойства. Мол. м. 11 000—21 000. Присутствуют в ядрах в виде комплекса с ДНК, играя важную роль в её упаковке: в хроматине Г. составляют 25—40% сухого веса. Г. стабилизируют структурную организацию хроматина, служат одним из звеньев в регуляции синтеза нуклеиновых к-т (как ДНК, так и РНК), значительно повышают проницаемость клеточных мембран для высокополимерных соединений. Видовая специфичность Г. выражена слабо.

ГИФОМИКРО́БЫ, почкующиеся бактерии, у к-рых дочерняя клетка образуется на конце гифы (простеки). Отделившаяся почка подвижна благодаря одному или мн. жгутикам; приступает к размножению только после того, как образует гифу на конце, противоположном жгутику. Г. обладают сложной системой ламмелярно расположенных внутриклеточных мембран. Обмен специализирован: метилотрофы (*Hyphomicrobium*), фототрофы (*Rhodomicrobium*), органотрофы (*Hyphomonas*). Широко распространены в почве и водоёмах.

ГИФОМИЦЕ́ТЫ (Hyphomycetales), порядок несовершенных грибов. Включает виды с одиночными конидиеносцами или сгруппированными в коремии и спородохии, имеющие вид подушечек. Систематич. подразделение основано на характере строения конидиеносцев, их агрегации, а также на окраске конидиеносцев, конидий, их форме, размерах и числе образующих клеток. 4 семейства: монилиевые (Moniliaceae) с одиночными светлыми конидиеносцами, демациевые (Dematiaceae) с одиночными тёмными конидиеносцами, коремиальные (Coremiaceae) с конидиеносцами, соединёнными в коремии, туберкуляриевые (Tuberculariaceae), у к-рых конидиеносцы образуют спородохии. Ок. 930 родов (в т. ч. широко распространённые аспергилл, пеницилл, вертицилл, боверия, ботритис, фузариум, триходерма, кладоспорий, церкоспора), 7500 видов. Распространены широко. Развиваются в почве, на древесине, растит. остатках, паразитируют на растениях и животных. У нек-рых найдены совершенные сумчатые стадии.

ГИ́ФЫ (от греч. hyphḗ — ткань, паутина), микроскопич. ветвящиеся нити, образующие вегетативное тело гриба — таллом. Вся совокупность Г. грибного таллома наз. мицелием. Диам. Г. от 2 до 30 мкм. Обладают верхушечным (апикальным) ростом. У низших грибов Г. не имеют поперечных перегородок и мицелий представляет собой одну крупную клетку (ценоцитные Г.). У высших грибов на равном расстоянии образуются одна за другой поперечные перегородки (септы). В центре перегородки остаётся пора, через к-рую движется цитоплазма. У большинства грибов оболочка Г. бесцветная, у нек-рых — окрашенная. Химич. состав оболочек (хитин, целлюлоза, глюкан) варьирует в разных систематич. группах.

При параллельном соединении Г. образуют мицелиальные тяжи — ризоморфы; плотные переплетения Г. образуют склероции. В результате распадения Г. на отд. клетки - оидии, а также путём образования хламидоспор происходит вегетативное размножение грибов. См. рис. при ст. *Мицелий.*

ГЛАДИО́ЛУС, шпажник (*Gladiolus*), род многолетних клубнелуковичных растений сем. касатиковых. Стебель прямостоячий, обычно неветвящийся, выс. 25—120 см. Листья линейно-мечевидные. Цветки воронковидные, разнообразной окраски, часто протандричные, в одностороннем колосовидном соцветии. У ряда видов число цветков в соцветии достигает 40. Ок. 200 видов, в Евразии и гл. обр. в Юж. и тропич. Африке. В СССР — 9 видов, преим. на Кавказе, а также в Европ. части, Ср. Азии и Зап. Сибири, на лугах, лесных полянах, степных склонах. Декор. растения. Многочисл. сорта с крупными соцветиями (до 1 м) используют в садоводстве с кон. 16 — нач. 17 вв. 2 вида в Красной книге СССР.

ГЛА́ДКИЕ КИТЫ́ (Balaenidae), семейство усатых китов. Дл. от 5 до 21 м. Брюхо гладкое, без складок (отсюда назв.). Шейные позвонки обычно слиты. Пластины китового уса узкие, высокие, эластичные; оба ряда пластин спереди не смыкаются; бахрома на пластинах тонкая, волосовидная (для отцеживания очень мелких рачков). Фонтан раздвоенный. 3 рода, в каждом по 1 виду: гренландский кит, южный и карликовый. Лактация ок. 1 года. Малочисленны. Первые 2 вида в Красных книгах МСОП и СССР. Численность неск. увеличивается.

ГЛА́ДКИЕ МЫ́ШЦЫ (musculi glaberi), сократимая ткань, состоящая из отд. клеток и не имеющая поперечной исчерченности. У беспозвоночных (кроме членистоногих и нек-рых представителей др. групп, напр. крылоногих моллюсков) Г. м. образуют всю мускулатуру тела, у позвоночных входят в состав оболочек внутр. органов и мн. желёз. Гладкомышечные клетки (гладкие миоциты) у беспозвоночных разнообразны по форме и строению; у позвоночных они преим. веретеновидные, сильно вытянутые, с палочковидным ядром, дл. 50—250 мкм, в матке беременных млекопитающих — до 500 мкм; имеют оболочку — сарколемму и окружены волокнами соединит. ткани, образующими плотный футляр. Сократимый материал (миофиламенты, или протофибриллы) обычно располагается в саркоплазме изолированно. В Г. м. обнаружены все три вида сократимого белка — актин, миозин и тропомиозин. В отличие от поперечнополосатых мышц, для Г. м. характерно медленное сокращение, способность долго находиться в состоянии сокращения, затрачивая сравнительно мало энергии и не подвергаясь утомлению. Двигат. иннервация Г. м. осуществляется отростками клеток вегетативной нервной системы, чувствительная — отростками клеток спинальных ганглиев.

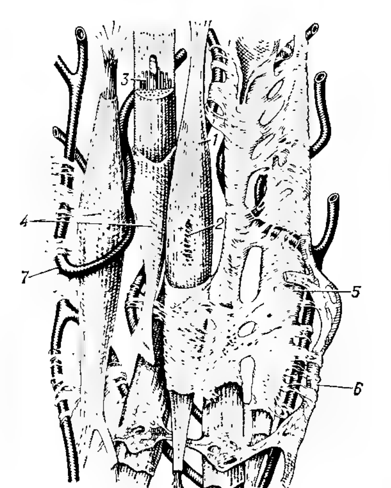
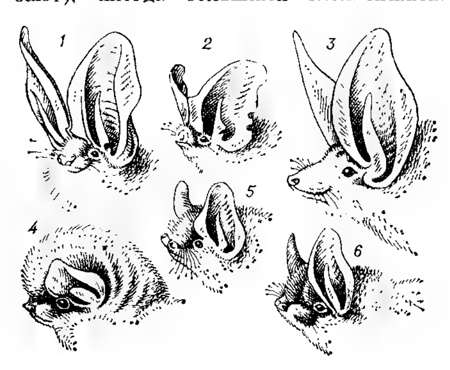


Схема строения гладкой мышечной ткани: *1* - гладкомышечная клетка; *2* — её ядро; *3* — миофиламенты; *4* — сарколемма; *5* — соединительная ткань; *6* — нерв; *7* — кровеносный капилляр.

ГЛАДКОГОЛО́ВЫЕ (Alepocephalidae), семейство глубоководных мор. рыб отр. лососеобразных. Дл. от 12 до 100 см, масса до 4—5 кг, редко более. Спинной и анальный плавники в задней трети тела, обычно противостоят друг другу. Жирового плавника и плават. пузыря нет. Есть наджаберные мешки. Голова обычно не покрыта чешуёй. 20 родов, ок. 100 видов, во всех океанах, кроме арктич. и антарктич. вод. Пелагические рыбы, обитают над материковым склоном на глуб. 300—3000 м, реже в батипелагиали. Нек-рые виды образуют скопления. Питаются беспозвоночными. Плодовитость от неск. десятков до 3—8 тыс. икринок. Икра крупная (2—6 мм в диам.). Могут служить объектом промысла.

ГЛАДКОНО́СЫЕ ЛЕТУ́ЧИЕ МЫ́ШИ, обыкновенные летучие мыши (Vespertilionidae), семейство летучих мышей. Ок. 300 видов, 25—40 родов. Ареал тот же, что у отряда рукокрылых в целом. В СССР — 34 вида, 10 родов: ночницы, ушаны, широкоушки, вечерницы, нетопыри, кожаны, двуцветные кожаны, стрелоухи, длиннокрылы, трубконосы. Распространены по всей стране, за исключением арктич. и субарктич. р-нов. Широкое распространение в умеренных и сев. широтах обусловлено гетеротермией: зимой темп-ра тела понижается до темп-ры окружающей среды и животное впадает в спячку, что резко уменьшает энергетич. затраты. Мн. виды зимуют в пещерах, в условиях высокой влажности (иначе, теряя влагу, высыхают и погибают), иногда большими скоплениями.



Гладконосые летучие мыши: *1* — бурый ушан (*Plecotus auritus*); *2* — европейская широкоушка (*Barbastella barbastellus*); *3* — белобрюхий стрелоух (*Otonycteris hemprichi*); *4* — обыкновенный длиннокрыл (*Miniopterus schreibersii*); *5* — большой трубконос (*Murina leucogaster*); *6* — прудовая ночница (*Myotis dasycneme*).

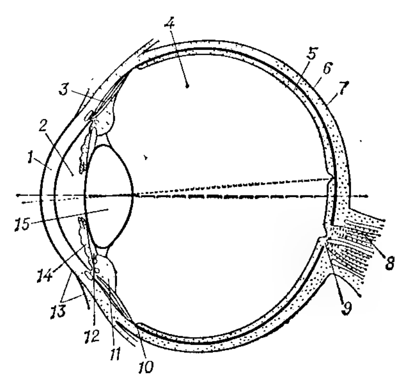
Нек-рые виды совершают дальние сезонные миграции. Многие — синантропы, почти не встречающиеся вне поселений человека. Питаются насекомыми. 5 видов и 3 подвида в Красных книгах МСОП и СССР.

ГЛА́ДЫШ (*Lactarius trivialis*), гриб рода млечник. Шляпка диам. 5—25 см, у молодого гриба с загнутыми краями, затем почти плоская, светло-коричневая или светло-бурая, со слабо заметными концентрич. зонами. Ножка полая, клейкая. Мякоть беловато-жёлтая. Млечный сок белый, на воздухе зеленовато-жёлтый, едкий. Распространён в Евразии, в СССР — в Европ. части, в Сибири, на Д. Востоке. Растёт в еловых и смешанных лесах с августа по октябрь. Употребляется в пищу только в солёном виде.

ГЛА́ДЫШИ, 1) Notonectidae, семейство водных клопов. Дл. 7,5—18 мм. Тело выпуклое сверху, плоское снизу; задние ноги плавательные, на конце уплощены в виде вёсел и усажены волосками. Ок. 200 видов, в СССР — не более 10 видов. Живут в пресных, реже — солоноватых, гл. обр. стоячих водах, плавают спиной книзу. Способны летать. Хищники, нападают на насекомых, мальков рыб, головастиков; нек-рые виды вредят рыбному х-ву. См. рис. 3 в табл. 30 Б. 2) Phalacridae, семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 1,5—4 мм. Тело выпуклое, овальное, блестящее. Св. 300 видов, в СССР — ок. 50. Большинство обитает в соцветиях сложноцветных, нек-рые — в плодовых телах ржавчинных грибов.

ГЛАЗ (oculus), орган зрения у нек-рых беспозвоночных и всех позвоночных. У позвоночных Г. парные, располагаются в глазных впадинах черепа — орбитах и имеют единый план строения: глазное яблоко (соединённое зрит. нервом с головным мозгом), веки, слёзный аппарат и глазодвигательные мышцы. Стенка Г. состоит из 3 следующих одна за другой оболочек, к-рые окружают содержимое глазного яблока. Наружная оболочка, или склера, занимающая ок. 5/6 поверхности Г., в своём переднем отделе соединяется с прозрачной роговицей, образуя роговично-склеральную капсулу Г., выполняющую защитную функцию. Склера сильно истончена в области заднего полюса Г., где она превратилась в решётчатую пластинку, через к-рую проходят волокна зрит. нерва. В передней части склеры, почти на границе перехода её в роговицу, имеется круговой синус (неглубокий желобок), по к-рому оттекает внутриглазная жидкость. Спереди склера покрыта тонкой слизистой оболочкой — конъюнктивой, к-рая кзади переходит на внутр. поверхность век. Роговица по оптич. свойствам наиб. сильная преломляющая среда Г., через неё в Г. проходят лучи света. Непосредственно за роговицей находится передняя камера Г.— пространство, заполненное прозрачной жидкостью, т. н. камерной влагой, к-рая по химич. составу близка к спинномозговой жидкости. Задней стенкой передней камеры является радужная оболочка, в центре к-рой находится зрачок. Радужка имеет губчатую структуру и содержит пигмент, от кол-ва к-рого и толщины оболочки зависит цвет Г. В ней находятся также две мышцы (расширяющая и сужающая зрачок). Радужка переходит в цилиарное, или ресничное, тело, вырабатывающее внутриглазную жидкость, в нём заложена мышца непроизвольного действия, участвующая в аккомодации Г. Плоская часть ресничного тела на уровне т. н. зубчатой линии переходит в сосудистую оболочку, прилегаю-

щую почти ко всей внутр. поверхности склеры, в её сосудах находится ок. 80% крови, попадающей в Г. Радужка, ресничное тело и сосудистая оболочка вместе составляют среднюю оболочку Г. Внутренняя оболочка Г., или сетчатка,— воспринимающий (рецепторный) аппарат Г. включает слой фоторецепторных клеток — палочек и колбочек, осуществляющих восприятие света и цвета. В центре сетчатки находится



Глаз человека (разрез глазного яблока в горизонтальной плоскости, полусхематично): *1* — роговица; *2* — передняя камера; *3* — мышца ресничного тела; *4* — стекловидное тело; *5* — сетчатка; *6* — сосудистая оболочка; *7* — склера; *8* — зрительный нерв; *9* — решётчатая пластина; *10* — зубчатая линия; *11* — ресничное тело; *12* — задняя камера; *13* — конъюнктива; *14* — радужная оболочка; *15* — хрусталик. Штриховой линией обозначена оптическая ось глаза, пунктирной — зрительная.

область жёлтого пятна, к-рая обеспечивает наиб. тонкое и дифференцированное зрение; рядом — место выхода зрит. нерва, образующее диск, из к-рого выходят также артерия и вена. Центральную часть Г. занимают хрусталик (часть диоптрич. аппарата Г.) и стекловидное тело, служащее одной из оптич. преломляющих сред Г. Между передней поверхностью хрусталика и задней поверхностью радужки имеется щелевидное пространство — задняя камера Г., подобно передней она заполнена водянистой влагой. Редуцированные Г. имеются у пещерных форм (напр., протеев), землероев (напр., у кротов они залегают глубоко под кожей, в них отсутствует хрусталик, радужная оболочка и нек-рые слои сетчатки). Сходно с Г. позвоночных построен Г. головоногих моллюсков, развившийся конвергентно с ним. У беспозвоночных (большинство членистоногих) органами зрения служат *фасеточные глаза, глазки*. См. *Зрения органы, Зрение*. См. рис. также в ст. *Аналогия*.

ГЛА́ЗКИ, дорсальные глазки, простые глазки (ocelli), добавочные мелкие (до 0,03 мм в диам.) органы зрения у мечехвостов и насекомых, но единственные — у паукообразных. У мечехвостов их 2 на спинной стороне головогруди, у насекомых обычно 3 на лобной или на теменной части головы, между фасеточными глазами, у паукообразных от 1 до 5 пар на спинной стороне просомы. Г. построены по типу камерного глаза — с единой роговичной линзой, под к-рой расположен слой светочувствит. клеток, погружённый в бокал из пигментных клеток. Г. насекомых характеризуются высокой светосилой, но расфокусированной сетчаткой (что не позволяет воспринимать изображение предметов). Они поддерживают тонус ЦНС в темноте, регулируют фотокинетич. реакции, служат для оценки абс. освещённости и могут влиять на работу фасеточных глаз. Г. нек-рых паукообразных обеспечивают цветовое и предметное зрение. У нек-рых ракообразных имеется непарный Г., напр. у веслоногих и у личинки науплиуса он наз. науплиальным. Г. наз. также красное пятно (стигму), органеллу восприятия света у жгутиковых простейших и одноклеточных подвижных водорослей, а также у зооспор многоклеточных водорослей. В садоводстве Г.— почка, срезаемая с растения привоя и прививаемая на подвой. У картофеля Г.— почки на клубнях. См. также *Глазки Гессе*.

ГЛАЗКИ́ ГЕ́ССЕ (по имени Р. Гессе), светочувствит. клетки в нервной трубке ланцетника. Внутр. конец каждой клетки, на к-ром сосредоточено множество палочек, погружён в чашевидную пигментную клетку, а наруж. конец, продолжающийся в нервный отросток, обращён к свету. Т. о., Г. Г., напоминающие примитивные глазки плоских червей, являются так же, как и парные глаза позвоночных, инвертированными органами зрения. Световые лучи через полупрозрачные ткани животного достигают Г. Г., к-рые улавливают только направление света и интенсивность освещения.

ГЛАЗНИ́ЦА, орбита (orbita), парная, симметричная впадина в черепе позвоночных, в к-рой расположены глаза. Имеет отверстие для вхождения нервов и кровеносных сосудов. В верхнелатеральном углу Г. человека находится слёзная железа.

ГЛАЗНО́Е ДНО (fundus oculi), внутренняя поверхность глазного яблока, выстланная сетчаткой; включает также диск зрительного нерва и сосудистую оболочку.

ГЛАЗОДВИ́ГАТЕЛЬНЫЙ НЕРВ (nervus oculimotorius), III пара *черепномозговых нервов*, двигат. нерв.

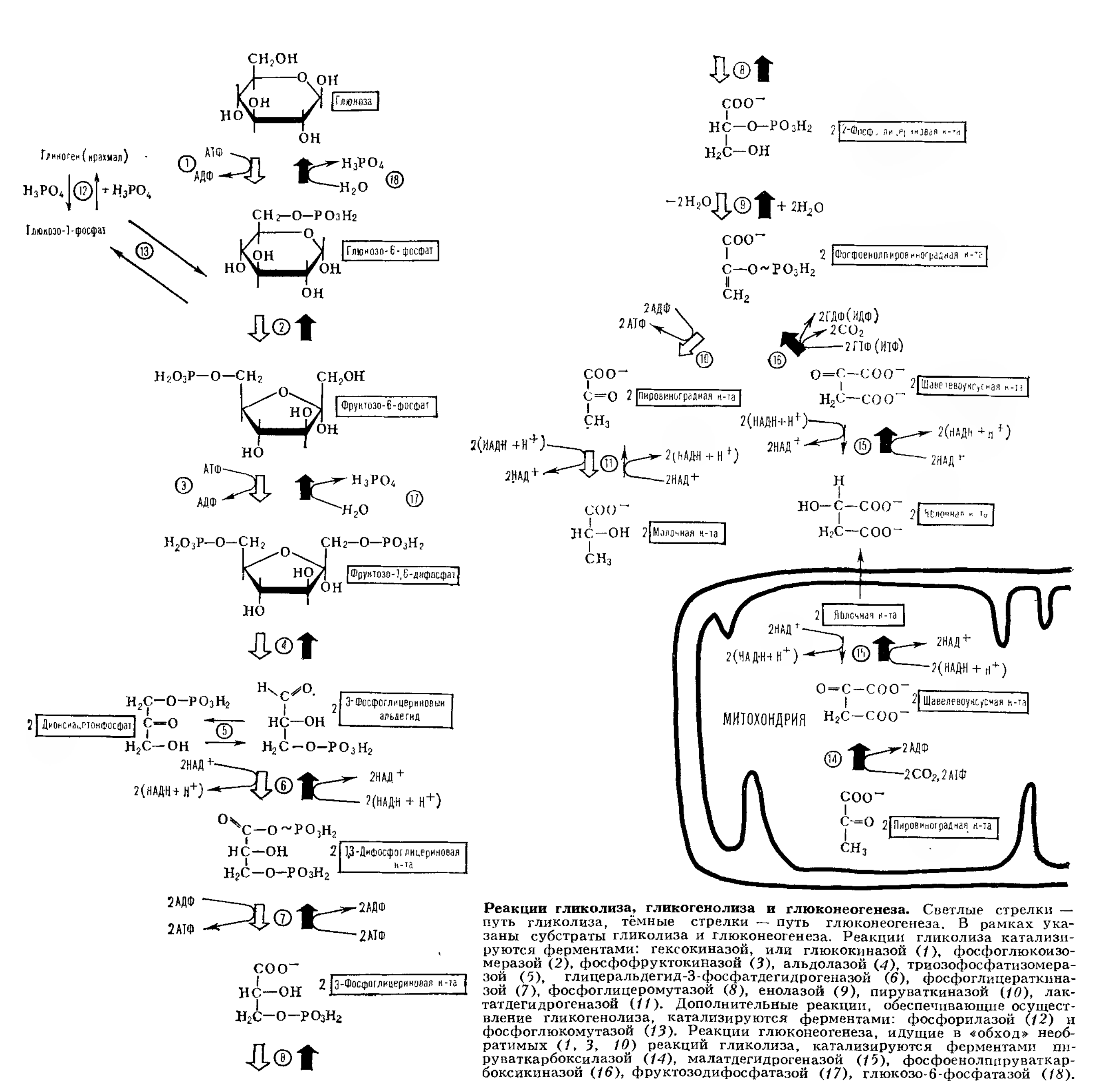
ГЛЕДИ́ЧИЯ (*Gleditsia*), род листопадных деревьев сем. бобовых. Стебли и листья с простыми и ветвистыми колючками. Цветки мелкие, зеленоватые, в укороченных пазушных кистях. Плод — боб с чечевицеобразными семенами. Св. 10 видов, в тропиках и субтропиках обоих полушарий; в СССР в лесах Талыша (Вост. Закавказье) исчезающий вид — Г. каспийская (*G. caspia*), в Красной книге СССР; 7 видов — в культуре. В парках и садах в юж. р-нах СССР разводят сев.-амер. Г. обыкновенную (*G. triacanthos*); размножается семенами, используется для облесения степей. Медонос. Твёрдая древесина Г. идёт на изготовление разл. изделий, шпал, столбов.

ГЛИКОГЕ́Н, разветвлённый полисахарид, молекулы к-рого построены из остатков α-D-глюкозы. Мол. м. 10^5—10^7. Быстро мобилизуемый энергетич. резерв мн. живых организмов, накапливается у позвоночных гл. обр. в печени и мышцах, обнаружен в дрожжах, нек-рых водорослях, грибах, в зерне нек-рых сортов кукурузы. Расщепление Г.— гликогенолиз— осуществляется фосфоролитич. (при действии фосфорилазы) и гидролитич. (при действии амилаз) путями. Продукт фосфоролиза Г.— глюкозо- 1 -фосфат — изомеризуется под действием фосфоглюкомутазы, превращаясь в глюкозо-6-фосфат. В печени позвоночных значит. часть глюкозо-6-фосфата гидролизуется глюкозо-6-фосфатазой с образованием свободной глюкозы, поступающей в кровь.

ГЛИКОЗИ́ДЫ, продукты конденсации циклич. форм моно- или олигосахаридов с разнообразными спиртами, фенолами, меркаптанами, аминами. В образовании гликозидной связи, сопровождающемся отщеплением молекулы воды, участвует полуацетальный гидроксил сахара. В зависимости от природы неуглеводной части Г. (агликона) различают S-, O- и N-Г. Две последние группы Г. наиб. широко распространены в природе, преим. в растениях. Биосинтез Г. протекает под действием гликозилтрансфераз, а гидролиз — под действием специфич. гликозидаз. К Г. относятся мн. физиологически активные вещества, находящие применение в медицине, напр. сердечные Г., нек-рые антибиотики, сапонины, флавоноиды, алкалоиды. Г. рибозы и дезоксирибозы с гетероциклич. азотистыми основаниями в качестве агликона — нуклеозиды — являются компонентами нуклеиновых к-т и ряда коферментов.

ГЛИКОКА́ЛИКС (от греч. glykýs — сладкий и лат. callum — толстая кожа), гликопротеидный комплекс, ассоциированный с наруж. поверхностью плазматич. мембраны в животных клетках. Толщина — неск. десятков нм. В Г. происходит внеклеточное пищеварение, в нём располагаются мн. рецепторы клетки, с его помощью, по-видимому, происходит адгезия клеток.

ГЛИКО́ЛИЗ (от греч. glykýs — сладкий и... *лиз*), путь Эмбдена — Мейергофа — Парнаса, ферментативный анаэробный процесс негидролитич. распада углеводов (гл. обр. глюкозы) до молочной к-ты. Филогенетически наиб. древний путь расщепления глюкозы, широко распространён в природе и играет важную роль в обмене веществ живых организмов. Обеспечивает клетку энергией в условиях недостаточного снабжения кислородом (у облигатных анаэробов Г.—единств. процесс, поставляющий энергию), а в аэробных условиях Г. является стадией, предшествующей дыханию — окислит. распаду углеводов до CO_2 и H_2O. У высших животных, в т. ч. млекопитающих, Г. интенсивно происходит в скелетных мышцах, печени, сердце, эритроцитах, сперматозоидах, эмбриональных и др. растущих (в т. ч. опухолевых) тканях. Ферменты Г. локализованы в растворимой части цитоплазмы клеток. Мн. микроорганизмам свойствен идентичный Г. процесс гомоферментативного молочнокислого брожения. Большинство др. типов сбраживания углеводов являются вариантами Г. На первой стадии Г. (реакции 1—5) происходят превращения фосфорных эфиров сахаров, сопровождающиеся расходованием двух молекул АТФ на одну молекулу глюкозы. Образовавшийся фруктозо-1,6-дифосфат расщепляется на две молекулы 3-фосфоглицеринового альдегида, окислительно-восстановит. превращения к-рого происходят на след. стадии Г. и сопровождаются образованием АТФ. В процессе гликолитич. оксидоредукции (реакции 6, 7) реализуется окисление 3-фосфоглицеринового альдегида до 3-фосфоглицериновой к-ты, сопряжённое с восстановлением НАД и фосфорилированием АДФ на уровне субстрата. В процессе последующего превращения 3-фосфоглицериновой к-ты в пировиноградную к-ту через стадию образования фосфоенолпирувата (реакции 8—10) образуется ещё одна молекула АТФ. При восстановлении пировиноградной к-ты за счёт восстановленного НАД возникает конечный продукт Г.— молочная к-та (реакция 11). Т. о., при распаде одной молекулы глюкозы по

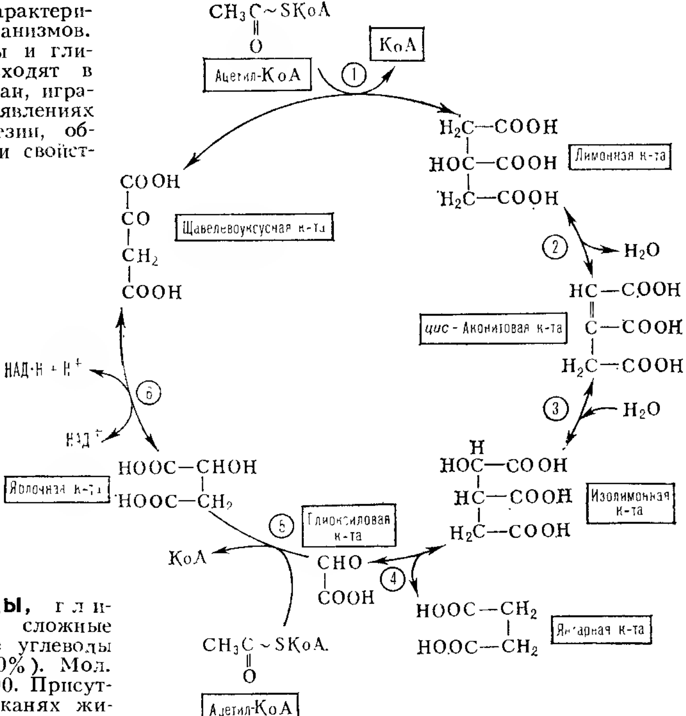


Реакции гликолиза, гликогенолиза и глюконеогенеза. Светлые стрелки — путь гликолиза, тёмные стрелки — путь глюконеогенеза. В рамках указаны субстраты гликолиза и глюконеогенеза. Реакции гликолиза катализируются ферментами: гексокиназой, или глюкокиназой (*1*), фосфоглюкоизомеразой (*2*), фосфофруктокиназой (*3*), альдолазой (*4*), триозофосфатизомеразой (*5*), глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназой (*6*), фосфоглицераткиназой (*7*), фосфоглицеромутазой (*8*), енолазой (*9*), пируваткиназой (*10*), лактатдегидрогеназой (*11*). Дополнительные реакции, обеспечивающие осуществление гликогенолиза, катализируются ферментами: фосфорилазой (*12*) и фосфоглюкомутазой (*13*). Реакции глюконеогенеза, идущие в «обход» необратимых (*1*, *3*, *10*) реакций гликолиза, катализируются ферментами пируваткарбоксилазой (*14*), малатдегидрогеназой (*15*), фосфоенолпируваткарбоксикиназой (*16*), фруктозодифосфатазой (*17*), глюкозо-6-фосфатазой (*18*).

гликолитич. пути образуется две молекулы молочной к-ты и две молекулы АТФ (с учётом АТФ, затраченной на первой стадии Г.). Г. энергетически менее выгоден, чем дыхание, т. к. поставляет ок. 5% энергии, к-рая может быть получена при полном окислении глюкозы до CO_2 и H_2O. Кроме глюкозы в Г. могут вовлекаться др. гексозы (манноза, галактоза, фруктоза), пентозы и глицерин. Субстратом Г. у животных может также служить гликоген (в этом случае процесс наз. гликогенолизом), а у растений — крахмал, глюкозные единицы к-рых вовлекаются в Г. благодаря действию гликогенфосфорилазы (реакция 12) или фосфорилазы крахмала и фосфоглюкомутазы (реакция 13). В процессе гликогенолиза (наиб. интенсивно протекает в мышцах) при распаде одной глюкозной единицы запасается три молекулы АТФ. Все реакции Г., за исключением 1-й, 3-й и 10-й, обратимы; при образовании глюкозы из неуглеводных соединений реализуется обращение обратимых и «обход» необратимых реакций Г. Ключевой стадией, лимитирующей скорость Г., является реакция, катализируемая аллостерическим ферментом фосфофруктокиназой, активность к-рого стимулируется АМФ и АДФ и подавляется АТФ и лимонной к-той. Важную роль в регуляции играют также др. ферменты Г. В присутствии кислорода скорость Г. снижается в связи с началом дыхания (эффект Пастера), это обеспечивает более эффективный механизм образования богатых энергией связей. В опухолевых клетках, безъядерных эритроцитах, эмбриональных и нек-рых др. тканях обнаружен активный Г. в присутствии O_2 (т. н. аэробный Г.).

ГЛИКОЛИПИ́ДЫ, липиды, содержащие углеводный фрагмент. Присутствуют в тканях растений, животных, а также в нек-рых микроорганизмах. В зависимости от структуры липидной части различают нейтральные Г. (моно- и дигликозилдиглицериды, олигосахариды, ацилированные высокомолекулярными разветвлёнными жирными к-тами), **г л и к о с ф и н г о л и п и д ы** (производные сфингозина — ганглиозиды, цереброзиды), **г л и к о ф о с ф о л и п и д ы** (диэфиры фосфорной к-ты). Нейтральные Г. выполняют структурные функции в фотосинтетич. органоидах, определя-

ют серологич. характеристику микроорганизмов. Гликосфинголипиды и гликофосфолипиды входят в состав биол. мембран, играют важную роль в явлениях межклеточной адгезии, обладают иммунными свойствами.



Реакции глиоксилатного цикла катализируются ферментами цитратсинтазой (*1*), аконитазой (*2*, *3*), изоцитратлиазой (*4*), малатсинтазой (*5*), малатдегидрогеназой (*6*). В рамках указаны субстракты цикла.

ГЛИКОПРОТЕЙДЫ, гликопротеины, сложные белки, содержащие углеводы (от долей % до 80%). Мол. м. 15 000—1 000 000. Присутствуют во всех тканях животных, растений и в микроорганизмах. К Г. относятся мн. белки плазмы крови (церулоплазмин, трансферрин, фибриноген, иммуноглобулины и др.), белки секретов слизистых желёз (муцины), опорных тканей (мукоиды), нек-рые ферменты (панкреатическая рибонуклеаза Б), гормоны (эритропоэтин, тиреотропин), структурные белки клеточных мембран. Г., входящие в состав клеточной оболочки, участвуют в ионном обмене клетки, иммунологич. реакциях, в дифференцировке тканей, явлениях межклеточной адгезии и т. д. В крови и тканях антарктич. рыб обнаружены Г.-антифризы, препятствующие образованию кристаллов льда в организме рыб при темп-ре ниже 0 °C.

ГЛИКОФИТЫ, гликофиты (от греч. glykýs — сладкий и ...*фит*), растения незасолённых почв и пресных водоёмов. К Г. относятся мезофиты, гигро- и гидрофиты, нек-рые ксерофиты. Почти все культурные растения — Г. Ср. *Галофиты*.

ГЛИОКСИЛА́ТНЫЙ ЦИКЛ, циклический ферментативный процесс (видоизменённая форма *трикарбоновых кислот цикла*), в к-ром происходят последовательные превращения активной формы уксусной к-ты (ацетил КоА) через стадию образования глиоксиловой к-ты. Обнаружен у микроорганизмов, плесневых грибов, водорослей и высших растений; у животных Г. ц. отсутствует. Г. ц. начинается конденсацией ацетил-КоА с щавелевоуксусной к-той, при этом образуется лимонная к-та, превращающаяся в цис-аконитовую, а затем в изолимонную к-ту (реакции 1—3). Эти стадии Г. ц., а также реакция 6 катализируются ферментами трикарбоновых к-т цикла. Под действием специфичных для Г. ц. ферментов изоцитратлиазы и малатсинтазы происходит расщепление изолимонной к-ты на янтарную и глиоксиловую к-ты (реакция 4) и последующая конденсация глиоксиловой к-ты со второй молекулой ацетил-КоА с образованием яблочной к-ты (реакция 5), к-рая превращается в щавелевоуксусную к-ту (реакция 6), замыкая Г. ц. В результате реакций 4 и 5 осуществляется «обход» окислит. этапов цикла трикарбоновых к-т. Т. о., при каждом обороте в Г. ц. включаются две молекулы ацетил-КоА и образуются одна молекула янтарной к-ты и два атома водорода (в составе восстановленного НАД), окисляющиеся в дыхательной цепи с образованием АТФ. Осн. функция Г. ц. в живых организмах — образование дикарбоновых к-т, необходимых для биосинтетич. процессов. Г. ц. делает возможным рост микроорганизмов в среде, содержащей ацетат (или жирные к-ты, расщепляющиеся о образованием ацетил-КоА) в качестве единств. источника углерода. Г. ц. играет важную роль при прорастании семян масличных растений, обеспечивая превращение запасных жиров в углеводы. В растит. клетках ферменты Г. ц. локализованы в цитоплазматич. органоидах — глиоксисомах.

ГЛИПТОДО́НТЫ (Glyptodontidae), вымершее семейство неполнозубых. Известны из верхнего эоцена — плейстоцена Юж. Америки и позднего плиоцена — плейстоцена Ю. Сев. Америки. Дл. тела до 2 м. Имели сплошной защитный панцирь из сросшихся мелких многоугольных костных пластинок (как у черепах). Конечности короткие, пятипалые, с широкими тупыми когтями. Св. 10 родов. Травоядные животные, зубы с высокой коронкой, трёхлопастной формы. Важны в стратиграфии континентальных отложений Юж. Америки.

ГЛИЦЕРИ́ДЫ, эфиры высших жирных к-т и глицерина, осн. структурный компонент жиров, запасаемых в растит. и животных клетках. В природных источниках, как правило, присутствуют триглицериды, моно- и диглицериды обнаружены в незначит. кол-вах, образование их может быть связано с ферментативным расщеплением триглицеридов.

ГЛИЦЕРИ́Н, $CH_2OHCHOHCH_2OH$, простейший трёхатомный спирт, структурный компонент жиров и др. липидов. В организме образуется как при распаде жиров и глицерофосфолипидов, так и при анаэробном распаде глюкозы, являясь, т. о., связующим звеном жирового и углеводного обмена. Применяют как криопротектор для сохранения живых систем в условиях низких темп-р (Г. ослабляет эффект кристаллизации воды при проникновении в клетку).

ГЛИЦЕРИ́НОВЫЙ АЛЬДЕГИ́Д, моносахарид из группы триоз. Моносахариды, образованные из D-глицеринового альдегида удлинением его цепи со стороны альдегидной группы, принадлежат к D-ряду, а из L-глицеринового альдегида — к L-ряду. 3-фосфоглицериновый альдегид — одно из важнейших промежуточных соединений при гликолизе и анаэробной части фосфоглюконатного (пентозофосфатного) пути превращения глюкозо-6-фосфата.

CHO
H—┼—OH
CH_2OH

D-форма

CHO
HO—┼—H
CH_2OH

L-форма

ГЛИЦИ́Н (сокр. Гли, Gly), аминоуксусная к-та, простейшая, заменимая аминокислота. Входит в состав всех белков, глутатиона, а также муреина клеточных стенок бактерий, встречается в живых организмах в свободном состоянии. Участвует в биосинтезе порфиринов, креатина, пуринов,· источник аминного азота в реакциях переаминирования. Производные Г.— гиппуровая и гликохолевая к-ты, бетаин и др. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

ГЛОБУЛИ́НЫ (от лат. globulus — шарик), глобулярные белки, растворимые в разбавленных растворах солей, к-т и щелочей; слаборастворимы в воде (кроме миозина и нек-рых др.); выпадают в осадок при насыщении раствора сульфатом аммония. Входят в состав растит. и животных тканей (составляют почти половину сывороточных белков крови). Большинство Г.— простые белки, но нек-рые из них связаны с углеводами, липидами (особенно Г. плазмы крови), нуклеиновыми к-тами (нейроглобулин), иодом (тиреоглобулин). Определяют иммунные свойства организма (антитела, комплемент), свёртываемость крови (протромбин, фибриноген и др.), участвуют в транспорте железа (трансферрин, гаптоглобин), меди (церулоплазмин), в регуляции гемопоэза (эритропоэтины) и т. д. См. также *Гаммаглобулины*.

ГЛО́БУЛЯ́РНЫЕ БЕЛКИ́, белки, полипептидные цепи к-рых свёрнуты в компактные сферические или эллипсоидные структуры (глобулы). Важнейшие представители Г. б.— альбумины, глобулины, протамины, гистоны, проламины, глутелины. В отличие от *фибриллярных белков*, играющих гл. обр. опорную или защитную роль в организме, мн. Г. б. выполняют динамич. функции. К Г. б. относятся почти все известные ферменты, антитела, нек-рые гормоны и мн. транспортные белки. Характеристикой формы Г. б. является отношение большой и малой осей эллипсоида, значение к-рого широко варьирует в зависимости от типа белка (напр., для яичного альбумина это соотношение близко к 3, а для зеина кукурузы — к 20). Большинство полярных боковых групп аминокислотных остатков полипептидных цепей Г. б. находится на поверхности глобул в гидратир. состоя-

нии, а гидрофобные группы скрыты внутри глобул, поэтому Г. б. растворимы в полярных растворителях.

ГЛО́ГЕРА ПРА́ВИЛО, закономерность изменения окраски у гомойотермных (теплокровных) животных в связи с изменением климатич. факторов: в пределах одного вида или группы близких видов пигментация выражена сильнее (окраска тёмная и насыщенная) у особей, обитающих в областях с тёплым и влажным климатом, и слабее (окраска светлая, тусклая) — в местностях с холодным и сухим климатом. Предложено в 1833 К. Глогером. Физиол. смысл этого явления не вполне ясен, т. к. Г. п. распространяется даже на виды, ведущие ночной образ жизни.

ГЛОССОПТЕРИ́ДЫ (Glossopteridales), порядок вымерших древовидных или кустарниковых голосеменных растений. Характерны для древнего материка Гондвана. Осн. элемент т. н. глоссоптериевой флоры верхнего палеозоя и, возможно, начала триаса. Листья языковидные (отсюда назв., греч. glóssa — язык), ланцетные, реже перистые, обычно с сетчатым жилкованием. Органы размножения раздельнополые (часто ошибочно их считают обоеполыми), представлены разл. собраниями семезачатков или микроспорангиев, чаще всего прикреплёнными к видоизменённым листьям. Предки и потомки Г. неизвестны.

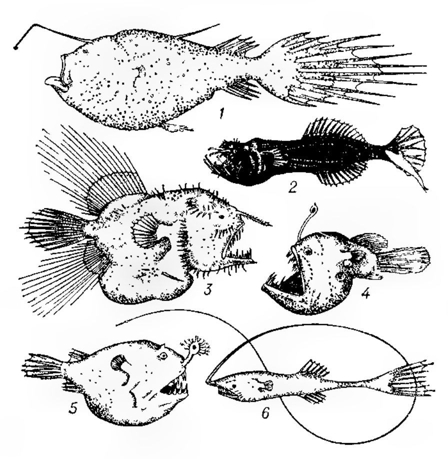
ГЛОТА́НИЕ, сложный рефлекторный акт, в результате к-рого пища переходит из полости рта в пищевод. У позвоночных в акте Г. участвуют мн. мышцы рта, глотки и начала пищевода; их сокращение происходит при раздражении расположенных в слизистой оболочке мягкого неба рецепторных чувствит. окончаний тройничного, верх. и ниж. гортанных и языко-глоточных нервов. Центр Г. находится на дне четвёртого желудочка продолговатого мозга.

ГЛО́ТКА (pharynx), у хордовых животных выстланная производными от энтодермы клетками и расположенная позади ротовой полости часть передней кишки. У зародышей наземных позвоночных в Г. закладываются рудименты жаберных щелей — карманообразные закладки жаберных мешков. Из последней пары жаберных мешков развиваются лёгкие. Производные эпителия Г. — вилочковая и щитовидная железы, ультимобранхиальные тельца, а у наземных позвоночных и околощитовидные железы. У рыб Г. ведёт в пищевод. У наземных позвоночных в Г. раздельно открываются пищевод, гортань и евстахиевы трубы. У млекопитающих в верх. (носоглоточный) отдел Г. открываются хоаны. Отверстие Г., открывающееся в ротовую полость, у млекопитающих наз. зевом. Г. у ч е л о в е к а тянется от основания черепа до 7-го шейного позвонка, где переходит в пищевод (дл. ок. 12 см, наибольшая шир. 5 см). У б е с п о з в о н о ч н ы х ж и в о т н ы х Г. — обособленный мускулистый отдел передней кишки, следующей за ротовой полостью.

ГЛО́ТОЧНЫЕ КАРМА́НЫ, ж а б е р н ы е к а р м а н ы, парные выпячивания боковых стенок глотки, закладывающиеся у всех позвоночных. У круглоротых они преобразуются в жаберные мешки, у рыб и личинок земноводных — в жабры. У амниот Г.к. закладываются на ранних стадиях (у человека на втором месяце развития), из них развиваются барабанные полости, евстахиевы трубы, железы (околощитовидные, вилочковая, ультимобранхиальные тельца) и нёбные миндалины.

ГЛОХИ́ДИЙ (от греч. glōchís — наконечник стрелы, шип), паразитич. личинка пресноводных двустворчатых моллюсков сем. перловиц (Unionidae). Имеет двустворчатую раковину с шипом на брюшном крае каждой створки, сильный мускул-замыкатель, чувствит. щетинки (в пучках) и длинную личиночную нить, выделяемую особой железой. Г. развиваются из яиц, отложенных в жабры материнской особи. Весной Г. выбрасываются в воду и с помощью шипов, а возможно и личиночной (биссусовой) нити, прикрепляются к жабрам, коже рыб, где обрастают эпителием хозяина и питаются осмотически. Через неск. недель, после метаморфоза, молодой моллюск освобождается из цисты и падает на дно. Такой способ развития обеспечивает зоохорное расселение моллюсков. См. рис. 38 в табл. при ст. *Личинка.*

ГЛУБОКОВО́ДНЫЕ УДИ́ЛЬЩИКИ (Ceratioidei), подотряд рыб отряда удильщикообразных. Тело короткое, иногда каплевидное. Резко выражен половой диморфизм по размерам (дл. самок 5—20 см, у нек-рых видов, напр. у церации *Ceratias holboelli*, даже до 120 см,



Глубоководные удильщики: *1* — самка церации *Ceratias holboelli* с паразитическим самцом; *2* — неоцерация *Neoceratias spinifer* с паразитическим самцом; *3* — каулофрина *Caulophryne jordani*; *4* — меланоцет *Melanocetus apogon*; *5* — борофрина *Borophryne apogon*; *6* — гигантактис *Gigantactis macronema.*

дл. самцов 1—4,5 см) и наличию у самок «удочки», а также по развитию органов чувств и зубного аппарата. Кожа обычно голая. Брюшных плавников нет. 11 сем., 40 родов, ок. 120 видов, в океанич. водах на глуб. 1000 м и более. Размножение в тропич. зоне, личинки живут в верх. горизонтах воды; взрослые особи широко разносятся течениями. В СССР Г. у. отмечены в Охотском и Беринговом морях. Самки всех видов — хищники, карликовые самцы питаются планктоном. В 4 семействах взрослые самцы паразитируют на самках. Промыслового значения не имеют.

ГЛУПЫ́Ш (*Fulmarus*), род птиц сем. буревестниковых. Дл. ок. 50 см. Клюв сжатый с боков, массивный. Оперение серое с белым. 2 вида, на С. Атлантич. и Тихого океанов, на З. Сев. Ледовитого ок. и в водах Антарктики. В СССР 1 вид — глупыш (*F. glacialis*). Селится колониями на прибрежных скалах Нов. Земли, Земли Франца-Иосифа и на крайнем С.-В. страны. Гнёзда открытые на уступах скал. В кладке 1 яйцо. Насиживают до 60 сут.

ГЛУТАМИ́Н (сокр. Глн, Gln), L-γ-полуамид-L-глутаминовой к-ты, заменимая аминокислота. В составе белков и в свободном виде встречается в жидкостях и тканях всех живых организмов. Важнейшее соединение азотистого обмена, с помощью к-рого в организме переносятся аминогруппы. Участвует в биосинтезе триптофана (антраниловой к-ты), гистидина, пуринов, гексозаминов, рибофлавина, фолиевой к-ты и др. Служит (вместе с аспарагином) растворимым NH_2-содержащим резервным соединением для синтеза белков у растений. Биосинтез Г. в организме приводит к связыванию (обезвреживанию) свободного аммиака; особую роль этот процесс играет в клетках мозга. См. формулу при ст. *Аминокислоты.*

ГЛУТАМИ́НОВАЯ КИСЛОТА́ (сокр. Глу, Glu), α-аминоглутаровая кислота; L-Г. к. — важнейшая заменимая аминокислота. Входит в состав практически всех природных белков и др. биологически активных веществ (глутатион, фолиевая к-та, фосфатиды). В свободном состоянии присутствует во всех тканях живых организмов, занимает ключевое положение в азотистом обмене. Совокупность обратимых ферментативных реакций переноса аминогрупп в живых организмах (переаминирование) происходит в системе Г. к. — глутамин → α-кетоглутаровая кислота, через к-рую эти процессы связаны с циклом трикарбоновых к-т. Биосинтез Г. к. прямым аминированием α-кетоглутаровой к-ты при участии специфич. ферментов — главный путь ассимиляции аммиака во многих организмах. Г. к. служит донором аминогруппы в реакциях переаминирования α-кетокислот и участвует т. о. в биосинтезе многих заменимых аминокислот. Обратная реакция переаминирования с образованием Г. к. связана с начальной стадией разрушения аминокислот. Переаминированием с оксалоацетатом из Г. к. получается аспартат, связанный с биосинтезом пуринов, а углеродный скелет Г. к. служит основой в биосинтезе пролина и орнитина. В клетках ЦНС Г. к. участвует в переносе ионов K^+ и обезвреживает аммиак, связывая его в глутамин; с помощью декарбоксилазы превращается в γ-аминомасляную к-ту и наряду с ней выполняет функции медиатора в ЦНС. D-Г. к. входит в состав муреина клеточных стенок нек-рых бактерий. См. формулу при ст. *Аминокислоты.*

ГЛУТАТИО́Н, пептид, образованный остатками трёх аминокислот — глутаминовой, цистеина, глицина. Содержится во всех живых организмах. Участвует во мн. окислительно-восстановит. реакциях и обеспечивает функционирование ряда ферментов.

ГЛУТЕЛИ́НЫ, простые белки, содержащиеся в семенах злаков. Растворимы в разбавленных к-тах или щелочах. Богаты глутаминовой к-той и лизином. Запасные белки (напр., глутенин пшеницы, оризенин риса и др.), присутствие к-рых вместе с проламинами характерно для эндосперма семян.

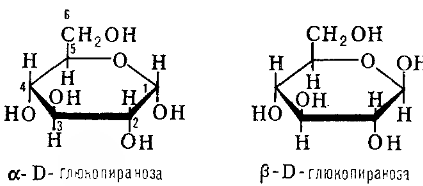
ГЛУХА́РИ (*Tetrao*), род крупных птиц сем. тетеревиных. Во время исполнения токовой песни самец на неск. секунд теряет слух (отсюда назв.). Дл. 56—85 см, масса 4—5,5 кг, иногда до 6,5 кг. 2 вида, в лесной зоне Евразии: глухарь (*T. urogallus*), распространён в лесах СССР от Вост. Карпат до Байкала, каменный Г. (*T. parvirostris*) — от Байкала до Кам-

чатки и Сахалина. Полигамы. Ток на земле и деревьях. Кормятся на земле, зимой на деревьях (хвоя сосны, кедровой сосны, реже ели, почки лиственницы, берёзы и др.). В связи с вырубкой лесных массивов ареал Г. заметно сокращается. Объект охоты. В Дарвинском и Березинском заповедниках Г. разводят в неволе. 1 подвид в Красной книге МСОП. В природе встречается гибрид между глухарём и каменным Г.; народное назв. гибридной особи — межняк.

Глухарь: токующий самец и самка (вверху).

ГЛЮКАГО́Н, белковый гормон, вырабатываемый поджелудочной железой. Одноцепочечный полипептид, содержащий 29 аминокислотных остатков; мол. м. ок. 4000. Вырабатывается в α-клетках островков Лангерганса. Является физиол. антагонистом инсулина, а также стимулятором его секреции. Г. инициирует распад гликогена печени активацией фермента фосфорилазы и тем самым увеличивает концентрацию сахара в крови. При снижении уровня сахара в крови выделение Г. увеличивается, что приводит к восстановлению содержания глюкозы до исходного уровня. Из слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки выделен т. н. кишечный Г.— полипептид с большей молекулярной массой, но по иммунохимич. и биол. свойствам близкий панкреатич. Г. Предполагается, что кишечный Г. почти не обладает гликогенолитическим действием, но имеет ярко выраженный инсулинстимулирующий эффект.

ГЛЮКО́ЗА, виноградный сахар, один из наиб. распространённых моносахаридов группы гексоз, важнейший источник энергии в живых клетках. Существует в двух осн. формах: α — D-глюкопиранозы и β — D-глюкопиранозы.



Входит в состав разл. олигосахаридов (лактозы, мальтозы, сахарозы), мн. полисахаридов (гликогена, крахмала, целлюлозы), нек-рых гликопротеидов и т. д.; в свободном виде Г. содержится в плодах (особенно много Г. в виноградном соке), цветках и др. органах растений, в крови (у человека в норме ок. 100 мг%), лимфе, цереброспинальной жидкости, ткани мозга и т. д. Участвует во мн. реакциях обмена веществ. Распад Г. до пирувата,— по-видимому, универсальный путь высвобождения энергии, часть к-рой аккумулируется богатыми энергией соединениями типа АТФ. Центр. путь синтеза Г. в живых клетках — *глюконеогенез*. У фотосинтезирующих организмов Г. синтезируется из CO_2 и H_2O. Г. применяется в кондитерском произ-ве и в медицине.

ГЛЮКОЗАМИ́Н, аминосахар, производное глюкозы. В свободном виде не встречается. В виде N-ацетил-D-глюкозамина широко распространён в природе: входит в состав олигосахаридов молока, разл. мукополисахаридов, гиалуроновой к-ты, кератосульфатов, ганглиозидов, гликопротеидов сыворотки крови, групповых веществ крови, участвует в построении капсулярных полисахаридов пневмококков, полисахаридов клеточной стенки и тейхоевых к-т ряда бактерий. Полисахарид, содержащий N-ацетил-D глюкозамин — хитин, образует наруж. скелет насекомых и ракообразных. Через N ацетил-D-глюкозамин олигосахариды ряда гликопротеидов присоединены к аспарагиновым остаткам белковой части молекулы.

ГЛЮКОКОРТИКО́ИДЫ, гормоны позвоночных из группы кортикостероидов; вырабатываются корой надпочечников, регуляторы углеводного и белкового обмена. Осн. Г.— гидрокортизон (кортизол) и кортикостерон. Они увеличивают отложение гликогена в печени и повышают концентрацию глюкозы в крови, тормозят синтез белка в лимфоидной ткани, мышцах, соединит. ткани (катаболич. эффект), но стимулируют образование белка в печени (анаболич. эффект). Г. обладают слабо выраженной минералкортикоидной активностью. Секреция Г. надпочечниками увеличивается под влиянием неблагоприятных воздействий (стресс) — т. о. обеспечивается адаптация организма к изменившимся условиям внеш. среды. В больших дозах Г. обладают противовоспалит. и десенсибилизирующим действием, что обусловливает применение Г. и их синтетич. аналогов (преднизолон, триамцинолон, дексаметазон) в качестве противовоспалит. и антиаллергич. средств.

ГЛЮКОНЕОГЕНЕ́З, биохимич. процесс образования глюкозы из неуглеводных предшественников. Общим центр. путём Г. в живых организмах является биосинтез глюкозы из пировиноградной к-ты (пирувата). Общее уравнение Г.: 2 пируват + 4 АТФ + 2 ГТФ (ИТФ) + + 2 НАД·Н + $2H^+$ + $6H_2O$ = глюкоза + + 4 АДФ + 2 ГДФ (ИДФ) + $6H_3PO_4$ + + 2 $НАД^+$. Г. реализуется путём обращения большинства стадий *гликолиза* (реакции 2,4—9, см. на схеме при ст. *Гликолиз*), а 3 необратимые стадии гликолиза (реакции 1, 3, 10) заменены в Г. «обходными» реакциями (14—18), термодинамически выгодными для синтеза. Г. начинается карбоксилированием пирувата в митохондриях с образованием щавелевоуксусной к-ты, к-рая затем восстанавливается в яблочную к-ту. Яблочная к-та выходит из митохондрий и в цитоплазме превращается в щавелевоуксусную к-ту, подвергающуюся декарбоксилированию с образованием фосфоенолпирувата. В обратимых реакциях гликолиза фосфоенолпируват превращается в фруктозо-1-6-дифосфат. Процесс Г. завершается необратимыми «обходными» реакциями гидролиза фруктозо-1,6-дифосфата до фруктозо-6-фосфата и глюкозо-6-фосфата, возникающего при изомеризации фруктозо-6-фосфата, до глюкозы. Г., происходящий у человека и животных гл. обр. в печени и в меньшей степени в почках и слизистой оболочке кишечника, особенно активно идёт при голодании, а также в период восстановления после интенсивной мышечной работы. Важнейшим предшественником углеводов в организме животных служит молочная к-та (лактат), образующаяся при работе мышц в процессе гликолиза и поступающая в печень с током крови (см. *Кори цикл*). Превращение лактата в пируват осуществляется под действием гликолитич. фермента лактатдегидрогеназы. Субстратами Г. могут служить также промежуточные продукты *трикарбоновых кислот цикла*, гликогенные аминокислоты и возникающий при гидролизе нейтральных жиров глицерин. У растений и микроорганизмов субстратом Г. является также ацетил-КоА (или жирные к-ты, расщепляющиеся с образованием ацетил-КоА), вступающий в реакции глиоксилатного цикла. Образование глюкозы у растений происходит также при восстановлении CO_2 в темновой фазе фотосинтеза (цикл Калвина), а у фотосинтезирующих бактерий возможно обращение цикла трикарбоновых к-т и образование фосфоенолпирувата при восстановлении трёх молекул CO_2. Регуляция Г. осуществляется внутриклеточными (соотношением субстратов и промежуточных продуктов Г., аденозинфосфорных к-т и т. д.) и внеклеточными механизмами (доступностью субстратов, гормонами и др.).

ГЛЮКУРО́НОВАЯ КИСЛОТА́, одноосновная гексуроновая к-та, образующаяся из D-глюкозы при окислении её первичной гидроксильной группы. D-Г. к. широко распространена в животном и растит. мире: входит в состав кислых мукополисахаридов, нек-рых бактериальных полисахаридов, тритерпеновых сапонинов, гемицеллюлоз, камедей. Свободная D-Г. к., образующаяся при окислит. расщеплении миоинозита ферментами печени, обнаружена в крови и моче животных в очень небольших кол-вах. В виде гликозидов (глюкуронидов) с мочой выводятся нек-рые продукты обмена веществ, в т. ч. ядовитые (фенол, крезол) и мн. лекарств. вещества. Г. к.— предшественник в биосинтезе аскорбиновой к-ты.

ГНАТОСТОМУЛИ́ДЫ (Gnathostomulida), отряд ресничных червей. Иногда Г. считают классом плоских червей или даже самостоят. типом. Тело вытянутое, дл. до 2 мм, покрыто жгутиковым эпителием. Рот передний. Глотка с парой подвижных хитиновых челюстей. Кишечник мешковидный. Гермафродиты. Половая система простая (без желточников), как у бескишечных турбеллярий. Спермии у части Г. без жгутов. 18 родов, ок. 80 видов, обитают в песке мор. побережий. Г. открыты в сер. 20 в.

ГНЕЗДО́, постройка, устраиваемая животным для выведения потомства, реже — как убежище. Из беспозвоночных наиб. разнообразны Г. у насекомых. Из позвоночных Г. строят нек-рые рыбы (напр., трёхиглая колюшка), земноводные (напр.,

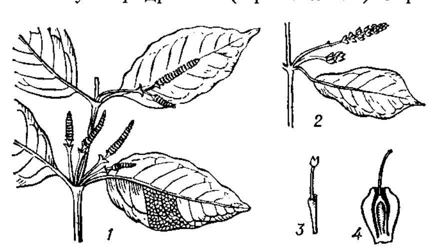
яванская веслоногая лягушка), пресмыкающиеся (напр., ряд черепах и крокодилов заполняют ветками и листьями ямку в песке), большинство птиц (Г. очень разнообразны — от ямки на земле, выстланной травинками, до сложных построек, напр. у ремеза, славки портнихи, африканского общественного ткачика), нек-рые млекопитающие, преим. грызуны (напр., шарообразное Г. мыши-малютки, хатка бобра, гайно белки), а также утконос и человекообразные обезьяны. У ряда птиц (огарь, пеганка и др.) и у мн. млекопитающих (ряд грызунов, напр. сурки, суслики) Г. располагаются в гнездовой камере в норе, у нек-рых (ряд хищных, напр. куница) в дупле. Крупные птицы и мн. млекопитающие используют Г. в течение ряда лет (иногда десятилетий). Мн. животные гнездятся колониально (напр., на птичьих базарах), что даёт ряд преимуществ, напр. при защите от хищников. В СССР гнёзда всех животных, включённых в Красную книгу СССР, находятся под охраной.

ГНЕЗДОВО́Й ПАРАЗИТИ́ЗМ у птиц, специфич. способ заботы о потомстве, при к-ром самка подкладывает оплодотворённые яйца в чужие гнёзда, не насиживает кладку и не кормит птенцов. Г. п. внутри своего вида распространён у гусеобразных (32 вида), но всегда носит эпизодич. характер. При облигатном межвидовом Г. п. самки видов-паразитов вовсе утрачивают родительские инстинкты. К ним относятся 80 видов кукушек, 6 — воловьих птиц, 3 — вдовушек, 6 — медоуказчиков и один вид уток. Число видов-воспитателей, используемых видом-паразитом, варьирует от 130 (обыкновенная кукушка — *Cuculus canorus*) до 1 (аргентинская воловья птица). В последнем случае практически все кладки птицы-воспитателя (крикливая воловья птица) содержали яйца вида-паразита. Кукушки, обитающие в одной местности, часто имеют ряд биол. рас, каждая из к-рых паразитирует на определ. виде горихвосток, трясогузок, мухоловок или др. видов. Окраска яиц гнездового паразита, как правило, соответствует окраске яиц вида-воспитателя. Спустя неск. часов после вылупления кукушонок начинает выбрасывать из гнезда яйца или только что вылупившихся птенцов своих воспитателей. Биол. смысл Г. п. как стратегии размножения состоит в том, что он позволяет откладывать бо́льшее число яиц (у непаразитич. видов кукушек самка откладывает в сделанное ею гнездо от 2 до 7 яиц, у паразитических — до 20).

ГНЕЗДОВЫ́Е КОЛО́НИИ, скопления одного или неск. видов птиц на гнездовье на ограниченных участках (среди скал, на обрыве и пр.). Гнёзда часто расположены вплотную друг к другу. Групповое гнездование обеспечивает птицам большую безопасность. Г. к. характерны для мн. птиц — грачей и ткачиковых (на деревьях близ полей), розовых скворцов (на скалах близ мест, богатых саранчовыми), береговых ласточек, галок, щурок и воробьёв (на обрывах), чаек и крачек (на отмелях или зарастающих озёрах), пингвинов, пеликанов, цапель и др. Особенно больших размеров достигают Г. к. кайр и др. чистиковых на скалах по берегам морей (*птичьи базары*). Г. к. ткачиковых в тропиках или воробьёв в Ср. Азии уничтожают, т. к. птицы повреждают посевы зерновых. Территории мн. Г. к. объявлены заповедными (в СССР — в Астраханском, Черноморском, Кандалакшском заповедниках).

ГНЕ́ТОВЫЕ, гнетопсиды (Gnetopsida), класс голосеменных растений, а также один из порядков и сем. этого класса; произошли, вероятно, от беннеттитовых. Двудомные кустарники, лианы, редко деревья. Листья супротивные, цельные, от крупных, широких до чешуевидных. Дихазиальное ветвление собраний стробилов, похожий на околоцветник покров вокруг стробилов, длинная микропилярная трубка отличают Г. от других совр. голосеменных, а наличие сосудов во вторичной ксилеме — также и от вымерших. Мужские гаметы без жгутиков. 3 порядка (Ephedrales, Welwitschiales, Gnetales), каждый из к-рых включает по одному монотипному семейству: эфедровые (Ephedraceae) с родом эфедра, вельвичиевые (Welwitschiaceae) с родом вельвичия и гнетовые (Gnetaceae) с родом гнетум (*Gnetum*). Всего ок. 70 видов. В роде гнетум б. ч. лианы, редко кустарники или небольшие деревья. Листья широкие, кожистые. Собрания стробилов в виде колосков или ветвистые. Семена с мясистым ярко-розовым покровом, распространяются б. ч. птицами. Ок. 30 видов, во влажных тропич. лесах Юж. и Юго-Вост. Азии, на о-вах Меланезии, на З. тропич. Африки и на С. Юж. Америки. Наиб. известен гнетум гнемон (*G. gnemon*), из коры к-рого (а также др. видов) получают грубое волокно. Семена гнетумов, молодые листья и стробилы употребляют в пищу. Гнетум ула (*G. ula*) даёт пищ. масло.

Гвёзда: *1* — мыши-малютки; *2* — белки; *3* — общественного ткачика (гнездовая колония); *4* — зяблика; *5* — камышевки; *6* — дупло большого пёстрого дятла (в разрезе); *7* — синицы ремеза; *8* — славки-портнихи; *9* — яванской веслоногой лягушки (в разрезе); *10* — трёхиглой колюшки; *11* — термита (Австралия); *12* — шмеля; *13* — осы одинера (в разрезе); *14* — осы эвмена; *15* — обыкновенной осы (частично вскрыто).



Гнетум гнемоновидный (*Gnetum gnemonoides*): *1* — часть ветви с собраниями микростробилов; *2* — то же, с собраниями мегастробилов; *3* — микростробил; *4* — мегастробил в продольном разрезе.

ГНИ́ДЫ, яйца вшей. Покрыты защитной оболочкой с крышечкой сверху (форма крышечки — систематич. признак). У человеческой (платяной) вши, дл. до 1 мм, Г. развиваются при темп-ре 25—37 °С в течение соответственно 16—5 сут. Развитие Г. платяной вши в неснимаемом белье при темп-ре 30—31 °С длится 7—10 сут, в периодически снимаемом — до 6 нед. См. рис. при ст. *Вши*.

ГНИЕ́НИЕ, разложение азотсодержащих органич. соединений (преим. белков) микроорганизмами; играет важную роль в круговороте веществ в природе. В Г. участвуют аэробные, факультативно анаэробные (*Bacillus cereus*, *B. subtilis*, *Proteus vulgaris* и др.) и облигатно анаэробные (*Clostridium putrificum* и др.) бактерии, нек-рые виды микроскопич. грибов. При участии протеолитич. ферментов микроорганизмы расщепляют белки до аминокислот. Дезаминирование и декарбоксилирование аминокислот приводит к образованию NH_3, H_2S, CO_2, органич. к-т, аминов и др. соединений, в числе к-рых имеются ядовитые (кадаверин, путресцин) и неприятно пахнущие (индол, скатол, меркаптаны) вещества. Г. происходит в почве, водоёмах, в кишечном тракте мн. животных и человека (продукты Г. обезвреживаются печенью и частично выводятся почками).

ГНОТОБИО́ТЫ (от греч. gnōtós — известный и bíotos — жизнь), животные, свободные от микроорганизмов; получают и выращивают их в стерильных условиях для эксперим. работы. Г. наз. также стерильных животных, специально заражённых определ. видами микроорганизмов. Впервые идея о возможности жизни без микробов была высказана Л. Пастером в 1885, но лишь в кон. 40-х гг. 20 в. амер. и япон. учёные, разработав полноценные стерильные диеты и аппаратуру, создали искусств. условия для развития и размножения безмикробных животных. Использование Г. (морских свинок, мышей, кроликов и др. лабораторных животных, а также поросят, телят, овец и др.) в разл. областях эксперим. биологии и медицины привело к формированию в 60-х гг. 20 в. самостоят. науч. направления — гнотобиологии. Г. первого поколения получают путём стерильного извлечения плода из матки или путём инкубации обеззараженных яиц насекомых, птиц и др. с последующим выращиванием в спец. изоляторах. Они отличаются от обычных животных (с нормальной микрофлорой) характерными особенностями строения и функциональной активности нек-рых органов и тканей, прежде всего тех, к-рые в естеств. условиях находятся в прямом контакте с микрофлорой. Знание особенностей Г. важно для изучения формирования иммунитета, механизмов взаимодействия микроба (паразита) и организма хозяина, физиологии пищеварения, инфекц. патологии и т. п. в строго контролируемых условиях. Исследования Г. показали, что нормальная жизнедеятельность животных в естеств. условиях возможна лишь при наличии в организме нормальной микрофлоры. Гнотобиол. методы используют в клинич. медицине, микробиологии, иммунологии, вирусологии, паразитологии и др., а также в произ-ве высокоспецифич. диагностич. сывороток и при испытании фармакологич. и биол. препаратов.

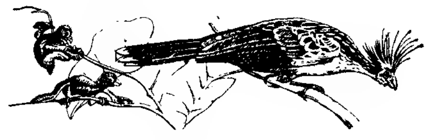
● Чахава О. В., Горская Е. М., Рубан С. З., Микробиологические и иммунологические основы гнотобиологии, М., 1982; Теоретические и практические основы гнотобиологии, М., 1983; Recent Advances in germfree research, Tokyo, 1981, (Proceedings of the 7-th International Symposium on Gnotobiology).

ГНУ (*Connochaetes*), род полорогих. Дл. тела 170—240 см, выс. в холке 90—145 см. Рога у самцов и самок (дл. до 85 см). На передней части тела волосы удлинённые. 2 вида, в Юж. и Юго-Вост. Африке, в травянистых и кустарниковых степях. Держатся небольшими группами. Детёныш 1, реже 2. Малочисленны, сохранились преим. в нац. парках. Белохвостый Г. (*C. gnou*) из Юж. Африки сохранился только в неволе, в Красной книге МСОП, численность начинает расти. См. рис. 12 при ст. *Полорогие*.

ГНУС, совокупность видов кровососущих двукрылых из разных семейств. В состав Г. входят кровососущие комары, мошки, мокрецы, москиты, слепни, мухи-жигалки. Г. встречается повсеместно, исключая высокую Арктику и Антарктиду, наиболее обычен в тундре и лесах. Комплекс видов, объединяемых в Г., меняется в зависимости от географич. положения и характера местности, сезона, времени суток. Рои Г. образуются только самками. Прокалывая хоботком покровы и кровеносный капилляр животного или человека, насекомые вводят в кровь вещества, препятствующие её свёртыванию и вызывающие местные и общие аллергич. реакции организма. Могут переносить возбудителей инфекц. заболеваний. Г. вызывает зуд, болевые ощущения у человека, значительно снижая производительность труда, истощает домашних и диких животных.

ГНЮСООБРА́ЗНЫЕ, электрические скаты (Torpediniformes), отряд хрящевых рыб. Дл. до 1,8 м, масса до 90 кг. Тело уплощённое, как и у др. скатов, но относительно более толстое и округлое, резко отграничено от хвостовой части. От других хрящевых рыб отличаются *электрическими органами*, расположенными по бокам тела (между головой и грудными плавниками) и состоящими из видоизменённой мышечной ткани; масса их до $^1/_6$ массы тела. 3 сем.: гнюсовые (Torpedinidae), нарковые (Narkidae) и темеровые (Temeridae); ок. 10 родов, св. 30 видов, в Атлантич., Тихом и Индийском океанах и в Средиземном м. В водах СССР не встречаются. Семейства различаются по числу спинных плавников (у гнюсовых 2, у нарковых 1, у темеровых их нет). Прибрежные, малоподвижные донные рыбы, редко встречаются в пелагиали. В отличие от др. донных рыб ярко окрашены (на теле чёрные или тёмно-синие пятна). Яйцеживородящие, рождают неск. детёнышей. Питаются беспозвоночными и рыбой, убивая жертву разрядом электрич. тока. Могут быть опасны для человека. См. рис. 6 в табл. 38Б.

ГОАЦИ́Н (*Opisthocomus hoazin*), птица сем. кукушковых. Иногда Г. считают единств. представителем подотр. гоацинов отр. курообразных. Дл. ок. 60 см. Большая часть грудины и грудной мускулатуры Г. редуцирована в связи с наличием большого зоба. Центр тяжести у Г., когда зоб набит пищей, перемещается вперёд, поэтому Г. лазает по веткам, опираясь на них грудью (имеющей мозолистое образование) и цепляясь крыльями за ветви. Летает плохо. Обитает на С.-В. Юж. Америки, в долинах крупных рек и их притоков, в затопленных водой лесах; держится стаями (до 40 особей). В период гнездования Г. небольшими группами строят на ветвях над водой обществ. гнёзда, в кладке 2—4 яйца, насиживают одновременно неск. самок. Птенцы хорошо плавают, у них на крыльях по два хорошо развитых когтя, используемых при лазании по ветвям. Растительноядные, иногда поедают крабов и мелких рыб.



Гоацин с птенцами.

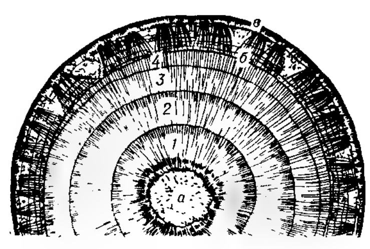
ГОВЕ́НИЯ (*Hovenia*), род древесных растений сем. крушиновых. 3—5 видов, в Юго-Вост. Азии. Наиб. известна Г. сладкая, или конфетное дерево (*H. dulcis*),— листопадное дерево выс. 8—25 м. Листья очередные, яйцевидные или сердцевидно-яйцевидные. Цветки мелкие, белые, ароматные, в пазушных или конечных полузонтиках, опыляются насекомыми. Плод сухой, трёхгнёздный, нераскрывающийся. Распространяются птицами и др. мелкими животными. Плодоножки перед созреванием плодов утолщаются, становятся сочными, сладкими (отсюда назв.). Произрастает в Китае, Японии в субтропич. лесах, среди кустарников на сухих склонах гор (до выс. 1500 м). Культивируется ради съедобных плодоножек и как декоративное в Ю.-В. Азии и в Европе; в СССР — на Черномор. побережье Кавказа и Юж. берегу Крыма. Древесина Г. используется для изготовления муз. инструментов и мебели.

ГОВОРУ́ШКА (*Clitocybe*), род грибов сем. трихоломовых, или рядовковых (Tricholomataceae), порядка агариковых. Шляпка мясистая, выпуклая, у молодого гриба с завёрнутым краем, позднее — плоская или воронковидная. Пластинки нисходящие или приросшие острым концом. Ножка полухрящеватая, часто полая. Ок. 25 съедобных и ядовитых видов. Распространены в Евразии, в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Сибири в лесах разных типов. Из съедобных наиб. известны Г. ворончатая (*C. infundibuliformis*), Г. дымчатая (*C. nebularis*), Г. пахучая (*C. odora*). Г. ворончатая со светло-жёлтой или светло-рыжеватой шляпкой диам. 3—10 см, с тонким, извилистым, неровным краем. Ножка дл. 3—8 см, толщиной 0,5—1 см, ровная, одноцветная со шляпкой, рыхлая, губчатая. Мякоть белая. Растёт в хвойных и листв. лесах с июля по сентябрь. Все Г. имеют характерный запах и вкус.

ГО́ГОЛИ (*Bucephala*), род утиных. Дл. до 45 см. Клюв у основания высокий. 3 вида, в Евразии и Сев. Америке. В СССР — гоголь (*B. clangula*), распространён в лесной зоне от Прибалтики до Сахалина и Камчатки; два других вида — как залётные. Селится на тихих речках и небольших озёрах с лесистыми берегами. Зимует на морях близ побережий. Гнездится в дуплах, иногда в штабелях брёвен или стогах сена, охотно заселяет дуплянки и гнездовые ящики. В кладке 8—12 яиц; птенцы покидают гнёзда через сутки после вылупления. Питается моллюсками и водными насекомыми, к-рых добывает на дне, ныряя на глубину до 4 м. Объект охоты. См. рис. 6 при ст. *Утиные*.

ГОДИ́ЧНЫЕ КО́ЛЬЦА, 1) у растений — зоны прироста древесины, образованные камбием в результате сезонной периодичности его активности. Наиб.

хорошо выражены у древесных растений умеренных и холодных поясов, где соответствуют приросту за один вегетац. период. По числу Г. к. на спиле у основания ствола можно определить возраст дерева. Иногда, однако, образуются т. н. ложные кольца в результате приостановки деятельности камбия при отмирании листьев из-за весенних заморозков или при объедании их гусеницами, с последующим распусканием спящих почек. На основании закономерностей сложения Г. к. (отражающих изменения климатич. условий разных лет) можно реконструировать климаты прошлого и прогнозировать их на будущее (дендроклиматология), устанавливать возраст археологич. находок (дендрохронология). 2) У животных Г. к. — периодически (иногда ежегодно) формирующиеся и длительно сохраняющиеся образования в жёстких структурах организма, позволяющие определять возраст особи. Образуются в результате сезонных изменений темпа роста ткани. Г. к. выявляются либо



Годичные кольца на поперечном разрезе ствола липы: *а* — сердцевина, окружённая первичной ксилемой; *б* — камбий и расположенная кнаружи от него флоэма с волокнами (видны расширяющиеся лучи); *в* — перидерма; цифры обозначают слои прироста вторичной ксилемы.

при непосредств. рассматривании в проходящем или отражённом свете (в плоских костях черепа рыб, земноводных и пресмыкающихся, на чешуе, когтях, раковинах), либо на спилах, шлифах и специально окрашенных тонких срезах (в отолитах, плавниковых лучах и костях рыб, земноводных и пресмыкающихся, в зубах и костях млекопитающих). По числу Г. к. определяют возраст, а по их относит. ширине судят о темпе роста особи. Г. к. сохраняются в ископаемых остатках и могут быть использованы для установления темпа роста и продолжительности жизни вымерших животных.

● Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е., Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости, М., 1967; Битвинскас Т. Т., Дендроклиматические исследования, Л., 1974; Fritts H. C., Tree rings and climate, L. — [a. o.], 1976.

ГОДИЧНЫЕ РИТМЫ, сезонные ритмы, изменения интенсивности и характера биол. процессов и явлений, повторяющиеся с годичной периодичностью; наблюдаются у всех организмов от полярной до тропич. зоны. В значит. степени Г. р. определяются изменениями внеш. условий, среди к-рых осн. сигналом является длина светового дня (см. *Фотопериодизм*). В низких широтах они часто связаны с сезонной неравномерностью выпадения осадков. Годичные колебания биол. процессов охватывают важные и характерные для вида совокупности реакций. Они проявляются, напр., в явлениях миграций и кочёвок, зимней и летней спячки, в разнообразной деятельности по постройке гнёзд, нор и убежищ. Сезонные изменения биохимич. и физиол. функций связаны с явлениями роста, развития и размножения, терморегуляции, двигат. активности и т. д. У мн. растений и животных Г. р. при постоянных условиях стабильны, однако часто устойчивые повторения видоспецифич. явлений и процессов могут отклоняться от годичного периода (см. *Циркадные ритмы*).

ГОЛА́ВЛЬ (*Leuciscus cephalus*), рыба рода ельцов. Дл. до 80 см, масса до 4 кг. Тело удлинённое, с широкой головой (отсюда назв.), грудные плавники оранжевые, брюшные и анальный — красные, хвостовой — тёмный. Обитает в водах Европы и Передней Азии, на Ю. до р. Евфрат. Образует небольшие стаи. Половая зрелость к 4—5 годам. Нерест порционный, на Ю. — в марте, в ср. полосе — с апреля по июнь. Плодовитость 9,7—100 тыс. икринок. Молодь питается зоопланктоном и водорослями, взрослые — бентофаги и хищники. Объект спорт. лова. См. рис. 10 в табл. 33.

ГОЛАНТАРКТИ́ЧЕСКОЕ ФЛОРИСТИ́ЧЕСКОЕ ЦА́РСТВО (Holantarctis), занимает холодные, умеренные и частично субтропич. р-ны Юж. полушария. Кроме Антарктиды (где обитают лишь немногие виды растений), к нему относятся нек-рые о-ва Индийского и Тихого океанов (Фолклендские, или Мальвинские. Кергелен, Нов. Зеландия и др.) и самая юж. часть Юж. Америки (Зап. Патагония, Огненная Земля). Формирование и расцвет флоры Г. ф. ц. приходится на третичный период, когда ныне разрозненные части царства были, вероятно, единой сушей, составлявшей часть *Гондваны*; тогда же в Антарктику проникли представители голарктич. флоры, о чём свидетельствуют хорошо обособленные виды и даже родовые секции калужницы, лютика, барбариса и мн. др. Во время плейстоценовых оледенений нек-рые голантарктич. растения достигли тропиков Юж. Америки (напр., роды *Colobanthus*, *Acaena*, азорелла, распространённые в высокогорьях Анд). С эоцена терр. Антарктики приняла положение, близкое к современному, и её растит. мир сильно обеднел. В совр. флоре на разобщённых территориях имеется 10 небольших монотипных или олиготипных эндемичных семейств, в т. ч. лакторисовые (Lactoridaceae), галофитовые (Halophytaceae), трибелевые (Tribelaceae) и значит. число эндемич. родов. Во всех частях царства много лишайников и мохообразных. Г. ф. ц. разделяется на 4 области: Хуан-Фернандесскую, Чилийско-Патагонскую, Область субантарктич. о-вов, Новозеландскую. См. карту при ст. *Флористическое районирование*.

ГОЛА́РКТИКА (от греч. hólos — весь и arktikós — северный), название *Голарктического флористического царства* и фаунистич. области *Арктогеи*.

ГОЛАРКТИ́ЧЕСКОЕ ФЛОРИСТИ́ЧЕСКОЕ ЦА́РСТВО, Голарктика, (Holarctis), занимает всё внетропич. пространство Сев. полушария. На его долю приходится половина суши Земли (без территорий, покрытых материковыми ледниковыми щитами). В совр. флоре царства насчитывается более 30 эндемичных сем. (в осн. состоящих из одного рода, часто монотипного), в т. ч. гинкговые, головчатотиссовые, эвкомиевые, адоксовые, сусаковые и др. Формирование флоры Г. ф. ц. связано с древним палеоген-неогеновым арктотретичным флористич. комплексом и с третичными флорами Сев. Америки, становление к-рых происходило на терр. *Лавразии*. Система древних мор. бассейнов Тетис ограничивала связи Лавразии с собственно тропич. флорами. Древние черты флор в значит. степени сохранились в юж. частях Г. ф. ц. (р-ны Вост. Азии и Сев. Америки). В осн. биомах (тундры, леса, степи и пр.) в растит. покрове богато представлены сем. сосновых, буковых, берёзовых, ивовых, лютиковых, маревых, осоковых и мн. др., содержащих большое кол-во эндемичных голарктич. родов и множество эндемичных видов. Г. ф. ц. разделяется на 3 подцарства, объединяющие 9 областей.

Бореальное подцарство (4 области), занимает большую часть Г. ф. ц. (Европа без Средиземноморья, внетропич. Азия и Сев. Америка). Характеризуется наиб. богатой флорой, в нём сосредоточено большинство эндемичных семейств царства, а в нек-рых его областях значит. число древних семейств и родов, в т. ч. магнолиевые, гамамелисовые и др. В Вост.-Азиатской области подцарства находится один из центров видообразования высших растений, особенно голосеменных и цветковых.

Древнесредиземноморское подцарство (4 области), занимает Сев. Африку, юг Европы, Переднюю и Среднюю Азию до пустыни Гоби. Флора развивалась на стыке бореальной (осн. кол-во таксонов подцарства) и тропической (напр., лавровые и пальмы) флор; в ней обнаруживаются связи с африканской (в частности, с капской) флорой (представители родов виддрингтония, пеларгония и др.).

Флора Мадреанского подцарства, расположенного на Ю.-З. Сев. Америки и на Мексиканском нагорье, длит. время развивалась изолированно, в нём есть неск. эндемичных семейств — кроссосомовые (Crossosomataceae), фукьериевые (Fouquieriaceae), симмондсиевые (Simmondsiaceae) и птеростемовые (Pterostemonaceae), много эндемичных и почти эндемичных родов (ок. 10%) и видов (ок. 40%). См. карту при ст. *Флористическое районирование*.

ГО́ЛЕНЬ у членистоногих (tibia), членик ноги, проксимальным концом подвижно соединённый с бедром (у насекомых) или с коленным члеником (у паукообразных), а дистальным — с лапкой, обычно членистой. У земноводных и наземных позвоночных Г. (crus) — отдел задней (у человека — нижней) конечности между бедром и стопой. Скелет Г. составляют большеберцовая и малоберцовая кости. См. рис. при ст. *Скелет*.

ГОЛИА́ФЫ (*Goliathus*), род крупных жуков подсем. бронзовок. 5 видов, в лесах тропич. Африки. Личинки развиваются в древесной трухе. Гигантский Г. (*G. gigantheus*) — дл. до 11 см, шир. до 6 см. Тело бархатисто-чёрное с белым, на голове у самца роговидные выросты. См. рис. 34 в табл. 29.

ГОЛОБЛАСТИ́ЧЕСКИЕ Я́ЙЦА (от греч. hólos — полный, весь и ...*бласт*), яйца, претерпевающие полное дробление (ср. *Меробластические яйца*). К Г. я. относят гомолецитальные яйца и часть телолецитальных с не очень большим кол-вом желтка (яйца круглоротых, хрящевых и костных ганоидов, земноводных). См. рис. при ст. *Дробление*.

ГОЛОВА́ (caput), передний или верхний, обособленный от туловища отдел тела подвижных двусторонне симметричных животных. На Г. сосредоточены органы ориентации в пространстве и органы захватывания пищи. Не обособленный, не-

сколько отличающийся строением от остального тела передний конец животного обычно наз. головным концом (напр., у большинства червей). Хорошо дифференцирована Г. у нек рых моллюсков и особенно у членистоногих и позвоночных.

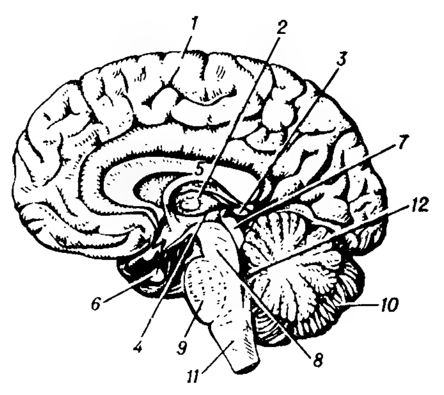
ГОЛОВА́СТИК, личинка бесхвостых земноводных. Развивается из яйца. Живёт в воде, имеет наруж. жабры (2—3 пары), двухкамерное сердце, длинный хвост, служащий для передвижения, орган прилипания, с помощью к-рого Г. прикрепляются к подводным предметам, органы боковой линии. Питается гл. обр. растит. пищей. После 3—4 мес развития происходит метаморфоз Г.: сердце становится трёхкамерным, дыхание лёгочным (жабры редуцируются), хвост исчезает, вырастают задние ноги, к-рые становятся осн. органами движения. Роговой клювик отпадает, рот увеличивается, кишечник укорачивается. Развиваются полость ср. уха и барабанная перепонка, глаза приобретают подвижные веки; органы боковой линии исчезают. По окончании этих изменений на сушу выходит молодое земноводное (напр., лягушонок) с вполне развитыми конечностями наземного позвоночного. См. рис. 42 при ст. *Личинка* и рис. VI при ст. *Метаморфоз*.

ГОЛО́ВКА (capitulum) простое ботрическое соцветие, в к-ром ось укорочена и иногда утолщена (но не плоская, как у корзинки), цветки сидят на коротких цветоножках на верхушке оси. Имеется у клевера, ворсянки и др. См. рис. 6 в табл. 18.

ГОЛОВНЁВЫЕ ГРИБЫ́ (Ustilaginales), порядок базидиальных грибов подкласса телиоспоромицетов (Teliosporomycetidae). Паразиты высших растений, вызывающие у них заболевание, наз. головнёй. Базидия 4-клеточная, вырастающая из покоящейся споры (телиоспоры) — головнёвой споры, или хламидоспоры. Мицелий дикариотический, межклеточный, у большинства видов диффузно пронизывающий весь побег растения-хозяина. В период спороношения мицелий распадается на тёмные споры (телиоспоры, или головнёвые споры), отчего поражённая часть растения выглядит как бы обугленной (отсюда назв. «Г. г.»). Весной споры прорастают на разных частях растения-хозяина, редукционно делятся, образуя промицелий, к-рый рассматривают как базидию с базидиоспорами, имеющими разл. половой знак. Восстановление дикариотич. стадии происходит при копуляции базидиоспор или отпочковавшихся от них клеток. Г. г. поражают все части растения, вызывая гипертрофию растит. тканей. Особенно вредят хлебным злакам. 40—48 родов (в т. ч. устиляго, тиллеция, урощистис и др.), ок. 1000 видов, в СССР известно св. 500. Распространены широко.

● Ульянищев В. И., Определитель головневых грибов СССР, Л., 1968; Каратыгин И. В., Головневые грибы, Л., 1981.

ГОЛОВНО́Й МОЗГ (cephalon), передний отдел центральной нервной системы позвоночных, расположенный в полости черепа; главный регулятор всех жизненных функций организма и материальный субстрат его высшей нервной деятельности. Филогенетически Г. м. — передний конец нервной трубки (см. *Цефализация*), онтогенетически — производное *мозговых пузырей*, полости к-рых развиваются в *желудочки мозга*. Впервые Г. м. обнаруживается у круглоротых (в передней части нервной трубки), у к-рых он подразделяется на 3 отдела — передний, средний и задний мозг. Уже у миног задний мозг в процессе онтогенеза дифференцируется на продолговатый мозг и мозжечок, средний мозг включает высшие зрит. центры, а передний мало дифференцирован и состоит в осн. из обонят. луковиц и долей. У рыб сохраняется тот же план строения Г. м., однако в связи



Головной мозг человека (правая половина, вид слева): *1* — большое полушарие; *2* — зрительный бугор (таламус); *3* — надбугорье (эпиталамус); *4* — подбугорье (гипоталамус); *5* — мозолистое тело; *6* — гипофиз; *7* — четверохолмие; *8* — ножки мозга; *9* — варолиев мост; *10* — мозжечок; *11* — продолговатый мозг; *12* — четвёртый желудочек головного мозга.

с подвижным образом жизни в водной среде у них интенсивно развивается мозжечок. С переходом позвоночных к наземному существованию произошло перераспределение удельной роли осн. отделов Г. м. У земноводных и пресмыкающихся задний мозг занимает незначит. объём, а средний и особенно передний мозг существенно увеличиваются; у земноводных в составе среднего мозга отчётливо выделяется двухолмие, а у пресмыкающихся — четверохолмие; передний мозг дифференцируется на промежуточный и два симметричных полушария конечного мозга, последний в осн. ещё обонятельный, но уже начинает выполнять функции сенсомоторной координации. Далее идут 2 линии прогрессивной эволюции Г. м.: у птиц преим. развитие получают глубокие отделы переднего мозга (базальные ядра), а также мозжечок; у млекопитающих, в связи с развитием коры больших полушарий, резко дифференцируются передний и задний мозг. Т. о., наиб. сложный Г. м. высших позвоночных состоит из 5 осн. отделов: конечного мозга, промежуточного, среднего, заднего (включает варолиев мост и мозжечок) и продолговатого мозга, из к-рых 4 отдела, кроме конечного мозга, составляют ствол мозга, переходящий в спинной мозг. Наиб. высоко развит Г. м. у человека за счёт увеличения массы и усложнения строения коры больших полушарий.

У нек-рых беспозвоночных функции Г. м. выполняет головной ганглий, настолько хорошо развитый у моллюсков и высших насекомых, что его также наз. Г. м. См. также статьи об отделах головного мозга.

● Куффлер С., Николс Дж., От нейрона к мозгу, пер. с англ., М., 1979; Мозг, пер. с англ., М., 1982; Спрингер С., Дейч Г., Левый мозг, правый мозг. Асимметрия мозга, пер. с англ., М., 1983; Бианки В. Л., Асимметрия мозга животных, Л., 1985.

ГОЛОВНО́Й УКАЗА́ТЕЛЬ, головной индекс, в антропологии, отношение наибольшей ширины головы (поперечный диаметр) к наибольшей её длине (продольный диаметр), выраженное в процентах; используют для характеристики формы головы. При Г. у. до 75,9 говорят о длинноголовости (долихокефалии), в пределах от 76,0 до 80,9 — о среднеголовости (мезокефалии), от 81,0 и выше — о короткоголовости (брахикефалии). С помощью Г. у. в пределах больших рас могут быть выделены локальные антропологич. типы. Групповые различия в Г. у. выявляются уже в раннем детском возрасте. Со средневековья, по сравнению с предшествующими эпохами, отмечается повышение Г. у. (брахикефализация); в 1950—70-е гг. в ряде мест вновь отмечено понижение Г. у. (дебрахикефализация). Г. у. не связан с умственными способностями.

ГОЛОВОГРУ́ДЬ, просома (от греч. pró — перед, раньше и *сома*), отдел тела хелицеровых, образующийся в результате слияния головных и грудных сегментов. Головогрудью нередко наз. челюстегрудь или гнатосому высших ракообразных вместе с головой.

ГОЛОВОНО́ГИЕ МОЛЛЮ́СКИ (Cephalopoda), наиболее высокоорганизованный класс мор. моллюсков. Возникли в кембрии предположительно от форм, сходных с ксеноконхиями. Эволюция Г. м. в мезо-кайнозое проходила в конкуренции с рыбами, гл. обр. костистыми, что привело к возникновению конвергентно схожих биол. адаптаций. Тело (дл. от 1 см до 5 м) билатерально симметричное, обычно заметно разделение на туловище и крупную голову. Видоизменённая нога превращена в воронку. Туловище одето мантией, к-рая вместе с конич. воронкой служит осн. пропульсивным органом при реактивном плавании. У многих дополнит. плават. орган — пара плавников на конце или боковых сторонах мантии. Почти у всех вокруг рта венец из 8 рук и (у кальмаров и каракатиц) пары щупалец. Конечности с присосками (у нек-рых кальмаров часть их превращена в крючья). Раковина совр. Г. м.

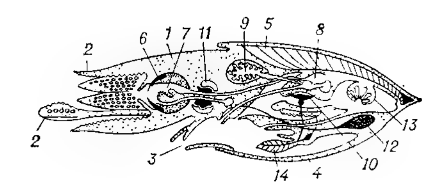
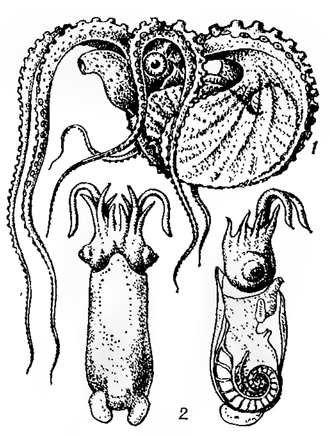


Схема организации головоногого моллюска: *1* — голова; *2* — руки; *3* — воронка; *4* — мантия; *5* — раковина; *6* — челюсти; *7* — радула; *8* — желудок; *9* — печень; *10* — сердце и перикард; *11* — «мозг» и центральная нервная система; *12* — чернильная железа; *13* — гонады; *14* — жабры.

внутренняя (кроме наутилуса), часто редуцирована или отсутствует; у самок аргонавтов имеется особая наруж. раковина для вынашивания яиц. Есть хрящевой «череп». Две толстые роговые челюсти, изогнутые, как клюв попугая, играют осн. роль в захвате и измельчении пищи. Обычно имеется радула, 2 пары слюнных желёз, выделения задней пары могут быть ядовитыми. В заднюю кишку обычно открывается проток чернильного мешка. Мозг сложноустроенный. По бокам головы пара крупных, хорошо развитых глаз. Г. м. способны быстро

изменять окраску тела (защитная реакция). Часто есть органы свечения. Кровеносная система обычно замкнута. Раздельнополые, иногда с резким половым диморфизмом. С помощью своеобразно изменённой руки (гектокотиля) самец переносит сперматофоры в мантийную полость или семяприёмник самки. Обычно размножаются раз в жизни, после чего погибают. Яйца Г. м. крупные, богатые желтком. Вылупляется пелагич. или донная молодь. У мн. видов выражена забота



Головоногие моллюски: *1* — аргонавт (*Argonauta argo*); *2* — спирула (*Spirula*), справа — схема строения.

о потомстве. 7 подклассов, из них 6 включают гл. обр. ископаемые виды (в т. ч. наутилоидеи и вымершие аммониты), 1 современный — двужаберные (Dibranchiata) с 7 отрядами (совр.— кальмары, каракатицы, осьминоги, вампироморфы и вымершие — Aulacoceratida, Phragmoteuthida и белемниты). Ок. 650 видов, в морях и океанах от литорали до ультраабиссали. Наиб. разнообразны и многочисленны в тропич. и умеренно тёплых морях. В СССР более 60 видов, в сев. и дальневост. морях. Пелагические, придонные и донные животные. Хищники, бенто- и планктофаги. Мн. Г. м.— объект промысла; ряд видов — источник фармацевтич. сырья. Объект нейрофизиол. исследований. Биомасса Г. м. в Мировом ок. оценивается в 150—300 млн. т. Мировая добыча — 1,63 млн. т (1983), в т. ч. в СССР св. 56 тыс. т. См. также рис. 29—33 в табл. 31 и рис. 36—39 в табл. 32.

● Акимушкин И. И., Головоногие моллюски морей СССР, М., 1963; Несис К. Н., Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана, М., 1982; его же, Океанические головоногие моллюски. Распространение, жизненные формы, эволюция, М. (в печати). Систематика и экология головоногих моллюсков, Л., 1983.

ГОЛОВОХО́РДОВЫЕ, цефалохордовые (Cephalochordata), подтип хордовых. Мор. плавающие и зарывающиеся в грунт животные. Тело ланцетовидное, сплющенное с боков, с парными (метаплевральными) и непарными плавниками. Хорда вдоль всего тела. Рот окружён усиками (циррами). Анус близ основания хвостового плавника. Большая глотка с эндостилем и многочисл. жаберными щелями, ведущими в околожаберную полость, открывающуюся наружу отверстием — атриопором. Нервная трубка, снабжённая множеством глазков, без мозгового расширения. Кровеносная система замкнутая, с пульсирующей брюшной аортой, воротной системой печени и кювьеровыми протоками. Органы выделения — протонефридии, снабжённые особыми булавовидными клетками — соленоцитами. Раздельнополые. 1 класс — бесчерепные.

ГОЛОГА́МИЯ, хологамия, макрогамия (от греч. hólos — полный, весь или makrós — большой и ...*гамия*), простейшая форма полового процесса у одноклеточных организмов (вольвоксовые водоросли и грибы хитридиомицеты), при к-ром не образуются спец. половые клетки, а происходит слияние двух особей.

ГОЛОГЕНЕ́З, ологенез (от греч. hólos — весь, целый и ...*генез*), автогенетическая телеологическая концепция, согласно к-рой процесс онто- и филогенеза представляет собой единое целое и не зависит от внеш. условий, а полностью определяется внутр. причинами. Разработана Д. Розой в 1918. Согласно Г. видообразование осуществляется путём разделения исходного вида на 2 дочерних вследствие внутр. стремления наследств. основы организмов к раздвоению (подобно делению клеток). Один из видов развивается ускоренно, другой — замедленно, причём именно медленное развитие ведёт к прогрессивным преобразованиям. Отбор элиминирует лишь то, что предопределено к вымиранию. В качестве причины вымирания Г. предполагает исчерпание способности *зародышевой плазмы* к изменениям. См. также *Автогенез*.

● Rosa D., L'Ologénese, P., 1931.

ГОЛОГЛА́ЗЫ (*Ablepharus*), род ящериц сем. сцинков. Тело вальковатое, дл. до 13 см. Конечности 5-палые, слабо развитые. Веки полностью срослись, образовав неподвижное прозрачное окошко (голый глаз). 6 видов, в Юж. Европе, на Кавказе, в Передней и Зап. Азии. Живут гл. обр. на каменистой или песчаной почве. Яйцекладущие. В СССР — 4 вида, в Закавказье и Ср. Азии. Европейский Г. (*A. kitaibelii*) — в Красной книге СССР. См. рис. 18 в табл. 42.

ГОЛОЖА́БЕРНЫЕ (Nudibranchia), отряд заднежаберных моллюсков. Раковина и мантийная полость редуцированы; развиты вторичные жабры (отсюда назв.). Дл. до 20 см. Тело и жабры обычно ярко окрашены. Раковина планктонной личинки часто бывает левозавитой, после метаморфоза отбрасывается. Ок. 40 сем. (200 родов), в морях от литорали до абиссали. В СССР число видов не установлено. Откладывают слизистые яйцевые кладки-шнуры. Хищники. У Г., питающихся кишечнополостными, стрекательные клетки последних, не перевариваясь и не выстреливая, мигрируют по пищеварит. системе в спинные выросты моллюска, где выполняют защитные функции. Обитают на дне, иногда в грунте, редко — планктонные (плавают сами или прикрепляются к плавающим предметам и организмам). Крупные нервные клетки нек-рых Г.— объект нейрофизиол. исследований. См. рис. 13 в табл. 31.

ГОЛОЗО́ЙНЫЙ СПО́СОБ ПИТА́НИЯ (от греч. hólos — весь, целый и zōon — животное), характерное гл. обр. для животных питание посредством захвата твёрдых пищ. частиц внутрь тела организма. Противопоставляется *голофитному способу питания*. Термин применяют преим. по отношению к простейшим.

ГОЛОКРИ́НОВЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от греч. hólos — весь и krínō — выделяю), железы, клетки к-рых (в отличие от клеток *мерокриновых желёз*) при секреции полностью разрушаются и всё их содержимое превращается в секрет. Пополнение убыли клеток происходит путём размножения недифференцир. клеток периферии секреторных отделов желёз. К Г. ж. относятся нек-рые кожные железы: сальные железы млекопитающих, кожные — птиц и пресмыкающихся, зернистые кожные — земноводных.

ГОЛОМЯ́НКОВЫЕ (Comephoridae), семейство рыб отр. скорпенообразных, с единств. родом — голомянки (*Comephorus*). Дл. 13—23 см, масса 15—64 г; тело полупрозрачное, без гребней и шипов на голове. Грудные плавники длинные, брюшных нет. 2 вида: большая голомянка (*C. baicalensis*) и малая голомянка (*C. dybowskii*) — эндемики оз. Байкал. Пелагич. рыбы, обитают на глуб. 100—300 м и более. Живородящие. Спаривание зимой (малая голомянка) или весной (большая голомянка); личинки появляются весной и в начале лета. Число рождаемых личинок у большой голомянки 1,3—4,7 тыс., у малой — 0,4—3,9 тыс. Питаются ракообразными и молодью рыб. Живут 4—7 лет. Оба вида — осн. объект питания байкальского тюленя. См. рис. 21 в табл. 36.

ГО́ЛОС животных, одно из средств биокоммуникации, генерация и передача звуковых сигналов в диапазоне частот 20 Гц — 200 кГц. Г. разделяют на инструментальный и дыхательный. Инструментальный Г.— механические, непроизвольно возникающие звуки, сопутствующие жизнедеятельности животных, а также разл. звуки, произвольно издаваемые при ударах, трении и т. д. Имеется у всех животных, но особенно развит у беспозвоночных (ракообразные, насекомые), у к-рых возникают спец. системы генерации — фрикционные (напр., трение конечности о крыло у саранчи), тимбальные, ударные и др., а также у рыб. Дыхательный Г. характерен для наземных позвоночных и связан с преобразованием части дыхат. системы в спец. голосовой аппарат. В филогенезе наземных позвоночных способность издавать звуки возникала неоднократно и независимо в разных таксонах и развивалась двумя разл. путями. У земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих осн. источником звука является верх. гортань (ларинкс), имеющая парные голосовые связки. У птиц в ниж. части трахеи возникает уникальный голосовой аппарат — ниж. гортань (сиринкс), имеющая два независимых генератора акустич. колебаний — тонкие парные тимпанальные мембраны. Среди совр. земноводных дыхат. Г. имеют бесхвостые (жабы, лягушки), чьи брачные сигналы достигают большой сложности. Пресмыкающиеся в большинстве своём молчаливы (настоящий Г. появляется лишь у нек-рых ящериц, особенно у гекконов, и у крокодилов), однако многим из них свойственны разнообразные инструментальные звуки — шипение, свисты и пр. Развитый голосовой аппарат птиц и плацентарных млекопитающих определил разнообразие звуковой сигнализации, усложнение физич. характеристик Г., появление сложной песни у птиц (см. *Пение птиц*). Наибольшей сложности голосовой аппарат достигает у человека, обладающего самым развитым среди позвоночных Г., с помощью к-рого он может выражать свои ощущения, чувства, мысли (крик, смех, плач, разговорная речь, пение). См. также ст. *Биокоммуникация* и лит. при ней.

ГОЛОСЕМЕННЫ́Е (Pinophyta, или Gymnospermae), наиболее древний отдел семенных растений. Вечнозелёные, реже листопадные деревья или кустарники, редко лианы (гнетум и нек-рые виды эфедры). Форма листьев (в зависимости от класса) сильно варьирует: от пельных — чешуевидных, игольчатых — до дихотомически разветвлённых, двулопастных, перистых и дваждыперистых. Для Г. характерны семязачатки (семяпочки), состоящие из одного мегаспорангия (нуцеллуса) и окружающего его особого защитного покрова (интегумента); семязачатки голые (отсюда назв.), расположены на мегаспорофиллах, собранных в мегастробилы (совокупность мегастробилов наз. шишкой); завязь отсутствует. Микроспоры (пыльца) в пыльниках (микроспорангиях), расположенных на микроспорофиллах, обычно собранных в микростробилы. Муж. гаметофит лишён антеридиев и достигает полного развития на мегаспорангии. Развитие жен. гаметофита, оплодотворение и начальные стадии развития спорофита происходят внутри семязачатка и семени. Размножаются Г. семенами. 4 совр. класса: саговниковые, гнетовые, гинкговые и хвойные. Ок. 600 видов, большинство из них относится к хвойным. Произошли в девоне от древнейших примитивных разноспоровых и древовидных папоротниковидных с вторичной ксилемой. Все Г. имели общее происхождение от предка, характеризующегося разноспоровостью, наличием протостелы (как у нек-рых древнейших семенных папоротников) со слабо развитой вторичной ксилемой и с лестничными трахеидами (сохранились у нек-рых совр. Г.). Видимо, они произошли от одной из боковых ветвей древнейших разноспоровых папоротниковидных. Наибольшее разнообразие форм Г. существовало в мезозое; классы — птеридоспермовые и беннетиттовые вымерли в позднем мелу. См. табл. 12 и 13.

● Тахтаджян А. Л., Голосеменные, в его кн.: Высшие растения, т. 1, М. — Л., 1956, с. 254—425; Жизнь растений, т. 4, М., 1978, с. 257—420.

ГОЛОСОВЫ́Е СВЯ́ЗКИ (plicae vocales), парные эластические складки слизистой оболочки, натянутые в полости гортани и ограничивающие голосовую щель. Есть у многих наземных позвоночных — бесхвостых и нек-рых хвостатых земноводных, нек-рых пресмыкающихся (хамелеоны, гекконы), у большинства млекопитающих (недоразвиты у китообразных и обезьян) и человека. Участвуют в образовании звука. У млекопитающих есть ещё т. н. ложные Г. с. — кармашковые, или желудочковые, связки, расположенные над истинными и обычно не участвующие в образовании звука (но, напр., мурлыканье домашней кошки возникает при их вибрации).

ГОЛОСУ́МЧАТЫЕ ГРИБЫ́ (Hemiascomycetidae), подкласс аскомицетов. У мн. Г. г. таллом представлен одиночными почкующимися или делящимися клетками; у нек-рых имеется слабо развитый мицелий. Аски развиваются на почкующихся клетках или непосредственно на мицелии (без образования плодового тела). 2 порядка — эндомицетовые (Endomycetales), к к-рым относится важная группа дрожжей (сахаромицеты), и тафриновые (Taphrinales). Ок. 350 видов, распространены широко. У эндомицетовых аск развивается без участия аскогенных гиф сразу после слияния гаметангиев, из зиготы. У тафриновых преобладает дикарионтическая стадия развития. Обитают в почве, на поверхности плодов, в истечениях стволов деревьев и на др. субстратах, богатых сахарами, паразитируют на растениях (гл. обр. тафриновые), вызывая гипертрофию тканей.

Голубеобразные: 1 — саджа (*Syrrhaptes paradoxus*); 2 — белобрюхий рябок (*Pterocles alchata*); 3 — белогрудый голубь (*Columba leuconota*); 4 — кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*); 5 — венценосный голубь (*Goura coronata*); 6 — странствующий голубь (*Ectopistes migratorius*); 7 — плодоядный голубь (*Ducula rubricera*); 8 — дронт (додо) (*Raphus cucullatus*).

ГОЛОТУ́РИИ, морские огурцы (Holothuroidea), класс иглокожих. Ископаемые скелетные пластинки Г. известны с девона. Тело б. ч. бочонковидное или червеобразное (дл. от неск. мм до 2 м), у многих с внеш. придатками (щупальца, ножки, папиллы, парус и др.), покрыто мягкой кожей, содержащей микроскопич. скелетные известковые пластинки, или спикулы, реже сплошь покрыто известковыми пластинками. Рот на переднем конце тела, окружён венчиком щупалец. Многие способны выбрасывать наружу внутренности (эвисцерация) или автотомировать заднюю часть тела с последующей регенерацией утраченных органов. 5 совр. отрядов, ок. 1100 видов, в океанах и морях, повсеместно; в СССР — ок. 100 видов, гл. обр. в дальневост. морях. Детритофаги. Размножаются, вымётывая в воду половые продукты; развитие с плавающей личинкой (стадии аурикулярия и долиолярия). Нек-рые вынашивают молодь. Объект промысла и аквакультуры (трепанг). См. рис. 14—16 при ст. *Иглокожие*.

ГОЛОФИ́ТНЫЙ СПО́СОБ ПИТА́НИЯ (от греч. hólos — весь, целый и ...*фит*), характерное для растений и грибов питание без захвата твёрдых пищевых частиц — посредством транспорта растворённых веществ через поверхностные структуры клетки. Противопоставляется *голозойному способу питания*.

ГОЛОЦЕ́Н (от греч. hólos — весь и kainós — новый), последниковая эпоха, совр. геологич. эпоха, составляющая последний, не закончившийся ещё отрезок антропогенового периода. Следует за плейстоценом. Начало Г. совпадает с окончанием последнего материкового оледенения на С. Европы (ок. 10 000 лет назад). В связи с таянием ледников в Г. повышается уровень Мирового ок., и начинается поднятие отд. районов суши в Сев. полушарии (Скандинавия, р-н Гудзонова залива), окончательно формируются совр. очертания суши. Складываются совр. географич. зоны и облик животного и растит. мира. Деятельность человека становится одним из факторов, влияющих на распространение и вымирание животных и растений.

ГОЛУБЕОБРА́ЗНЫЕ (Columbiformes), отряд птиц. Известны начиная с верх. эоцена. Филогенетически, по-видимому, отделились от общего с ржанкообразными ствола, но более специализированы. Зоб хорошо развит. Оперение плотное. У большинства Г. самцы крупнее самок и ярче окрашены. 2 подотряда: голуби (2 сем. — дронтовые и голубиные) и рябки; иногда эти подотряды считают самостоят. отрядами. Распространены в тропич. и умеренных поясах. Преим. растительноядные; древесные или наземные птицы. Моногамы.

ГОЛУБИ́КА, гонобобель (*Vaccinium uliginosum*), растение сем. вересковых. Кустарничек выс. 0,5—1 м, с коричнево-бурой корой. Листья обратнояйцевидные, сверху светло-зелёные, снизу сизые, опадающие на зиму. Цветки кувшинчатые, белые. Ягоды синеватые, с сизым налётом и зеленоватой мякотью. Распространена в холодном и умеренном поясах Евразии и Сев. Америки, в СССР обычна в тайге, тундре и высокогорьях, в хвойных и широколиств. лесах, на болотах. Размножается преим. семенами; имеет эндотрофную микоризу. Ягоды Г. используются в пищу.

ГОЛУБИ́НЫЕ (Columbidae), семейство голубеобразных. Дл. 15—89 см. Тело плотное, шея короткая. Крылья обычно длинные, острые; хорошо летают. Клюв с восковицей у основания. 43 рода, 285 видов. Распространены широко, кроме полярных областей. Мн. виды перелётны. В СССР — 11 видов из 3 родов: голуби (*Columba*) с 6 видами — сизый голубь, вяхирь, клинтух и др.; горлицы (*Streptopelia*) и зелёный голубь (*Sphenurus sieboldi*), видимо, залётный. Гнез-

дятся Г. на деревьях, скалах, в строениях, дуплах; парами, нек-рые — колониями. В кладке обычно 2 яйца. Насиживают самка и самец. Птенцы вылупляются голыми или покрытыми редким волосовидным пухом. У взрослых птиц (и самок и самцов) к концу насиживания внутр. выстилка зоба набухает в виде сот; выстилающий эпителий, постепенно слущиваясь, образует т. н. молочко (белков до 18,6%, жиров до 12,7%, витамины), к-рое отрыгивают в клюв птенцу. Позднее к молочку добавляют растит. корм, размягчённый в зобе. Голубям в высокой степени свойственен хоминг. Сизый голубь — родоначальник многочисл. пород декоративных и почтовых голубей. 6 видов голубей (в т. ч. странствующий Г.) истреблены в историч. время. Белогрудый Г. (*C. leuconota*) — в Красной книге СССР, 16 видов и 9 подвидов — в Красной книге МСОП. См. рис. 3—7 при ст. *Голубеобразные*.

● Goodwin D., Pigeons and doves of the world, L., 1967.

ГОЛУБО́Й БАРА́Н (*Pseudois nayaur*), кукуяман, нахур, млекопитающее сем. полорогих. Дл. тела 110—165 см, выс. в холке 75—90 см. Самцы значительно крупнее самок. У самцов рога дл. до 80 см, у самок до 20 см. Распространён в Китае (Тибет), Непале, Индии (Кашмир); в СССР — в горах Памира (на выс. от 2500 до 5500 м). Гон в октябре — ноябре. Детёныш обычно 1, иногда 2.

ГОЛУБО́Й КИТ, синий кит, блювал (*Balaenoptera musculus*), млекопитающее сем. полосатиков. Крупнейшее животное Земли — дл. до 33 м, масса до 150 т. Тело тёмно-серое с голубоватым оттенком, испещрённое светло-серыми пятнами и мраморным узором. Пластины китового уса смоляно-чёрные, выс. до 1 м, 350—400 пар. Нёбо чёрное. Спинной плавник маленький, расположен в задней четверти тела. Распространён от Арктики до Антарктики. Пища — только планктонные рачки. Половая зрелость наступает в 4—6 лет. Беременность ок. 12 мес. Новорождённый дл. ок. 7 м, массой ок. 2 т. Почти истреблён, промысел запрещён в сев. части Атлантич. ок. с 1960, а в Антарктике с 1965 и в сев. части Тихого ок. с 1966. В Красных книгах МСОП и СССР.

Иногда в отд. вид — карликовый Г. к. (*B. intermedia*) — выделяют более мелкого Г. к., распространённого в Юж. полушарии. См. рис. 2 в табл. 39.

ГОЛУБЯ́НКИ (Lycaenidae), семейство дневных бабочек. Крылья в размахе обычно 20—40 мм. Окраска у самцов голубая (отсюда назв.), синяя, зелёная, оранжево-красная, нередко с металлич. блеском, у самок бурая; реже — одинаковая у обоих полов. Ок. 1000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 200 видов. Гусеницы мокрицевидные, обитают на широколиств. деревьях и кустарниках, травянистых растениях (гречишные, бобовые и др.); иногда встречаются карпофаги. Мн. виды связаны с муравьями (мирмекофилия). У нек-рых, преим. тропич. Г., гусеницы — хищники, поедающие тлей, червецов, личинок муравьёв. Окукливание чаще в почве или в муравейниках. Зимует, как правило, гусеница. В СССР обычны хвостатка берёзовая (*Thecla betulae*), червонец огненный (*Heodes virgaureae*), Г. Икар (*Polyommatus icarus*) и др. 10 видов Г. в Красной книге СССР. См. рис. 14, 14а, 14б в табл. 26.

ГОЛЬЦЫ́, 1) *Salvelinus*, род проходных и пресноводных рыб сем. лососёвых. Сошник короткий. Тёмных пятен на теле нет (за исключением одного амер. вида). Видовой состав рода точно не установлен. Типичный вид — голец (*S. alpinus*)— крупная проходная рыба дл. до 88 см, массой до 15 кг. Распространён циркумполярно по побережьям Евразии и Америки. Биология размножения сходна с настоящим и тихоокеанскими лососями. Половая зрелость на 6—7-м году жизни. Идёт в реки на нерест в июне — сентябре. Нерест в октябре — ноябре. Икра диам. до 5—6 мм. Молодь в возрасте 2—4 лет уходит в море. Питается рыбой и беспозвоночными. Объект промысла. К роду Г. относятся также палии, кунджа и пресноводные жилые формы, населяющие альпийские озёра, басс. оз. Байкал и др. 1 западноевроп. вид в Красной книге МСОП. См. рис. 18—22 в табл. 34. 2) *Noemacheilus*, род рыб сем. вьюновых.

ГОЛЬЯ́НЫ (*Phoxinus*), род пресноводных рыб сем. карповых. Дл. 10—12 (до 20) см. Ок. 10 видов, в пресных водах Европы, Сев. Азии и Сев. Америки; в СССР — 8 видов. Часто встречается обыкновенный Г. (*P. phoxinus*). На брюхе чешуи нет. У молоди вдоль тела чёрная полоска. Половая зрелость наступает в 1—2 года. К моменту нереста у самцов и в меньшей степени у самок появляется брачный наряд. Нерест порционный, с апреля по июнь, в ручьях и мелких реках, на быстром течении. Плодовитость 0,7—1 тыс. икринок. Питаются Г. водорослями, водными беспозвоночными и упавшими в воду насекомыми. 1 североамер. вид в Красной книге МСОП.

ГОМЕО... (от греч. hómoios — подобный, одинаковый), часть сложных слов, соответствующая по значению словам «сходный», «подобный», «тот же» (напр., *гомеостаз*).

ГОМЕОМО́РФИЯ (от *гомео*... и греч. morphḗ — вид, форма), значительное сходство представителей двух или неск. родственных филетич. линий организмов, но не связанных между собой непосредственным родством. Г.— результат *конвергенции*, при к-рой вторичное сходство (аналогия) накладывается на первичное (гомологию). Термин «Г.» часто применяют в палеонтологич. литературе, иногда используют для обозначения сходных, независимо возникающих структур организмов.

ГОМЕОСТА́З, гомеостазис (от *гомео*... и греч. stasis — неподвижность, состояние), способность биол. систем противостоять изменениям и сохранять динамич. относит. постоянство состава и свойств. Термин «Г.» предложил У. Кеннон в 1929 для характеристики состояний и процессов, обеспечивающих устойчивость организма. Однако идея о существовании физиол. механизмов, направленных на поддержание постоянства внутр. среды организма, была высказана ещё во 2-й пол. 19 в. К. Бернаром, к-рый рассматривал стабильность физико-химич. условий во внутр. среде как основу свободы и независимости живых организмов в непрерывно меняющейся внеш. среде. Явления Г. наблюдаются на разных уровнях биол. организации.

Г. физиологический. Возникновение жизни на Земле, появление одноклеточных организмов было связано с формированием и непрестанным поддержанием в клетке в течение всей жизни специфич. физико-химич. условий, отличающихся от условий окружающей среды. У многоклеточных организмов появляется внутр. среда, в к-рой находятся клетки разл. органов и тканей, происходит развитие и совершенствование механизмов Г. В ходе эволюции формируются специализир. органы кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения и др., участвующие в поддержании Г. У мор. беспозвоночных имеются гомеостатич. механизмы стабилизации объёма, ионного состава и pH жидкостей внутр. среды. Для животных, перешедших к жизни в пресных водах и на суше, а также у позвоночных, мигрировавших из пресных вод в море, сформированы механизмы осморегуляции, обеспечивающие постоянство концентрации осмотически активных веществ внутри организма. Наиб. совершенен Г. у млекопитающих, что способствует расширению возможностей их приспособления к окружающей среде. Благодаря Г. обеспечивается постоянство объёма крови (изоволемия) и др. внеклеточных жидкостей, концентрации в них ионов, осмотически активных веществ (изоосмия), постоянство pH крови, состава в ней белков, липидов и углеводов. У птиц и млекопитающих в узких пределах регулируется темп-ра тела (изотермия). Дополнит. физиол. механизмы обеспечивают стабилизацию внутр. среды отд. органов (напр., гематоэнцефалич. и гематоофтальмич. барьеры определяют особые свойства жидкостей, окружающих клетки мозга и глаза).

Г. достигается системой физиол. регуляторных механизмов. Наиб. важную, интегрирующую функцию выполняет ЦНС и особенно кора головного мозга, большое значение имеют влияние симпатич. нервной системы, состояние гипофиза, надпочечников и др. эндокринных желёз, степень развития эффекторных органов. Примером сложной гомеостатич. системы, включающей разл. механизмы регуляции, является система обеспечения оптимального уровня артериального давления, к-рая регулируется по принципу цепных реакций с обратными связями: изменение давления крови воспринимается барорецепторами сосудов, сигнал передаётся в сосудистые центры, изменение состояния к-рых ведёт к изменению тонуса сосудов и сердечной деятельности; одновременно включается система нейрогуморальной регуляции и кровяное давление возвращается к норме.

Нарушения механизмов, лежащих в основе гомеостатич. процессов, рассматриваются как «болезни Г.». С нек-рой условностью к ним можно отнести функц. нарушения нормальной деятельности организма, связанные с вынужденной перестройкой биол. ритмов и т. д. Познание закономерностей Г. человека имеет большое значение для выбора эффективных и рациональных методов лечения мн. заболеваний.

У растений осн. значение для поддержания Г. на клеточном уровне имеют плазмалемма и тонопласт. Первая регулирует приток в клетку питат. ионов и воды из внешней среды и выделение баластных и избыточных ионов H^+, Na^+, Ca^{2+}, второй — поступление в протоплазму запасных субстратов из вакуолей при их недостатке и удаление в вакуоль — при избытке. Стабилизация осмотич. потенциала клеток осуществляется гл. обр. за счёт поддержания определ. внутриклеточной концентрации K^+ и анионов. На тканевом уровне в поддержании Г. участвуют плазмодесмы, к-рые регулируют межклеточные потоки углеводов и др. субстратов.

Г. генетический, или популяционный, способность популяции поддерживать относит. стабильность и целостность генотипич. структуры в изменяющихся условиях среды. Достигается посредством сохранения генетич. равновесия частоты аллелей при свободном скрещивании особей в популяциях путём поддержания гетерозиготности и полиморфизма, определ. темпа и направления мутационного процесса. Изучение Г.— актуальная задача при исследовании закономерностей микроэволюции. Г. развития — способность данного генотипа создавать определ. фенотип в широком диапазоне условий.

Понятие «Г.» широко используется в экологии при характеристике состояния экосистем и их устойчивости. Благодаря Г. поддерживается постоянство видового состава и численности особей в биоценозах.

● Гомеостаз, 2 изд., М., 1981; Зотиков Е. А., Антигенные системы человека и гомеостаз, М., 1982; Логинов А. А., Гомеостаз. Философские и общебиологические аспекты, Минск, 1979; Механизмы гормональных регуляций и роль обратных связей в явлениях развития и гомеостаза, М., 1981; Росин Я. А., Регуляция функций, М., 1984.

ГОМИНИДЫ (Hominidae), самое высокоорганизованное семейство человекообразных обезьян. Включает современного человека, его предшественников — палеоантропов и архантропов, а также, по мнению большинства учёных,— австралопитековых. Нек-рые учёные ограничивают сем. Г. лишь собственно людьми, начиная с архантропов. Сторонники расширит. трактовки семейства включают в него 2 подсемейства — австралопитековые и собственно люди (*Homininae*) с 1 родом человек (*Homo*) и 2 видами — человек прямоходящий (*H. erectus*) и человек разумный (*H. sapiens*). По мнению мн. авторов, *H. sapiens* разделяется на 2 подвида — неандерталец (*H. s. neanderthalensis*) и современный человек (*H. s. sapiens*). Нек-рые исследователи к роду *Homo* относят как отдельные виды питекантропа, неандертальца и современного человека. По господствующему представлению о происхождении Г.— они ветвь высших приматов, к-рая после отделения её от общего с понгидами ствола привела к возникновению *H. sapiens*. Одной из ключевых проблем происхождения семейства является вопрос о времени дивергенции от общего исходного предка гоминидной и понгидной ветвей эволюции. По биохимич. данным (исследования ДНК, белков и т. д.), эти две ветви разделились не ранее 4—5 млн. лет тому назад. Однако данные палеонтологии (костные остатки ископаемых высших приматов) свидетельствуют в пользу гораздо более раннего расхождения гоминид и понгид (15—20 млн. лет тому назад, в эпоху среднего или даже нижнего миоцена) от исходной предковой группы — дриопитеков, костные остатки к-рых обнаружены в Африке (где, по-видимому, произошли решающие события в эволюции Г.), Азии и Европе. См. также *Антропогенез*, *Человек*.

● Урысон М. И., Истоки семейства гоминид и филогенетическая дифференциация высших приматов, в кн.: Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация, М., 1972.

ГОМО... (от греч. homós — равный, одинаковый, взаимный, общий), часть сложных слов, обозначающая равенство, однородность, единство, напр. *гомология*, *гомостилия*.

ГОМОГАМЕ́ТНОСТЬ (от *гомо...* и *гамета*), характеристика организма (или группы организмов), имеющего в хромосомном наборе пару или неск. пар гомологичных половых хромосом и вследствие этого образующих одинаковые по набору хромосом гаметы. Пол, представленный такими особями, наз. гомогаметным. При хромосомном определении пола Г. особей одного пола существует в неразрывной связи с *гетерогаметностью* особей другого пола, обеспечивая нормальное (1 : 1) соотношение особей разного пола. У млекопитающих, рыб и нек-рых видов растений (конопля, хмель, щавель) Г. характерна для женского пола, а у птиц, бабочек и нек-рых видов земляники — для мужского. См. также *Пол*. *Половые хромосомы*.

ГОМОДИНАМИ́Я (от *гомо...* и греч. dýnamis — сила, значение), сериальная гомология, взаимное соответствие метамерных структур и органов в организме, напр. позвонков или спинномозговых нервов; одна из форм общей *гомологии*. Термин «Г.» введён Э. Геккелем (1866).

ГОМОЗИГО́ТА (от *гомо...* и *зигота*), диплоидная или полиплоидная клетка (особь), гомологичные хромосомы к-рой несут идентичные аллели того или иного гена. Термин «гомозиготный» введён У. Бэтсоном в 1902 для обозначения наследственно однородных организмов, в потомстве к-рых не происходит расщепления признаков. Получают Г., как правило, с помощью инбридинга той или иной степени. Самооплодотворяющиеся организмы практически гомозиготны. Наиб. просто выделять Г. по рецессивным аллелям, т. к. гомозиготное состояние приводит к проявлению в структуре и функции организма (его фенотипе) рецессивных аллелей. Наличие Г. по разл. аллелям гена — одно из условий строгого гибридологич. анализа признака, контролируемого данным геном. Для поддержания разл. форм организмов в генетич. коллекциях, сохранения определ. характеристик линий, сортов и пород также необходима гомозиготность по аллелям, определяющим эти характеристики. Гомозиготные формы (линии) используют для решения ряда теоретич. вопросов наследственности и изменчивости (доминантность, кроссинговер, мутации и др.), в с.-х. производстве — для получения эффекта гетерозиса. Термин «Г.» применяют не только по отношению к генам, но и по отношению к хромосомным перестройкам (говорят о Г. по инверсиям, транслокациям и т. п.).

ГОМОЙОЛО́ГИЯ (от греч. hómoios — подобный), сходство гомологичных органов, вторично усиленное приспособлениями к сходным функциям, независимо приобретёнными в ходе параллельной эволюции родств. групп организмов. Т. о., Г. представляет собой *аналогию* гомологичных органов. Термин «Г.» введён Л. Плате (1922). При Г. сходство органов бывает очень близким, но оно лишь отчасти унаследовано от общих предков, а в значит. степени развилось вторично. Напр., таково сходство резцов у грызунов и зайцеобразных — эти зубы увеличены, имеют характерную долотообразную форму, постоянно растут и способны к самозатачиванию.

ГОМОЙОСМОТИ́ЧЕСКИЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от греч. hómoios — подобный и ōsmós — толчок, давление), организмы, способные поддерживать постоянство концентрации осмотически активных веществ во внеклеточных жидкостях и внутри клеток (все пресноводные, земноводные и наземные существа, мор. позвоночные, кроме миксин). Гомойосмотичность поддерживается системой *осморегуляции*. У Г. ж. в широких пределах колебаний солёности внеш. среды или водного баланса создаются благоприятные условия для разл. физиол. процессов, к-рые происходят на фоне неизменной осмотич. концентрации внеклеточной жидкости и внутри клеток. Пресноводные беспозвоночные поддерживают более высокое по сравнению с внеш. средой осмотич. давление, выводя избыточную воду из организмов с помощью выделит. органов. Морские костистые рыбы сохраняют более низкое по сравнению с внеш. средой осмотич. давление крови и тканевой жидкости, выделяя с мочой относительно небольшое кол-во воды, а через жабры — избыточное кол-во ионов натрия и хлора. Пресноводные костистые рыбы удерживают более высокое по сравнению с внеш. средой осмотич. давление, выделяя гипоосмотич. мочу, а спец. клетки в жабрах поглощают ионы натрия и хлора. Нек-рые животные, напр. рачки-бокоплавы, гомойосмотичны при понижении солёности мор. воды и пойкилосмотичны при её повышении. Ср. *Пойкилосмотические животные*.

ГОМОЙОТЕ́РМНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от греч. hómoios — подобный и thérmē — тепло), теплокровные животные, поддерживают внутреннюю темп-ру тела на относительно постоянном уровне независимо от темп-ры окружающей среды. К Г. ж. относятся птицы и млекопитающие. Гомойотермность обеспечивается механизмами *терморегуляции*. Ср. *Пойкилотермные животные*.

ГОМОЛЕЦИТА́ЛЬНЫЕ Я́ЙЦА (от *гомо...* и греч. lékithos — желток), изолецитальные яйца, в их цитоплазме желточные включения распределены б. или м. равномерно. Обычно Г. я. содержат мало желтка (олиголецитальные) — у мн. беспозвоночных, ланцетника, млекопитающих. По типу дробления (полное), относятся к голобластич. яйцам. См. рис. при ст. *Дробление*.

ГОМОЛОГИ́ЧЕСКИХ РЯДО́В НАСЛЕ́ДСТВЕННОЙ ИЗМЕ́НЧИВОСТИ ЗАКО́Н, устанавливает параллелизм в наследств. изменчивости организмов. Сформулирован Н. И. Вавиловым в 1920. Изучая изменчивость признаков у видов и родов злаков и др. семейств, Н. И. Вавилов обнаружил, что: «1. Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее тождество в рядах их изменчивости. 2. Целые семейства растений в общем характеризуются определённым циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство».

Хотя исходно закон касался изменчивости у растений, Н. И. Вавилов указывал на применимость его к животным. Теоретич. основой гомологии рядов фенотипич. изменчивости у близких таксономич. групп является представление о единстве их происхождения путём дивергенции под действием естеств. отбора. Поскольку общие предки существующих ныне видов обладали определ., специфич. набором генов, то и их потомки должны обладать, за небольшими исключениями, таким же набором генов. Учитывая, что каждый ген может мутировать в разных

направлениях (множеств. аллелизм) и что мутационный процесс имеет ненаправленный характер, естественно предполагать, что спектр изменений одинаковых генов у особей близких видов будет сходным. Т. о., в основе закона гомологич. рядов (З. г. р.) лежит параллелизм генотипич. изменчивости у особей со сходным набором генов. Являясь теоретич. основой сравнительной генетики, закон объясняет полиморфность видов и, т. о., обосновывает целостность вида, несмотря на существование в его пределах морфологически чётко различающихся форм. С др. стороны, закон вносит ясность в явление фенотипич. «однородности» мн. видов, к рая может быть связана с их гетерозиготностью и явлением доминирования, что и выявляется при инбридинге.

З. г. р., отражая общую закономерность мутационного процесса и формообразования организмов, является биол. основой методов целенаправленного получения нужных наследств. изменений. Он указывает селекционерам направления искусств. отбора, или, как писал Н. И. Вавилов, «что следует искать», причём методы поиска могут быть разными: от нахождения нужных форм в природе или выявления их при инбридинге до получения этих форм с использованием мутагенов. Биохимич. механизмы З. г. р. широко изучаются на разных объектах — от изменений метаболизма бактерий в процессах микробиол. синтеза до наследств. заболеваний человека.

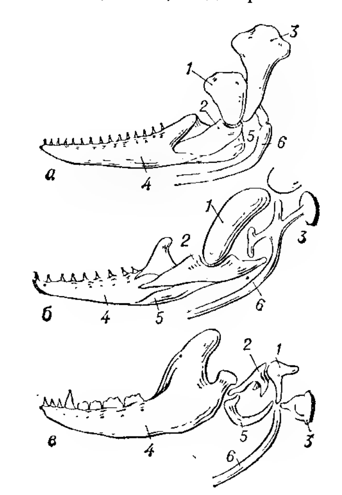
● Вавилов Н. И., Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, в сб.: Классики советской генетики, Л., 1968; Медников Б. М., Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, в кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения, Л., 1981.

ГОМОЛОГИ́ЧНЫЕ ХРОМОСО́МЫ, содержат одинаковый набор генов, сходны по морфологич. признакам, конъюгируют в профазе мейоза. В диплоидном наборе хромосом каждая пара хромосом представлена двумя Г. х., к-рые могут различаться аллелями содержащихся в них генов и обмениваться участками в процессе кроссинговера.

ГОМОЛО́ГИЯ (от греч. homología — соответствие, согласие), соответствие органов у организмов разных видов, обусловленное их филогенетич. родством. Первичное морфологич. сходство гомологичных органов может быть в той или иной степени вторично затемнено различиями, приобретёнными в ходе *дивергенции*. Напр., слуховые косточки среднего уха млекопитающих (стремечко, наковальня и молоточек) гомологичны соответственно гиомандибулярному элементу подъязычной дуги, квадратной и сочленовной костям челюстной дуги висцерального черепа низших позвоночных. Г. как сходство, основанное на родстве, противостоит *аналогии*. Определение Г. и её противопоставление аналогии были введены Р. Оуэном (1843). Эволюц. смысл явлений Г. стал понятен после создания Ч. Дарвином (1859) теории естеств. отбора. Для доказательства Г. органов у разных видов необходимо наличие 3 критериев: сходство морфологич. плана строения органов; сходство их положения в организме по отношению к другим органам; сходство их морфогенеза.

В 20 в. термин «Г.» стали использовать также для обозначения соответствия генетич. структур (Г. генов) и процессов морфогенеза, ведущих к формированию гомологичных органов. Однако у отдалённо родственных видов между Г. генов и Г. органов нет простого соответствия, т. к. сложные фенотипич. признаки контролируются не одним, а мн. генами, взаимодействующими в процессах морфогенеза, и изменения одних генов могут быть компенсированы воздействием других. Поэтому Г. генов и Г. фенотипич. признаков являются самостоятельными (хотя и находящимися в сложной взаимосвязи) категориями.

К. Гегенбаур (1898) назвал Г. органов у разных видов «частной Г.», противопоставив её «общей Г.», под к-рой понимается соответствие структур, возникающих из сходных эмбриональных зачатков и занимающих сходное положение по отношению к оси (или плоскости) симметрии в одном и том же организме (напр., конечности и их элементы). Выделяют 3 формы общей Г.— *гомодинамию*, *гомономию* и *гомотипию*.



Гомология слуховых косточек среднего уха млекопитающего (*в*) костям висцерального черепа костной рыбы (*а*) и пресмыкающегося (*б*): *1* — квадратная кость (наковальня млекопитающих); *2* — сочленовная кость (молоточек млекопитающих); *3* — гиомандибулярная кость (стремечко наземных позвоночных); *4* — зубная кость; *5* — угловая кость (барабанная кость млекопитающих); *6* — гиоид.

● Гиляров М. С., Современные представления о гомологии, «Успехи совр. биологии», 1964, т. 57, в. 2; Бляхер Л. Я., Аналогия и гомология, в сб.: Идея развития в биологии, М., 1965.

ГОМОНО́МИЯ (от *гомо...* и греч. nómos — закон), 1) сходство структур, к-рые располагаются по радиусам органов, построенных по принципу лучевой симметрии, напр. пальцы конечностей позвоночных, радиусы и интеррадиусы тела иглокожих и т. п.; одна из форм общей *гомологии*. Термин «Г.» в этом смысле впервые использовал Э. Геккель (1866). 2) Г., или гомономная метамерия, примитивная форма метамерии, при к-рой разные метамеры сходны друг с другом по своим структурным и функц. особенностям. Напр., у низших кольчатых червей в сегментах тела повторяются внутр. органы (ганглии, нефридии), наруж. придатки (параподии) и др. В ходе эволюции гомономная метамерия в результате дифференциации может преобразоваться в гетерономную (см. *Гетерономия*).

ГОМОСЕРИ́Н, α-амино γ-оксимасляная кислота, $HOCH_2CH_2\ CH(NH_2)COOH$, природная аминокислота. Важное промежуточное соединение в обмене, в т. ч. в биосинтезе, незаменимых аминокислот треонина и метионина. Углеродная цепь гомосерина образуется у растений и микроорганизмов из аспартата в результате реакций, к-рые в организме млекопитающих отсутствуют.

ГОМОСТИЛИ́Я (от *гомо...* и *...стилия*), равностолбчатость, одинаковая длина столбиков и тычиночных нитей в цветках, свойственна большинству цветковых растений. Ср. *Гетеростилия*.

ГОМОТАЛЛИ́ЗМ (от *гомо...* и греч. thallós — ветвь, отпрыск), обоеполость у нек-рых грибов и водорослей, при к-рой к слиянию (копуляции) способны гаметы, происходящие из одного таллома (из одной клетки). Такие виды наз. гомоталличными. Ср. *Гетероталлизм*.

ГОМОТИ́ПИЯ (от *гомо...* и греч. týpos — отпечаток), сходство у билатерально симметричных организмов симметрично расположенных структур и органов, напр. левые и правые конечности соотв. пар, левый и правый глаза; одна из форм общей *гомологии*. Термин «Г.» в этом смысле впервые применил Э. Геккель (1866). До Геккеля Р. Оуэн (1843) использовал этот термин для обозначения другой формы гомологии, ныне наз. *гомодинамией*.

ГОМОЦИСТЕИ́Н, α-амино γ-тиомасляная кислота, $HS(CH_2)_2CH(NH_2)COOH$, природная аминокислота. В белках не встречается. Промежуточное соединение в обмене (в т. ч. биосинтезе) серусодержащих аминокислот.

ГОМУ́НКУЛУС (от лат. homunculus — человечек), по представлениям ср.-век. естествоиспытателей, некое существо, подобное человеку, к-рое якобы можно получить искусственно. В 17 в. считали, что Г. заключён в человеческом сперматозоиде и при его попадании в организм матери лишь увеличивается в размерах. См. также *Анималькулизм*, *Преформизм*.

ГОМФ (от греч. gómphos — гвоздь), орган прикрепления таллома листоватых лишайников к субстрату; имеет вид короткой толстой ножки, отходящей от центр. части таллома. Образован гифами гриба, снаружи покрыт коровым слоем.

ГОН, одна из форм брачного поведения млекопитающих. Г. проявляется сезонно, во время брачного периода. Физиол. основа Г.— сезонная активность гонад: гормоны стимулируют животных к «ухаживанию» (самцы) и спариванию. Г. проявляется у конкретных особей на протяжении течки самок; если оплодотворения не произошло, то течка может повториться. Период Г. в популяции зависит от разброса сроков течки отд. самок и может продолжаться от 1—2 (волки, нек-рые копытные) до 4—5 мес (многие мелкие грызуны и др.), соответствуя продолжительности брачного периода. Во время Г. животные беспокойны, самцы проявляют специфич. формы поведения, привлекающие самок и стимулирующие их половую активность (рёв оленей). Мн. млекопитающие в период Г. особенно активно защищают свою территорию; у ряда видов (особенно полигамных) самцы дерутся за обладание самками (копытные, ластоногие и др.).

ГОНАДОТРОПИ́НЫ, гонадотропные гормоны (от *гонады* и греч. trópos — направление), гормоны, регулирующие эндокринную функцию половых желёз позвоночных; вырабатываются аденогипофизом (лютропин, фоллитропин, пролактин), а также плацентой (хорионический Г.). Гипофизарные Г. сти-

мулируют у самок созревание яйцеклеток, овуляцию, образование жёлтого тела (у млекопитающих) и секрецию эстрогенов; у самцов усиливают сперматогенез, рост интерстициальных клеток и секрецию тестостерона. Хорионич. Г. дополняет действие гипофизарных Г., однако он не способен предупредить атрофию яичников у животных после гипофизэктомии.

ГОНА́ДЫ (от греч. gonē — порождающее, gonáo — порождаю), половые железы, органы, образующие половые клетки (яйца и сперматозоиды) и половые гормоны у животных и человека. Мужские Г.— семенники, женские — яичники, у гермафродитных животных, напр. у плоских и малощетинковых червей, пиявок, усоногих раков, в одной особи развиваются и мужские и женские Г. У гермафродитных брюхоногих моллюсков гермафродитная железа функционирует сначала как семенник, а затем как яичник. У зародышей позвоночных Г. закладываются по бокам спинной брыжейки кишечника в виде половых складок (парных продольных складок эпителия, выстилающего полость тела), в к-рые мигрируют извне первичные половые клетки и врастают тяжи мезенхимных клеток из туловищной почки — мезонефроса, участвующие в образовании стромы Г. В процессе развития Г. у обоих полов проходят индифферентную (бипотенциальную) стадию развития, после к-рой начинается их половая дифференцировка. Яйца формируются в осн. в корковом слое Г., сперматозоиды — в мозговом. Г. являются составной частью половых органов. Деятельность Г. регулируется нервной системой, гормонами гипоталамо гипофизарной системы и эпифиза.

ГОНДВА́НА (от названия историч. области в Центр. Индии), материк, существовавший в палеозое и мезозое в Юж. полушарии Земли. Распадение Г., начавшееся примерно в конце триасового — начале юрского периодов, перемещение её частей привели к возникновению совр. материков: Юж. Америки, Африки, части Азии (Аравийский п-ов и Индостан), Австралии и Антарктиды. Существование Г. как единого центра происхождения разл. флор объясняет пантропич. и голантарктич. распространение множества совр. родов и семейств, напр. совр. ареал сем. протейных, родов нотофагус, араукария и др. Связь между частями бывшей Г. прослеживается на примере ареалов неск. десятков видов растений Юж. Америки и тропич. Африки. Ареал сем. протейных указывает на единство флор Австралии (ок. 700 видов), Юж. Африки (ок. 300) и юга Юж. Америки (7 видов). Бывшую связь Юж. Америки, Австралии (с Тасманией) и Нов. Зеландии подтверждает ареал араукарии и др. растений.

ГОНИ́ДИИ (от греч. gonē — порождающее, семя), 1) подвижные или неподвижные одноклеточные фрагменты нитчатых бактерий, служащие для размножения; 2) одноклеточные фрагменты нитей синезелёных водорослей, сохраняющие слизистые оболочки и служащие для размножения; 3) клетки водоросли, входящей в состав лишайника; 4) устаревшее назв. спор, образующихся у грибов и водорослей бесполым путём.

ГОНИОНЕ́МА, крестовичок (*Gonionemus vertens*), морская книдария отр. лимномедуз. Зонтик медузы прозрачный, диам. 15—25 мм, редко более. По краю зонтика ок. 80 щупалец со стрекательными клетками. У человека могут вызвать сильный ожог и признаки общего отравления. Полипы мелкие (едва заметны невооруж. глазом), колоний не образуют. 1 вид с 2 подвидами, один из к-рых в дальневост. морях СССР, а другой — у зап. побережья Сев. Америки и в Сев. Атлантике. Обычны на мелководье, преим. в зарослях мор. травы зостеры. В жаркие годы в массовых кол-вах появляются близ Владивостока, поражая купальщиков (при отсутствии мед. помощи пострадавшие могут погибнуть).

● Исследования ядовитой медузы «Крестовик», Владивосток, 1974.

...ГОНИЯ [от греч. gonē, gonéia — (за)рождение, произведение на свет, потомство], часть сложных слов, обозначающая рождение, происхождение, размножение, напр. *гетерогония*.

ГОНОБЛА́СТ (от греч. gónos — семя, пол и *...бласт*), половой зачаток у зародышей животных, представленный группой зародышевых клеток, являющихся исходными для яиц и сперматозоидов.

ГОНОКО́ККИ (*Neisseria gonorrhoeae*), бактерии сем. Neisseriaceae. Клетки (диам. 0,6—1,0 мкм) парные, бобовидной формы, грамотрицательны, неподвижны, аэробы, гетеротрофы, оптимум роста при 37 °С; серологически неоднородны, мало устойчивы к воздействиям внеш. среды, содержат эндотоксин. Возбудители гонореи и бленнореи человека.

ГОРА́Л (*Nemorhaedus goral*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела 95—130 см, выс. в холке до 75 см, масса до 48 кг. Рога у самцов и у самок короткие, направлены назад. Волосяной покров высокий на всём теле. На горле белое пятно. Распространён в Гималаях, Вост. Тибете, на В. и Ю. Китая, на Корейском п-ове; в СССР — на Д. Востоке (Амурский и Уссурийский края). Обитает на открытых склонах гор (на выс. до 4000 м). В СССР общая числ. 250—300 особей (1978). В Красной книге СССР.

ГОРБА́ТКИ, шипоноски (Mordellidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 2—11 мм, тело сжато с боков, спина выпуклая, брюшко вытянуто в шиповидное остриё. Ок. 1500 видов, в осн. в тропиках и субтропиках; в СССР — до 100 видов, многочисленны в широколиств. лесах и степной зоне. Жуки держатся на цветках, личинки развиваются в гнилой древесине или в стеблях травянистых растений. Нек-рые виды вредят культурным растениям, напр. подсолнечнику, конопле. В европ. части распространена перевязанная Г. (*Mordella fasciata*) дл. 6—11 мм. См. рис. 53 в табл. 28.

ГОРБА́ТКИ (Phoridae), семейство прямошовных короткоусых. Дл. 0,5—4 мм. Тело слегка горбатое. Ок. 1800 видов, распространены широко; в СССР — ок. 600 видов. Мухи встречаются на цветках, гниющих остатках, трупах, в норах грызунов, домах; личинки — в разлагающихся органич. остатках, грибах; нек-рые — хищники или паразиты других насекомых или живут в муравейниках. Мн. виды имеют два и более поколений в год.

ГОРБА́Ч, горбатый, или длиннорукий, кит (*Megaptera novaeangliae*, или *M. nodosa*), млекопитающее сем. полосатиков. Дл. до 16 м. Спинной плавник низкий, в виде горба (отсюда назв.), грудные плавники очень длинные (до $^1/_3$ дл. тела), на голове ок. 30 кожных шишек. Пластины китового уса чёрные, выс. до 85 см, 350—370 пар. Распространён от Арктики до Антарктики. Летом нагуливает жир в холодных водах, а зимует и размножается в тёплых. В период спаривания самцы привлекают самок «песнями» длительностью 10—30 мин. Новорождённый дл. 4,5—5 м. Лактация 5—10 мес. Промысел запрещён — в Сев. Атлантике с 1955, в Антарктике с 1965, в сев. части Тихого ок. с 1966. В Красных книгах МСОП и СССР. Численность несколько увеличивается. См. рис. 5 в табл. 39.

ГОРБУ́ША (*Oncorhynchus gorbuscha*), проходная рыба семейства лососёвых. Ср. длина ок. 50 см, ср. масса 1,5 кг. Самый мелкий представитель рода. Половая зрелость обычно на 2-м году жизни. Массовый ход в реки в июне — сентябре; нерест в августе — сентябре. Плодовитость в среднем ок. 1,5 тыс. икринок, диам. до 6,5 мм, икра светло-оранжевая. У самцов во время нереста появляются большой горб на спине и крупные зубы на челюстях, изменяются пропорции тела, меняется окраска. Обитает Г. в сев. части Тихого ок. и прилежащей части Сев. Ледовитого ок., на Ю.— по амер. побережью до Калифорнии, а по азиатскому — до Кореи. Акклиматизирована в Северном и Баренцевом морях. Объект промысла. См. рис. 12, 13 в табл. 34.

ГОРБЫЛЁВЫЕ, горбыли (Sciaenidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. от 20 см до 2 м, иногда более, тело в передней части высокое, горбатое. У нек-рых на подбородке усик. Ок. 40 родов, 150 видов, в тропич. и субтропич. океанич. водах. В СССР — 2 вида: светлый горбыль (*Umbrina cirrosa*), дл. до 1,5 м, масса до 30 кг, на подбородке усик, и тёмный горбыль (*Sciaena umbra*), дл. до 0,7 м, масса до 4 кг, усика нет; обитают в Чёрном м. Прибрежные стайные придонные рыбы, иногда заходят в устья рек. Бентофаги и хищники. Объект промысла. См. рис. 6 в табл. 35.

ГОРГОНОЦЕ́ФАЛЫ, головы горгоны (*Gorgonocephalus*), род офиур отр. Euryalae. От крупного диска (диам. до 10 см) отходят 5 многократно ветвящихся лучей, подвижные веточки к-рых образуют сложное сплетение диам. до 0,5 м. Ок. 10 видов, в морях Сев. полушария, гл. обр. в сублиторали; в морях СССР — 4 вида. Обычно селятся на каменистых участках дна, омываемых течениями. Навстречу течению у Г. ориентирована сложная ловчая сеть, улавливающая детрит и мелких животных. См. рис. 9 при ст. *Иглокожие* (стр. 222).

ГОРЕ́Ц (*Polygonum*), род растений сем. гречишных. Одно- или многолетние травы, реже полукустарники, кустарники и лианы. Цветки обоеполые, часто протандричные, в колосовидных или метельчатых соцветиях, иногда пазушные. Опыление насекомыми, нередко самоопыление. Плоды трёхгранные или чечевицеобразные, заключённые в разросшийся околоцветник; распространяются животными (в т. ч. муравьями), ветром, водой. Ок. 300 видов, по всему земному шару, но преим. в умеренных поясах. В СССР — ок. 150 видов, в самых разнообразных условиях. Г. земноводный, или водяная гречиха (*P. amphibium*), имеет водную (с плавающими листьями) и наземную формы; Г. живородящий (*P. viviparum*), с луковичками в ниж. части соцветия, к-рые служат для вегетативного размножения; у Г. перечного, или водяного перца (*P. hydropiper*), и Г. птичьего, или птичьей гречихи, спорыша (*P. aviculare*), кроме хазмогамных цветков, развиваются клейстогамные. Г. змеиный, или змее-

вик (*P. bistorta*), Г. перечный, Г. птичий и нек-рые др. Г.— лекарств. растения. Г. дубильный, или таран (*P. coriarium*), и др. виды богаты таннинами. Г., как правило, хорошие медоносы. Мн. виды засоряют посевы. Г. красильный (*P. tinctorium*) и нек-рые др. содержат красящие вещества. Нек-рые Г. разводят как декоративные. 3 вида в Красной книге СССР. См. рис. при ст. *Гречишные*.

ГОРЕЧА́ВКА (*Gentiana*), род растений сем. горечавковых. Травы, редко полукустарники. Ок. 400 видов, распространены широко, но гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — св. 50 видов. Мн. Г. характерны для альпийских и субальпийских лугов. Нек-рые Г. имеют лекарств. значение, употребляются в ликёро-водочном производстве. Ряд Г. разводят как декоративные (обычно под назв. генциана). Редкие эндемики Кавказа — Г. лагодехская (*G. lagodechiana*) и Г. необыкновенная (*G. paradoxa*), а также исчезающий вид Г. жёлтая (*G. lutea*), в СССР встречающийся только в Карпатах,— в Красной книге СССР.

ГОРЕЧА́ВКОВЫЕ, порядок (Gentianales) и семейство (Gentianaceae) двудольных растений. Порядок Г. имеет, видимо, общее происхождение с ворсянковыми. Травы, кустарники и небольшие деревца, б. ч. с цельными супротивными листьями, обычно без прилистников. Цветки преим. обоеполые, сростнолепестные. Сем. Г. включает ок. 70—80 родов (ок. 1000 видов), распространены всесветно, мн. виды в Арктике и горах умеренных и субтропич. поясов (розеточные формы), а также на солончаках; в СССР — 9 родов (св. 125 видов). Для Г. характерно скрученное сложение лопастей венчика (в бутоне); в трубке венчика часто чешуйки или нектарные ямки. Мн. виды Г. содержат горькие гликозиды (отсюда назв.). Важнейшие роды Г.: горечавка, горечавочка (*Gentianella*), золототысячник (*Centaurium*), сверция (*Swertia*) и др. Лекарств. и декор. растения. Обычно к порядку Г. относят также сем. вахтовых (Mekyanthaceae), логаниевых (Loganiaceae), кутровых и ластовневых, а также мареновых, выделяемых иногда в отдельный порядок.

ГОРИ́ЛЛЫ (*Gorilla*), род обезьян сем. понгид. Рост самцов 1,8—2,0 м при ширине плеч ок. 1 м, масса 200—250 кг и более; самки почти вдвое меньше. Сложение массивное, сильно развита мускулатура, обладают огромной силой. Волосы и кожа чёрные, с возрастом у самцов на спине появляется серебристая полоса. Задние конечности много короче передних. Голова крупная, с низким лбом и мощными надглазничными валиками. Объём мозга ок. 600 см³. На черепе — продольный и затылочный гребни. Глаза и уши небольшие. Лицо выступает вперёд, ниж. челюсть массивная, зубы крупные, ноздри окружены толстыми хрящевыми валиками. 1 вид — Г. обыкновенная (*G. gorilla*), с тремя подвидами: западная береговая, или равнинная, Г. (*G. g. gorilla*); восточная горная Г. (*G. g. beringei*), восточная равнинная Г. (*G. g. manyema*). Обитают в густых непроходимых участках экваториальных лесов Зап. и Центр. Африки: береговые и равнинные Г.— в басс. р. Конго, к С. от оз. Танганьика, горные — в вулканич. горах Вирунга. Живут небольшими стадами, во главе с самцом-вожаком. При встрече с другой Г. или с человеком самцы встают на ноги, выпрямляются и, набрав полную грудь воздуха, издают громкий ревущий крик. Несмотря на свирепый вид, Г.— спокойные, миролюбивые животные. Исключительно растительноядные. На ночь строят гнёзда под деревьями или невысоко над землёй. Половая зрелость у самок наступает к 6—7, у самцов к 8—10 годам. Раз в 3—5 лет рождается 1 детёныш. Известны случаи рождения двойни и альбиносов. Неволю переносят неплохо, размножаются. Численность Г. невелика и сокращается гл. обр. из-за разрушения местообитаний (сведения лесов под долговременные пашни), а также в результате браконьерства. Для охраны горной Г. созданы 7 нац. парков, в т. ч. Вирунга (Заир, 1925). В Красной книге МСОП. См. рис. 5, 6 в табл. 58.

● Шаллер Дж., Год под знаком гориллы, пер. с англ., М., 1968.

ГОРИХВО́СТКИ (*Phoenicurus*), род дроздовых. Дл. 14–18 см. Хвост, как правило, рыжий (отсюда назв.). 10 видов, в Евразии и Сев. Африке. В СССР — 6 видов, по всей территории: садовая Г., или лысушка (*P. phoenicurus*), сибирская Г. (*P. auroreus*), седоголовая Г. (*P. caeruleocephalus*) и др. Селятся по опушкам леса с дуплистыми деревьями, в садах и парках близ жилья, в скалах близ горных лугов. Гнёзда в дуплах, искусств. гнездовьях, в строениях или скалах. Питаются насекомыми, зимой гл. обр. семенами и плодами.

ГОРИЦВЕ́Т, 1) (*Coronaria*), род растений сем. гвоздичных (5 видов, в т. ч. кукушкин цвет); 2) виды рода адонис сем. лютиковых.

ГО́РЛИЦЫ, ряд родов мелких, относительно длиннохвостых птиц сем. голубиных. Распространены широко, кроме севера Голарктики и юга Юж. Америки. В СССР — 4 гнездящихся вида Г. из рода *Streptopelia* и 1 вид залётный. В лесах и парках на З. страны распространена обыкновенная Г. (*S. turtur*), а к В. от Урала — большая Г. (*S. orientalis*); в гор. парках на З. Европ. части СССР и в Туркмении гнездится кольчатая Г. (*S. decaocto*), активно расселяющаяся на В., в насел. пунктах Ср. Азии живёт синантропная малая Г. (*S. senegalensis*), гнездящаяся на строениях, а не на деревьях, как другие Г. Последние 2 вида оседлые. 2 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП. См. рис. 4 при ст. *Голубеобразные*.

ГОРЛЯ́НКА, лагенария, бутылочная, или посудная, тыква (*Lagenaria*), род растений сем. тыквенных. 1 вид (по др. данным, 5—6) — Г. обыкновенная (*L. siceraria*), однолетняя лиана с лазящим или лежачим стеблем дл. до 15 м. Цветки однополые, однодомные, мелкие, белые, одиночные. Плоды невскрывающиеся, разнообразной формы и величины. Издавна разводится в тропиках и субтропиках; в диком виде неизвестна. Молодые плоды употребляют в пищу, зрелые используют в качестве сосудов для жидкости, для изготовления кухонной утвари, муз. инструментов и пр. Из семян получают пищевое масло. В СССР разводится в юж. р-нах как декор. растение.

ГОРМОГО́НИЕВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Hormogoniophyceae), класс синезелёных водорослей. Многоклеточные нитевидные растения, клетки к-рых соединены цитоплазматич. нитями — плазмодесмами. Мн. Г. в. имеют особые клетки — гетероцисты; способны использовать мол. азот. Размножение гормогониями и акинетами. Единого мнения о количестве подчинённых таксонов в классе Г. в. нет (разные авторы насчитывают от 12 до 31 порядка). Распространены повсеместно, обитают в почве, толще воды, на дне пресных и мор. водоёмов. Имеются виды, вызывающие «цветение» воды, обрастание гидротехнич. сооружений. Наиб. известны роды: анабена, носток, осциллатория, спирулина.

ГОРМОГО́НИИ (от греч. hormáō — привожу в движение и *...гония*), многоклеточные фрагменты трихомов синезелёных водорослей, служащие для размножения. Способны к скользящим движениям, подобно нитям синезелёных водорослей.

ГОРМО́НЫ (от греч. hormáō — привожу в движение, побуждаю), биологически активные вещества, выделяемые железами внутр. секреции или скоплениями специализир. клеток организма и оказывающие целенаправленное действие на др. органы и ткани. Термин «Г.» предложен в 1905 Э. Старлингом. Для Г. животных характерны дистантность и специфичность действия, высокая биол. активность (оказывают влияние в очень низких концентрациях, напр. 1 г Г. экдизона может вызвать линьку у $2 \cdot 10^8$ особей насекомых), образование в специализир. железах внутр. секреции (эндокринных железах) или клетках. Г., вырабатываемые клетками ЦНС, наз. *нейрогормонами*. В организме синтезируется ряд регуляторов местного действия (гистамин, брадикинин, простагландины, *гастроинтестинальные гормоны* и др.), занимающих промежуточное положение между «классическими» Г. и гуморальными факторами негормонального характера; их часто наз. гормоноидами, тканевыми Г. или парагормонами. Подобные биорегуляторы, несущие специфич. информацию о функц. состоянии клетки, существуют даже у микроорганизмов. Довольно сложная гормональная система, включающая неск. классов Г., существует у растений (см. *Фитогормоны*). Хорошо развитые эндокринные железы, секретирующие Г., имеются не только у позвоночных, но и у высокоорганизованных беспозвоночных — головоногих моллюсков, ракообразных и насекомых. У последних Г. (ювенильные Г., экдизоны и др.) осуществляют контроль таких важнейших сторон онтогенеза, как рост, линька, метаморфоз, половое размножение и адаптация. О важности Г. в эволюции живых организмов можно судить по тому, что Г. щитовидной железы млекопитающих (тироксин, трииодтиронин) присутствуют в одних из самых древних организмов на Земле — цианобактериях. Г. млекопитающих (известно более 40 Г.) по химич. природе делят на 3 группы: пептидные и белковые (среди белковых Г. встречаются простые белки — инсулин, соматотропин, пролактин и др., а также сложные — лютеинизирующий Г., фолликулостимулирующий и др.), производные аминокислот (адреналин, норадреналин, тироксин, трииодтиронин), стероидные (половые гормоны — андрогены и эстрогены; кортикостероиды). Под контролем Г. протекают все этапы развития организма с момента его зарождения до глубокой старости, все осн. процессы жизнедеятельности (от транспорта ионов через плазматич. мембрану клетки-мишени до транскрипции генома). Избирательно контролируя практически все виды клеточного метаболизма, Г. обусловливают нормальное течение роста тканей и всего организма в целом, активность генов, формирование клеточного фенотипа и дифференцировку тканей, формирование пола и размножение, адаптацию к меняющимся условиям внеш. среды и поддержание постоянства внутр. среды организ-

ма, поведение. Влияние Г. на обмен веществ в организме осуществляется гл. обр. путём регуляции активности ферментов. Совокупность регулирующего воздействия разл. Г. на функции организма наз. **гормональной регуляцией.** У животных с уже достаточно совершенной нервной системой в эволюции появились спец. органы или группы клеток, секретирующие специфич. химич. регуляторы — Г. У млекопитающих Г., как и выделяющие их эндокринные железы, тесно увязаны в единую систему, построенную по иерархич. принципу и в целом контролируемую нервной системой. Гормональные вещества дистантного действия образуются в гипоталамусе, к-рый выполняет роль связующего звена между нервной и эндокринной системами. Г. гипоталамуса регулируют (усиливают или тормозят) выделение т. н. **тропных Г.** гипофиза, а последние — выделение периферич. железами (напр., корой надпочечников, половыми железами) Г., оказывающих специфич. регулирующее влияние на разл. органы и ткани. Функционирование эндокринной системы как единого целого обеспечивается механизмами не только прямой, но и обратной связи. Сущность механизма обратной связи заключается в том, что избыточное содержание Г. в крови приводит к торможению его выделения железой, а недостаточное количество — к стимуляции выделения Г. Гормоны функционируют как химич. посредники, переносящие соотв. информацию (или сигнал) в определ. место — клетку-мишень; это обеспечивается наличием у последней высокоспецифич. рецептора (особого белка), с к-рым связывается Г. Стероидные Г., проникнув в клетку, связываются с цитоплазматич. рецепторами, образовавшийся комплекс транспортируется в ядро, где он вступает во взаимодействие с хроматином и регулирует транскрипцию определ. генов. Г. щитовидной железы также действует на ядро, но в отличие от стероидных Г., после проникновения в клетку сразу связываются с ядерными рецепторами. Все остальные Г. взаимодействуют с рецепторами, находящимися на наруж. поверхности плазматич. мембраны. Показано, что действие подавляющего большинства этих Г. опосредовано через изменение в клетке уровня циклического аденозинмонофосфата (см. *Циклические нуклеотиды*).

Недостаточное или избыточное выделение Г. приводит к эндокринным заболеваниям. С нарушением гормональной регуляции, её дискоординацией во многом связаны процессы старения, развитие сердечно-сосудистых, онкологич. и др. заболеваний.

● Биохимия гормонов и гормональной регуляции, [под ред. Н. А. Юдаева], М., 1976; Физиология эндокринной системы, Л., 1979 (Руководство по физиологии); Взаимодействие гормонов с рецепторами, пер. с англ., М., 1979; Розен В. Б., Основы эндокринологии, М., 1980; Ткачук В. А., Введение в молекулярную эндокринологию, М., 1983.

ГОРНОСТА́Й (*Mustela erminea*), млекопитающее рода ласок и хорьков сем. куньих. Дл. тела 17—32 см, хвоста 6,5—12 см. Летом мех буровато-рыжий, зимой снежно-белый; кончик хвоста всегда чёрный. Обитает в Евразии и Сев. Америке; в СССР почти на всей терр., исключая о-ва Полярного бассейна, Крым и пустыни Ср. Азии. Обитает в долинах рек, вблизи озёр, но встречается и в лесах, иногда около жилья человека. Наибольшая численность в лесостепи. Детёнышей 4—8 (до 18). Питается в осн. мелкими грызунами. Объект пушного промысла. См. рис. 5 при ст. *Куньи*.

ГО́РНЫЕ БАРА́НЫ (*Ovis*), род полорогих. Дл. тела 110—200 см, выс. в холке 65—125 см, масса 25—230 кг. Рога у самцов дл. 50—205 см, у самок меньше или отсутствуют. Обитают на о-вах Средиземного м., в Передней, Ср., Центр., Сев.-Вост. и частично Сев. Азии, на З. Сев. Америки. Обитатели открытых пологих горных ландшафтов (до выс. 5 тыс. м). В период гона держатся группами (1—3 самца и 5—25 самок). Половая зрелость к 1,5—3 годам. Детёнышей 1—2, иногда 3. 2 вида — архар и снежный баран. На основе цитогенетич. анализа иногда выделяют до 7 видов: европейский и азиатский муфлоны, уриал, архар, снежный, аляскинский и канадский бараны; гибриды их плодовиты. В Красных книгах МСОП (1 вид и 1 подвид) и СССР (8 подвидов). См. рис. при ст. *Архар*, *Полорогие*.

ГО́РНЫЕ КОЗЛЫ́, козлы (*Capra*), род полорогих. Дл. тела 100—170 см, выс. в холке 65—115 см, масса 35—150 кг. Рога у самцов и самок. У самцов «борода» из длинных волос, на ниж. стороне хвоста пахучие железы. 8 видов: бородатый козёл, 2 вида туров, сибирский козёл, винторогий козёл и др. Обитают в Сев. Африке и Евразии; в СССР — 5 видов, в горах Кавказа, Ср. Азии, Юж. Сибири. Типично горные стадные животные, населяющие труднодоступные скалистые места. Объект охоты. Численность большинства видов сокращается. В Красных книгах МСОП (2 вида, 2 подвида) и СССР (1 вид, 2 подвида). Родоначальники домашних коз. См. рис. 20, 22, 23 при ст. *Полорогие*.

ГОРОДСКА́Я ЛА́СТОЧКА, воронок (*Delichon urbica*), птица сем. ласточковых. Дл. в среднем 16 см. Спинная сторона чёрная с синим отливом, надхвостье и брюшко белые. Хвост с неглубоким вырезом. Распространена в Евразии и Сев.-Зап. Африке; в СССР — на большей части территории, на Ю. страны (в Закавказье, Юж. Казахстане и Ср. Азии) — только в горах, к С. местами до 72° с. ш. Гнездится в горах на скалах, но почти всюду приспособилась к гнездованию в насел. пунктах, преим. на кам. строениях, обычно колониями. См. рис. 2 при ст. *Ласточковые*.

ГОРОТЕЛИ́Я (от греч. hṓra — обычное время, продолжительность и télos — завершение, осуществление, результат, цель), обычный (средний) темп эволюции, присущий большинству групп организмов, в частности нек-рым брюхоногим моллюскам, хищным млекопитающим. Термин «Г.» введён в 1944 Дж. Г. Симпсоном. Ср. *Брадителия*, *Тахителия*.

ГОРО́Х (*Pisum*), род однолетних и многолетних растений сем. бобовых. 6—7 видов, в Европе, Зап. Азии и Сев. Африке; в СССР — 2 вида, на Кавказе, в Европ. части. Г. полевой (*P. arvense*) — сорно-полевое растение, распространённое в зап. областях Европ. части; иногда возделывается в травосмесях. Г. посевной (*P. sativum*), известный только в культуре, выращивается на всех континентах как пищевое и кормовое растение (получено множество сортов и форм). Родина — Средиземноморье, начало культуры связано с Юго-Зап. и Передней Азией. Одно из древнейших культурных растений (ископаемые остатки известны с неолита). На Г. проведены классические

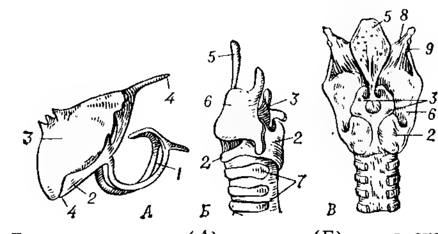
Горох посевной: *а* — цветок; *б* — продольный разрез; *в* — тычинки и пестик; *г* — пестик; *д* — части венчика (сверху флаг, с боков вёсла, внизу лодочка).

эксперименты Г. Менделя, положившие начало генетике.

ГОРО́ШИНКИ (Pisidiidae), семейство пресноводных двустворчатых моллюсков. Раковина (дл. от 2 до 12 мм) овальная или яйцевидная. Оплодотворённые яйца (30 и более) развиваются на жабрах; молодь выходит полностью сформировавшейся. Способны к факультативному партеногенезу. Распространены в медленно текучих и стоячих водоёмах Евразии, Сев. Америки и Сев. Африки. Чрезвычайно разнообразны и изменчивы по форме. Систематика Г. разработана недостаточно. В СССР — 7 родов, св. 50 видов. Детритофаги. Г.— пища бентосоядных рыб. См. рис. 3 при ст. *Двустворчатые моллюски*.

ГОРТА́ННЫЕ МЕШКИ́ (sacci laryngis), выпячивания слизистой оболочки между хрящами гортани у нек-рых млекопитающих, выполняющие гл. обр. роль резонатора, усиливающего голос. Могут быть парными (человекообразные обезьяны, нек-рые непарнокопытные, зубатые киты) и непарными (мн. обезьяны, нек-рые парнокопытные, усатые киты и др.). У усатых китов Г. м. участвуют в генерации низкочастотных звуков. Из обезьян Г. м. особенно развиты у ревунов, крик к-рых слышен на несколько км.

ГОРТА́НЬ, верхняя гортань (larynx), начальный отдел дыхат. горла у позвоночных (кроме рыб), образованный подвижно соединяющимися хрящами и прикреплёнными к ним мышцами и связками. Обеспечивает прохождение воз-



Гортань лягушки (*А*), **косули** (*Б*), **человека** (*В*): *1* — сросшиеся хрящи трахеи; *2* — перстневидный хрящ; *3* — черпаловидный хрящ; *4* — перстневидно-трахеальный хрящ; *5* — надгортанник; *6* — щитовидный хрящ; *7* — трахея; *8* — большие рога подъязычной кости; *9* — связки между подъязычной костью и щитовидным хрящом.

духа в трахею, защищает дыхат. пути от попадания пищи; в Г. (за исключением птиц) располагается голосовой аппарат. Г.— производное глотки: её скелет развивается из жаберных дуг, мышцы — из жаберной мускулатуры. У млекопитающих в Г. возникают щитовидный хрящ, развивающийся из 2-й и 3-й жаберных дуг, и не связанные происхождением с жаберным скелетом надгортанник и др. хрящи. У нек-рых летучих мышей, у кротов, зубатых китов удлинённые черпаловидные хрящи и надгортанник образуют трубку, вдающуюся в носоглотку, и при глотании дыхание не нарушается, т. к. пища обходит эту трубку по бокам. У детей и женщин 2 пластинки щитовидного хряща сходятся под тупым углом, а у мужчин — под прямым углом, образуя выступ (адамово яблоко). Длина Г. у мужчин в ср. 44 мм, у женщин — 36 мм. Нижняя гортань (syrinx) — голосовой аппарат птиц, расположенный в ниж. отделе трахеи и верх. участках отходящих от неё бронхов.

ГОРТЕ́НЗИЯ, род растений, то же, что *гидрангия*; иногда Г. наз. только декор. виды этого рода.

ГОРЧА́К (*Acroptilon*), род многолетних травянистых растений сем. сложноцветных. Стебель сильно разветвлённый. Корзинки в раскидистом общем соцветии. 2 вида, в Евразии. Г. ползучий, или розовый (*A. repens*), растущий на Ю. Европ. части СССР, Кавказе, Ю. Зап. Сибири и от М. Азии до Монголии,— карантинный сорняк. Ядовит для овец, лошадей и верблюдов. Иногда Г. наз. виды родов горлюха (*Picris*) и лысосемянник (*Phalactachena*), также из сем. сложноцветных.

ГОРЧАКИ́ (*Rhodeus*), род пресноводных рыб сем. карповых. Дл. до 10 см. 2 вида. Обыкновенный Г. (*R. sericeus*) обитает в реках, реже озёрах Европы (к В. от Франции) и в Европ. части СССР (подвид — *R. s. amarus*). В р. Амур подвид — амурский обыкновенный горчак (*R. s. sericeus*). Половая зрелость на 2-м году жизни. К нересту у самки вырастает длинный яйцеклад, к-рым она вводит икру в мантийную полость моллюсков (преим. сем. Unionidae); сперма самца попадает туда с током воды. Плодовитость Г. ок. 300 икринок. Питается обрастаниями и мелкими водорослями. Глазчатый горчак (*R. ocellatus*) — в реках Китая. См. рис. 11 в табл. 33.

ГО́РЧИЦА, 1) синапис (*Sinapis*), род однолетних (реже многолетних) растений сем. крестоцветных. 7—10 видов, в Евразии, Сев. Африке; как одичавшее— почти по всей Европе и в умеренном поясе Азии; в СССР — 3 вида, в т. ч. однолетняя Г. полевая (*S. arvensis*), засоряющая семенной материал. В культуре 1 вид — Г. белая (*S. alba*), перекрёстноопыляющееся растение длинного дня. Используется как масличное растение и в качестве приправы. Родина — Италия и Греция. Др. виды — сорняки. Морской Г. наз. дикий однолетний вид *Cakile maritima*. 2) Однолетние растения из рода капуста. Г. сарептская (*Brassica junceae*) и Г. абиссинская (*B. caronata*) произрастают в Азии и Европе. Используются как масличные растения и как приправа преим. в Азии; Г. чёрная (*B. nigra*) была в культуре в Др. Греции и Др. Риме.

ГОРЬКУ́ШКА (*Lactarius rufus*), гриб рода млечник. Шляпка диам. 3—8 см, у молодого гриба выпуклая, затем воронковидная, с подвёрнутым краем и конич. бугорком в центре; тёмно-рыжая, сухая, гладкая, блестящая. Пластинки приросшие или нисходящие. Ножка дл. 5—8 см, толщиной 1,0—1,5 см, цилиндрическая, несколько светлее шляпки. Мякоть палевая. Млечный сок белый, едкий. Г. распространена в Зап. Европе, Америке, в СССР — в Европ. части, на Кавказе. Растёт обильно, часто группами в разл. лесах с июня по октябрь. Используется в пищу только засоленной, после продолжит. вымачивания или отваривания.

ГОРЯ́НКА (*Epimedium*), род многолетних корневищных трав сем. барбарисовых порядка лютиковых. Листья тройчатые или перистые. Цветки в кисти, обоеполые, правильные, мелкие, протогиничные. Плод сухой, стручковидный; семена распространяются муравьями. Св. 20 видов, от Сев. Африки и Юж. Европы до Китая и Японии; растут в тенистых влажных, б. ч. горных, лесах. В СССР — 5 видов: 4 — на Кавказе, 1 — на Д. Востоке; цветут весной. Декоративные. Нуждаются в охране (реликтовые растения); Г. колхидская (*E. colchicum*) — в Красной книге СССР.

ГО́ФЕРОВЫЕ, мешотчатые крысы (Geomyidae), семейство грызунов. Дл. тела 13—35 см, хвоста 4—14 см. Ведут подземный образ жизни, роют с помощью увеличенных резцов и когтей. Имеют наружные щёчные мешки. 7—9 родов, ок. 40 видов. Обитают в Сев. и Центр. Америке к югу до Панамы, от зоны пустынь до альп. пояса. Живут в сложных норах. Активны утром и вечером. 1—2 раза в год рождают 2—6 детёнышей. На Ю. размножаются круглогодично. Повреждают с.-х. культуры, способствуют эрозии почв. См. рис. 8 при ст. *Грызуны*.

ГРАА́ФОВ ПУЗЫРЁК (по имени Р. Граафа), пузырчатый фолликул яичника (folliculus ovaricus vesiculosis), зрелый яйцевой фолликул с полостью, выстланной эпителием и наполненный жидкостью, содержащей половые гормоны. Развивается в корковом слое яичника млекопитающих под влиянием фолликулостимулирующего гормона. В полость Г. п. выступает участок утолщённого фолликулярного эпителия— яйценосный бугорок, в к-ром расположено яйцо. В незрелом Г. п. преобладают андрогены, по мере его созревания возрастает концентрация прогестерона и особенно эстрогенов. У человека, обезьян и нек-рых др. млекопитающих стадии Г. п. и овуляции достигает, как правило, один фолликул, у животных, рождающих сразу много детёнышей, растут, созревают и овулируют сразу неск. Г. п. Значит. часть фолликулов, не достигнув предовуляторного состояния, подвергается *атрезии*. У женщин зрелый Г. п. (диам. 10—20 мм) выпячивается на поверхности яичника в виде бугорка с истончённой стенкой. Его разрыв и выход яйца происходит через 12—14 дней после начала менструального цикла. На месте лопнувшего Г. п. образуется *жёлтое тело*.

ГРАБ (*Carpinus*), род деревьев, реже кустарников, сем. берёзовых. Плод односемянный, ореховидный, сидящий при основании открытой листоватой, часто 3-лопастной обёртки («плюски»), образованной сросшимися прицветными чешуями. Ок. 30 (по др. данным, до 50) видов, преим. в умеренном поясе Сев. полушария, б. ч. в Вост. Азии; в СССР — 5 видов (не считая гибридов), на З. Европ. части, в Крыму, на Кавказе и на юге Приморского края. Цветки Г. распускаются одновременно с листьями. Г. часто растут во 2-м ярусе и в подлеске широколиств. лесов. Хорошо развиваются на увлажнённых известковых почвах (заболоченных и кислых почв не выносят). Г. обыкновенный (*C. betulus*) — дерево выс. до 25 м и диам. ствола 40 см, теневынослив, в горах поднимается до 800 м. Растёт в смеси с дубом и буком, реже образует чистые древостои. Издавна культивируют как декоративное Г. восточный, или грабинник (*C. orientalis*), невысокое, обычно выс. до 5 (иногда до 18) м дерево. Растёт на солнечных и сухих склонах, в горах иногда до 1200 м. Тяжёлая твёрдая древесина Г. используется преим. для разных поделок.

ГРАВЁРЫ (*Pityogenes*), род жуков сем. короедов. Дл. 1,5—3 мм. Тело цилиндрич., обычно чёрно-бурое. До 50 видов, в СССР — 15. Развиваются под корой хвойных, особенно молодых деревьев. Нек-рые Г.— вредители леса, напр. халькограф, или обыкновенный Г., живёт на ели, двузубый Г. (*P. bidens*) — на соснах, реже на ели. См. рис. 35 в табл. 29.

ГРАВИЛА́Т (*Geum*), род многолетних трав сем. розовых. Прикорневые листья лировидно-перисторaздельные, стеблевые — трёхраздельные. Цветки одиночные или в соцветии; опыление насекомыми. Плод — многоорешек. Св. 40 видов, в умеренных поясах и в Арктике; в СССР— 10 видов. По сыроватым лесам, лугам, кустарникам, берегам водоёмов обычен Г. речной (*G. rivale*), с кремоватыми или красноватыми лепестками, по более сухим местам — светлым лесам, полянам, паркам — Г. городской (*G. urbanum*), с жёлтыми лепестками. Корневища Г. содержат дубильные вещества, используемые как лекарств. средства. Г. ярко-красный (*G. coccineum*) и др. иногда разводят как декоративные. См. рис. 1 в табл. 23.

ГРАДА́ЦИЯ (лат. gradatio — постепенное повышение, от gradus — ступень, степень), ступенчатое совершенствование организации живых существ в процессе филогенеза в эволюц. теории Ж. Б. Ламарка. Оно не зависит от условий среды и осуществляется за счёт внутренне присущего всему живому стремления к совершенствованию. См. также *Ламаркизм*.

ГРАДИЕ́НТ (от лат. gradiens — шагающий) в развитии животных организмов, закономерное количеств. изменение морфологич. или физиол. свойств вдоль одной из осей яйца, зародыша или органа, а также взрослого организма. Напр., убывание содержания желтка в яйцах земноводных в направлении от вегетативного полюса к анимальному, неодинаковая чувствительность к ядам и красителям разных участков тела кишечнополостных и червей. Согласно теории градиентов, предложенной в начале 20 в. Ч. Чайлдом, в развивающемся яйце или зародыше сначала устанавливаются Г. интенсивности метаболизма, а затем, в соответствии с ними, происходит морфологич. дифференцировка. Г. могут ориентироваться в соответствии с неоднородностями внеш. среды (неравномерные освещённость, аэрация, действие силы тяжести и т. п.). В ходе развития возможны обратные зависимости между морфологич. дифференцировкой и метаболизмом, а также неградиентные типы пространственной организации живых тел.

ГРАМОТРИЦА́ТЕЛЬНЫЕ БАКТЕ́РИИ, прокариоты, клетки к-рых не окрашиваются по методу Грама. В совр. литературе к Г. б. относят бактерии отдела Gracilicutes с т. н. грамотрицательным типом строения *клеточных стенок*, для к-рых характерны: наличие наруж. мембраны, зоны периплазмы, устойчивость к ряду антибиотиков, нек-рые особенности состава и строения мембранного аппара-

та, состава рибосомальных белков, РНК-полимеразы, способность к фототрофии, внутриклеточному симбиозу или паразитизму в клетках животных, растений, подвижность путём скольжения, образование плодовых тел, аксиальных нитей и др. Более 180 родов. К Г. б. относятся ряд фототрофных прокариот, многие хемоавтотрофные и хемоорганотрофные аэробные, факультативно и облигатно анаэробные бактерии. Ср. *Грамположительные бактерии*.

ГРАМПОЛОЖИ́ТЕЛЬНЫЕ БАКТЕ́РИИ, прокариоты, клетки к-рых окрашиваются положительно по методу Грама (способны связывать осн. красители — метиленовый синий, генциановый фиолетовый и др., а после обработки иодом, затем спиртом или ацетоном сохранять комплекс иод-краситель). В совр. литературе к Г. б. относят бактерии отдела Firmicutes с т. н. грамположительным типом строения *клеточных стенок*. Для Г. б. характерны: чувствительность к нек-рым антибиотикам (не действующим на грамотрицат. бактерии), нек-рые особенности состава и строения мембранного аппарата, состава рибосомальных белков, РНК-полимеразы, способность образовывать эндоспоры, истинный мицелий и др. свойства. Более 80 родов хемоавтотрофных и хемоорганотрофных аэробных, факультативно анаэробных и облигатно анаэробных бактерий. Имеются виды с положит., отрицат. и вариабельной реакцией на окраску по методу Грама.

ГРАНА́Т (*Punica*), род деревьев и кустарников сем. гранатовых порядка миртовых. 2 вида, на о. Сокотра и в Зап. Азии; в СССР в Закавказье, Зап. Копетдаге и на Памиро-Алае растёт Г. обыкновенный (*P. granatum*) — листопадное дерево с шаровидной кроной. Листья цельнокрайные, цветки обоеполые, протогиничные, одиночные или в пучках. Плод многосемянный, с сочными семенами и кожистым околоплодником (наз. также Г.). Произрастает Г. на сухих щебнистых и каменистых склонах на выс. до 1000 м, иногда в подлеске сосны алеппской и нек-рых видов дуба, изредка образует чистые заросли или встречается вместе с мушмулой, ежевикой и держидеревом. Одна из древнейших культур Средиземноморья (находки в егип. захоронениях, изображения на азиат. тканях). Возделывается как плодовое растение во многих странах мира, в СССР — в Закавказье, Крыму, Ср. Азии. Редкий реликтовый вид, в Красной книге СССР.

ГРАНУЛОЦИ́ТЫ (от лат. granulum — зёрнышко и *...цит*), зернистые лейкоциты, кровяные клетки позвоночных, содержащие в цитоплазме специфич. зёрна—гранулы. По способности зёрен окрашиваться Г. делят на эозинофилы (окрашиваются кислыми красителями), базофилы (окрашиваются основными красителями) и нейтрофилы (окрашиваются красителями обоих типов). Ядро сегментированное. У беспозвоночных Г. наз. зернистыми амёбоцитами. У нек-рых позвоночных (птицы и ряд млекопитающих) вместо нейтрофилов имеются функционально равнозначные им клетки — псевдоэозинофилы. В крови человека Г. составляют осн. массу лейкоцитов. Функции Г.— захват и переваривание чужеродных частиц, особенно бактерий, и участие в иммунологич. реакциях.

ГРАПТОЛИ́ТЫ (Graptolithina), класс вымерших мор. колон. животных типа полухордовых. Близки к крыложаберным. Известны от среднего кембрия до карбона, достигли расцвета в ордовике — силуре и нижнем девоне. Хитиноидные скелеты Г. имели ветвистое, сетевидное и др. строение. Ветви были образованы ячейками, в к-рых помещались зооиды. Прикреплённые и планктонные формы (последние имели пневматофор, или поплавок, для обитания в толще воды). Ок. 180 родов. Руководящие ископаемые.

ГРАЦИЛЯ́РИЯ (*Gracilaria*), род флоридеевых водорослей. Слоевища выс. 0,5—2 м, разветвлённые, с цилиндрич. или плоскими ветвями. Св. 100 видов, в тёплых морях; в СССР — 5 видов. Используется в нек-рых странах для получения агара, в странах Азии употребляется в пищу. Культивируется.

ГРАЧ (*Corvus frugilegus*), птица сем. вороновых. Дл. в среднем 46 см. Длинный клюв, приспособленный к выкапыванию из земли семян, червей и насекомых, у основания лишён оперения. Распространён в Евразии; в СССР — почти везде к Ю. от 62—63° с. ш., в местах с развитым земледелием. Стайная птица, гнездится колониями на опушках леса, в рощах, парках, иногда даже в больших городах, изредка — на строениях или в тростниках. Зимует на Ю. страны, одиночки остаются на С., кормясь на свалках. В зависимости от местных условий Г. может быть полезен, поедая грызунов и насекомых; местами сильно повреждает посевы кукурузы, сах. свёклы и бахчевых культур.

ГРЕБЕ́ННИК (*Cynosurus*), род растений сем. злаков. Многолетние или однолетние травы с линейными листьями. Колоски в густых односторонних метёлках, наружные в виде гребневидно-рассечённых листочков, стерильны, внутренние — с 2—5 обоеполыми анемофильными цветками. Зерновки в цветковых чешуях. Распространяются животными или ветром. 8—10 видов, в Евразии, Сев. Африке, преим. в Средиземноморье; в СССР—3 вида. Г. обыкновенный (*C. cristatus*) — на лугах Европ. части и Кавказа.

ГРЕБЕНЩИ́К, тамарикс, тамариск (*Tamarix*), род растений сем. гребенщиковых. Кустарники или деревья выс. до 3—10 м, с многочисл. тонкими и длинными ветвями. Листья мелкие, дл. 1—5 мм, от ланцетных и шиловидных до чешуевидных, голубоватые или сероватые. Цветки розовые и фиолетовые, реже белые. Семена часто с пучком волосков на верхушке. Св. 60 (по др. данным, ок. 90) видов, на Ю. Евразии (до Индии) и на С.-В. Африки; в СССР — ок. 30 видов, преим. в Ср. Азии, где они часто определяют ландшафт местности. Мн. виды солеустойчивы благодаря солевыводящим желёзкам на листьях. Медоносы. Молодые ветви — корм верблюдов, овец, коз. Древесина идёт на поделки, топливо. Разводят как декоративные, для закрепления песков, живых изгородей.

ГРЕБЕНЩИКО́ВЫЕ, порядок (Tamaricales) и семейство (Tamaricaceae) двудольных растений. Происходят, вероятно, от фиалковых. Небольшие деревья, кустарники, полукустарники, реже травы. Листья обычно мелкие, часто чешуевидные или шиловидные. Цветки мелкие, обоеполые, с двойным околоцветником, в разнообразных соцветиях, реже одиночные. Развит нектарный диск. Плод — коробочка, семена крылатые или с длинными волосками, с прямым зародышем и б. ч. с эндоспермом. 3 сем.: фукьериевые (Fouquieriaceae), франкениевые (Frankeniaceae) и Г., или тамариксовые. В сем. Г. 4 рода, ок. 120 видов, в умеренных и субтропич. поясах Сев. полушария, гл. обр. в Средиземноморье, в Центр. и Ср. Азии; кустарники, полукустарники или небольшие деревья, растущие на засолённых почвах — в степях, полупустынях и пустынях, по берегам водоёмов, на сухих склонах гор. В СССР — 3 рода (св. 40 видов): гребенщик, реомюрия (*Reaumuria*) и мирикария (*Myricaria*). Г.— насекомоопыляемые растения (редко самоопыление). Нек-рые виды разводят как декоративные.

ГРЕБЕ́ШКИ (Pectinidae), семейство морских двустворчатых моллюсков. Раковина округлая, ребристая, иногда с шипами. Нижняя створка выпуклая, верхняя — плоская или слегка вогнутая. Развитые по краю мантии глаза (неск. десятков) реагируют на изменение освещённости, предупреждая об опасности. Осевшая молодь может прикрепляться к субстрату биссусом. У взрослых форм нога редуцирована, они свободно лежат на дне. Способны активно перемещаться («перепархивать») в толще воды, с силой выталкивая воду из раковины. Неск. десятков видов. Широко распространены почти во всех морях и океанах. В СССР — 15 видов, в Чёрном м., сев. и дальневост. морях. Обитают на песчаных и илистых грунтах (от уреза воды до абиссали). Детритофаги. Пища морских звёзд, осьминогов и др. Съедобны. Объект промысла (годовой вылов ок. 0,4 млн. т) и аквакультуры; в СССР (на юге Д. Востока) наиб. важен приморский Г. (*Patinopecten yessoensis*). В средние века раковина *Pecten jacobaeus* считалась знаком доблести у крестоносцев и пилигримов. См. рис. 13 при ст. *Двустворчатые моллюски*, а также рис. 22 в табл. 31.

ГРЕБЛЯ́КИ (Corixidae), семейство клопов. Дл. 1,5—16 (чаще 5—7) мм. Передние ноги с палочко- или лопаточковидной 1-члениковой лапкой, задние — плавательные, с густыми волосками. Ок. 600 видов, в СССР — ок. 50 видов. В озёрах, реках, временных водоёмах. Хорошо плавают и летают; обычно летят на свет. Питаются водорослями и мелкими водными животными. В СССР обычен Г. штриховатый (*Sigara striata*). См. рис. 4 в табл. 30 Б.

ГРЕБНЕВИ́КИ (Ctenophora), тип морских беспозвоночных раздела радиальных. Тело прозрачное, студенистое, овальной, яйцевидной, сигарообразной или другой формы. На одном полюсе тела рот, на другом — орган равновесия (статоцист). Пространство между покровным (эктодермальным) и пищеварительным (энтодермальным) эпителием заполнено студенистой мезоглеей. Рот ведёт в глот-

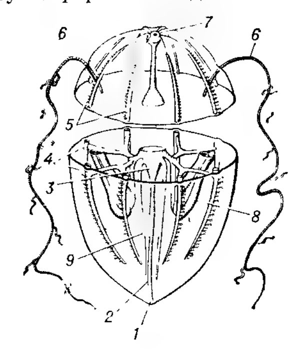


Схема строения гребневика: *1* — ротовое отверстие; *2* — глотка; *3* — желудок; *4* — меридиональные каналы; *5* — ряды гребных пластинок; *6* — щупальца; *7* — аборальный орган; *8* — влагалища щупалец; *9* — каналы, идущие к оральному полюсу.

ку и желудок, от к-рого отходит система каналов. В отличие от книдарий Г. движутся с помощью 8 рядов гребных пластинок (пучки склеенных ресничек) и лишены стрекат. клеток (отсюда одно из прежних их назв.— Acnidaria, или нестрекающие). Гермафродиты. Развитие с личинкой. 1 класс, 2 подкласса: щупальцевые (Tentaculifera) с 5 отрядами и бесщупальцевые (Atentaculata) с 1 отрядом. Ок. 100 видов, во всех морях, от поверхности до батиали. Плавающие, ползающие или сидячие животные. Питаются преим. планктоном, иногда икрой и мальками рыб. Пищу захватывают ртом или с помощью длинных ветвящихся щупалец, покрытых клейкими клетками. Нек-рые виды (*Beroe*) поедают других Г., а сами служат пищей тресковых рыб. Многие способны светиться.

ГРЕГАРИ́НЫ (Gregarinia), подкласс простейших класса споровиков. Специфичные паразиты кишечника и полости тела беспозвоночных (черви, насекомые и др.) и оболочников. Размеры от 10 мкм до 16 мм. Органеллы движения отсутствуют (скользящие движения обусловлены волнообразными сокращениями продольных складок пелликулы). Тело мн. Г. расчленено на отделы: задний—дейтомерит, содержащий ядро, и передний—протомерит, несущий эпимерит (или мукрон). Последний служит для закрепления в тканях хозяина и выполняет функцию клеточного рта. Св. 150 родов, 800—1000 видов. Большинство Г. (настоящие Г.— Eugregarinida) размножаются половым путём. У менее многочисленных отрядов архигрегарин (Archigregarinida) и неогрегарин (Neogregarinida) гаметогенезу предшествует бесполое размножение. Распространяются Г. на стадии ооцист, к-рые выделяются из кишечника животного-хозяина во внеш. среду и могут стать источником заражения нового хозяина.

ГРЕЙПФРУ́Т (*Citrus paradisi*), вечнозелёное дерево рода цитрус. Известен только в культуре. Тепло- и влаголюбивое растение субтропиков. Плоды с массой до 6 кг располагаются гроздевидно (до 12 в кисти). Вероятно, естественный гибрид помпельмуса и апельсина сладкого, возникший неск. столетий назад в Вест-Индии. Возделывается как плодовое растений гл. обр. в США, а также в Японии, Индии; в СССР — на Черномор. побережье Кавказа.

ГРЕМУ́ЧИЕ ЗМЕ́И, гремучники, 2 рода змей сем. ямкоголовых: настоящие гремучники (*Crotalis*) и карликовые гремучники (*Sistrurus*). Г. з. в угрожающей позе при быстрых колебаниях кончика хвоста с погремушкой из роговых чехликов издают характерный сухой треск, слышный на расстоянии до 30 м. В роде *Crotalis* 28 видов, из к-рых самый крупный — ромбический гремучник (*C. adamanteus*) дл. до 2,4 м; в роде *Sistrurus* 3 вида. Большинство Г. з. населяет Сев. Америку, 1 вид — каскавела (*C. durissus*) обычен в Юж. Америке. Активны в сумерках и ночью. Днём укрываются под камнями и в норах грызунов. Питаются преим. мелкими млекопитающими. Яйцеживородящие. Укусы Г. з. смертельны для мелких животных и опасны для крупных животных и человека. Яд используют в медицине. 2 вида в Красной книге МСОП. См. рис. 18 в табл. 43.

ГРЕ́НА (от франц. graine, букв.— семя, зерно), кладки яиц тутового (*Bombyx mori*), а также китайского (*Antheraea perni*) и японского (*A. jamamai*) дубовых шелкопрядов, разводимых для получения шёлка. Яйцо тутового шелкопряда весит 0,5—0,7 мг, кладка из 500—600 яиц — 280—380 мг, в 1 г 1500—2000 яиц. У дубовых шелкопрядов Г. крупнее: в 1 г ок. 120 яиц. На стадии Г. шелкопряды зимуют, однако у китайского дубового, дающего 2 поколения в год, первое из них — с незимующей Г.

ГРЕНЛА́НДСКИЙ КИТ, полярный кит (*Balaena mysticetus*), млекопитающее сем. гладких китов. Дл. до 21 м. Туловище толстое, с шейным перехватом. Окраска чёрно-серая, низ головы часто белый. Спинного плавника нет, грудные плавники широкие, пятипалые. Голова крупная (до $^1/_3$ дл. тела), ротовая щель круто изогнута в виде дуги. Пластины китового уса чёрные, выс. до 4,5 м, 300—400 пар. Имел кругополярный ареал; сохранился лишь у берегов Гренландии (шпицбергенская популяция — видимо, неск. десятков особей) и у берегов Чукотки и Аляски (берингово-чукотская — восстановлена от неск. сотен до 3 тыс. особей). В СССР — изредка в Чукотском, Беринговом и Охотском морях. Заходит в плавучие льды. Промысел запрещён с 1946. В Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 1 в табл. 39.

ГРЕНЛА́НДСКИЙ ТЮЛЕ́НЬ (*Pagophilus groenlandica*), млекопитающее сем. тюленевых. Единств. вид рода. Дл. до 2 м, масса 150—160 кг. Новорождённый Г. т.— белёк (дл. ок. 80 см) — желтовато-белый. У взрослых на светлом фоне два крыловидных чёрных (у самца) или бурых (у самки) пятна. Голова чёрная. В сев. части Атлантич. ок. и прилегающих водах Сев. Ледовитого ок., в СССР — Белое, Баренцево и зап. часть Карского моря (до Сев. Земли). В период размножения и линьки образуется 3 популяции (стада): беломорская, ньюфаундлендская и янмайенская (норвежская). Совершает регулярные дальние сезонные миграции. Пища — рыба, беспозвоночные. Размножение на больших прочных льдинах. Беременность 11—11,5 мес. Макс. продолжительность жизни ок. 40 лет. Из-за интенсивного промысла общая численность Г. т. резко сократилась — с 7—10 млн. особей (по разл. оценкам) в сер. 1950-х гг. до 1,75—2,5 млн. в сер. 1960-х гг. Промысел всюду был ограничен. Численность беломорской популяции стала возрастать и на начало 1980-х гг. оценивается примерно в 800 тыс. особей (в 60-х гг.— 220—300 тыс.). См. рис. 13, 14 в табл. 40.

ГРЕ́ЦКИЙ ОРЕ́Х (*Juglans regia*), листопадное дерево рода орех. Выс. стволов до 20—35 м, диам. до 2 м. Листья дл. 20—40 (70) см, из 5—11 листочков. Тычиночные цветки в длинных серёжках, женские по 2—4 на верхушках побегов. Опыление преим. ветром. Плод — ложная костянка. Растёт в умеренном и субтропич. поясах (на Балканском п-ове, в М. Азии, Иране, Афганистане, зап. части Гималаев и Тибета; в СССР — в горах Ср. Азии и в Закавказье). В культуре в США, Зап. Европе, в СССР. Плодоносить начинает чаще на 8—10-й год. Живёт 400 и более лет. В Ср. Азии образует леса и редколесья с участием яблони, груши и можжевельника на выс. 1000—2300 м. Древняя орехоплодная культура. Ценится за красивую древесину и съедобные плоды. В СССР возделывается на Кавказе, в Крыму, на Украине, в Ср. Азии.

ГРЕЧИ́ХА (*Fagopyrum*), род одно- и многолетних травянистых растений сем. гречишных. Для обоеполых цветков характерна гетеростилия, способствующая перекрёстному опылению. 4—5 (по др. данным, до 8) видов, в умеренном поясе Евразии. В СССР — 2 вида: Г. татарская (*F. tataricum*) — сорное растение, и Г. кустарниковая (*F. suffruticosum*) — многолетнее растение, эндемичное для Сахалина. В культуре Г. посевная (*F. esculentum*, или *F. sagittatum*) — однолетнее растение выс. св. 50 см. Светло-розовые цветки богаты нектаром, плоды — крахмалом. Крупяная и медоносная культура. Родина этого вида — Центр. Азия, где она введена в культуру более 4 тыс. лет назад; на терр. СССР возделывается с 1—2 вв. н. э. См. рис. 1 при ст. *Гречишные* (стр. 160).

ГРЕЧИ́ШНЫЕ, порядок (Polygonales) двудольных растений и его единств. семейство (Polygonaceae). Г. близки к гвоздичным и, вероятно, имеют общее с ними происхождение. Травы, кустарники или лианы, иногда небольшие деревья. Листья б. ч. очередные и цельные, при основании обычно с трубчатым перепончатым раструбом, образованным прилистниками (характерная особенность Г.). Цветки мелкие, б. ч. обоеполые, 3-, редко 2-членные, безлепестные, ветро- и насекомоопыляемые, иногда и автогамные, в соцветиях. Чашелистиков 3—6. Тычинок б. ч. 6. Плод — орешковидный. Ок. 30 родов, ок. 800 видов, почти по всему земному шару, но преим. в умеренном поясе Сев. полушария; произрастают в самых разнообразных экологич. условиях. В СССР — св. 300 видов из 9—11 родов, в т. ч. гречиха, горец, ревень, щавель, джузгун, курчавка (*Atraphaxis*) и др. Пищ., лекарств., медоносные, дубильные, красильные, декор. растения. См. рис. на стр. 160.

ГРЕ́ЧКА (*Paspalum*), род растений сем. злаков. Многолетние, реже однолетние травы с линейными листьями. Колоски с 1 обоеполым анемофильным цветком, расположены двумя рядами по одну сторону колосовидных веточек. Зерновки в блестящих кожистых цветковых чешуях, обычно распространяются животными. Ок. 400 видов, в тропич. и субтропич. поясах обоих полушарий. Нередко играют существ. роль в растительности саванн. В СССР — 4 занесённых или интродуцир. вида (сорняки плантаций субтропич. культур). Г. двуколосая (*P. paspaloides*) обычна в Закавказье, найдена в Крыму и Ср. Азии. Г. расширенная (*P. dilatatum*) — кормовое и газонное растение. Г. ямчатая (*P. scrobiculatum*) культивируется в странах Юж. Азии (даёт крупу «кодо», или «кодра»).

ГРИБ-ЗО́НТИК (*Macrolepiota*), род шляпочных грибов семейства агариковых. Отличаются крупными размерами. Шляпка (диам. от 6 до 25 см) у молодых грибов яйцевидная, у зрелых — зонтиковидная, с выступающим бугром в центре, б. ч. сухая, белой, бурой, желтоватой окраски, покрыта крупными коричневыми чешуйками. Пластинки чисто-белые (чем отличаются от шампиньонов), свободные, около ножки часто срастаются, образуя кольцевидное утолщение — коллариум. Ножка полая или плотная, к основанию расширенная, с широким подвижным кольцом, покрыта, как и шляпка, крупными чешуйками. Ок. 10 видов. Распространены почти повсеместно. Растут с июля по сентябрь в редких лесах, на полянах, опушках, вырубках, по краю дорог, часто образуют ведьмины кольца. Наиб. известны 2 вида: Г.-з. пёстрый (*M. procera*), с серовато-бурой шляпкой, более тёмной к центру, по краю хлопьевидной, и Г.-з. белый (*M. excoriata*),

Гречишные: *1* — гречиха (*Fagopyrum esculentum*), цветущая ветвь, *а* — цветок, *б* — он же в разрезе, *в* — плод; *2* — горец бальджуанский (*Polygonum baldshuanicum*): *а* — цветок; *3* — горец живородящий (*P. viviparum*) с выводковыми почками в соцветии; *4* — щавель обыкновенный (*Rumex acetosa*); *5* — джузгун древовидный (*Galligonum arborescens*), ветвь с плодами.

меньших размеров (диам. шляпки до 10 см), обильно растущий на гумусных степных и луговых почвах (иногда наз. Г.-з. луговой). Все виды съедобны, с приятным вкусом и запахом.

ГРИБНЫ́Е КОМАРЫ́ (Mycetophilidae), семейство двукрылых подотр. длинноусых. Дл. 3—7 мм. Ок. 2500 видов, распространены широко в лесах, особенно сырых лиственных; в СССР — св. 500 видов. Взрослые Г. к. многочисленны весной и осенью. Мн. виды зимуют во взрослом состоянии и встречаются зимой на снегу во время оттепелей. Личинки безногие, с явственной головой, развиваются в грибах, в т. ч. в миксомицетах, а также в пронизанной мицелием древесине и лесной подстилке, под корой; питаются мицелием и плодовыми телами шляпочных грибов (составляют осн. массу «червей» в грибах); нек-рые живут в пещерах.

ГРИБОВИКИ́ (Erotylidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 2—30 мм. Тело обычно овальное, выпуклое, сверху голое, усики булавовидные. Окраска часто яркая. Св. 2 тыс. видов, преим. в тропич. лесах, особенно в Америке. В СССР — до 60 видов, б. ч. в широколиств. лесах. Жуки и личинки питаются древесными грибами, распространяя их споры. В Европ. части — двуточечный Г. (*Dacne bipustulata*) дл. 2,2—3,5 мм. См. рис. 54 в табл. 28.

ГРИБОЕ́ДЫ (Mycetophagidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 2—6 мм. Тело овальное, выпуклое, покрыто тонкими волосками. Окраска бурая или чёрная, надкрылья обычно со светлым рисунком. Ок. 200 видов, в СССР — св. 30, б. ч. из рода *Mycetophagus*. Жуки и личинки живут в грибах и гнилой древесине, питаются гл. обр. мицелием.

ГРИБЫ́ (Fungi, Mycota, Mycophyta, Mycetalia), низшие эукариоты, одно из царств живых организмов. Традиционно Г. относили к низшим растениям. Своеобразие Г. определяется сочетанием признаков как растений (неподвижность, неограниченный верхушечный рост, способность к синтезу витаминов, наличие клеточных стенок), так и животных (гетеротрофный тип питания, наличие хитина в клеточных стенках, запасных углеводов в форме гликогена, образование мочевины, структура цитохромов), а также особым циклом развития (смена ядерных фаз, наличие дикарионов, гетерокариоза, парасексуального процесса). Г.— одноклеточные (часто микроскопич.) или многоклеточные, разнообразные по размерам и строению организмы; гетеротрофы (абсорбтивный тип питания), аэробы. Вегетативное тело (мицелий) состоит из системы ветвящихся нитей (гиф), развивающихся на поверхности или внутри субстрата и имеющих с ним большую поверхность соприкосновения, что обеспечивает осмотич. поглощение питат. веществ. У нек-рых паразитных форм мицелий отсутствует, а тело Г. представлено плазмодием или псевдоплазмодием. Гифы Г., плотно переплетаясь, образуют ложную ткань — плектенхиму (отличается от настоящей ткани высших растений, образованной делением клеток в 3 направлениях), из к-рой формируются склероции, ризоморфы (служащие гл. обр. для перенесения неблагоприятных условий), а также плодовые тела. Клетки большинства Г. покрыты жёсткой оболочкой, основу к-рой б. ч. составляют хитин, глюканы с примесью белков, липидов и полифосфатов, у оомицетов — целлюлоза и глюканы. Клетки, как правило, многоядерные. Ядра с двойной мембраной. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Многим Г. свойственны все типы размножения, нередко закономерно чередующиеся. Вегетативное размножение осуществляется участками мицелия или специализир. фрагментами (оидиями, хламидоспорами), у дрожжей и нек-рых др. Г.— часто почкованием. Наиб. распространено бесполое размножение спорами (зооспорами, спорангиоспорами, конидиями). У низших Г. половой процесс — изо- и гетерогамия; у сумчатых — слияние муж. и жен. клеток антеридия и архикарпа; у базидиальных — самотогамия с образованием базидий. У несовершенных грибов известны гетерокариоз (см. *Гетерокарион*) и парасексуальный процесс. В жизненном цикле одного вида Г. возможны различные в морфологич. и функц. отношениях стадии развития (*плейоморфизм*). Характер полового спороношения и форма плодовых тел — основа для определения систематич. положения Г. Царство Г. разделяют на 3 отдела: настоящие Г. (Eumycota), оомицеты (Oomycota) и слизевики (Myxomycota). Настоящие Г. делят на классы: хитридиевые Г., зигомицеты, аскомицеты, базидиомицеты, несовершенные Г. Ок. 100 тыс. видов, в т. ч. св. 100 видов съедобных. Одна из наиб. крупных экологич. групп — почвенные Г., играющие важную роль в минерализации органич. вещества и образовании гумуса. К специализир. экогруппам Г. относятся: кератинофилы, копрофилы, ксилотрофы, карбофилы, гербофилы, хищные грибы (способные улавливать нематод и питаться ими), микофилы, фитопатогены. Мн. Г. вступают в симбиоз с корнями высших растений, образуя микоризу. Нек-рые Г. (в осн. аскомицеты) объединены с водорослями в сложные организмы — лишайники. Большинство Г. недолговечны, однако есть формы, у к-рых мицелий (мн. шляпочные Г.) или плодовые тела (трутовые Г.) многолетние. Происхождение Г., как полагают, полифилетично: разные классы происходят от разл. жгутиконосных и амёбоидных предков.

● Жизнь растений, т. 2 — Грибы, М., 1976; Курс низших растений, М., 1981; Burnett J. H., Fundamentals of mycology, 2 ed., L., 1976.

ГРИ́ВИСТЫЙ БАРА́Н (*Ammotragus lervia*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела до 165 см, выс. в холке до 100 см, масса до 140 кг. У самцов рога дл. до 80 см, у самок до 40 см. На груди и на верх. части передних ног длинные волосы (грива, или подвес). Обитает в каменистых горных пустынях Сев. Африки. Акклиматизирован в США. Гон в ноябре. Детёнышей в помёте 1—3. Продолжительность жизни до 12 лет. Делаются попытки акклиматизации в СССР. См. рис. 21 при ст. *Полорогие*.

ГРИ́ВИСТЫЙ ВОЛК (*Chrysocyon brachyurus*), млекопитающее сем. волчьих. Единств. вид рода. Туловище сравни-

тельно короткое (ок. 125 см), ноги длинные (выс. в плечах ок. 75 см). Хвост пушистый (дл. ок. 30 см), уши большие. Общая окраска желтовато-рыжая. Шерсть на загривке и верх. части шеи образует гриву (отсюда назв.). Обитает на Ю. Бразилии, на В. Боливии, в Уругвае, Парагвае и на С.-В. Аргентины. Держится поодиночке. Детёнышей 2, иногда 3. Питается мелкими позвоночными, плодами. Иногда нападает на овец. Всюду малочислен, в Красной книге МСОП.

ГРИ́ЗЛИ, подвид бурого медведя; обитает в Сев. Америке. Ранее считался отд. видом. В Красной книге МСОП.

ГРИЗО́НЫ (*Grison*), род куньих. Дл. тела 40—55 см, хвоста 15—19 см. Туловище вытянутое, ноги короткие. Верх. сторона тела сероватая или буроватая, на боках по белой полосе, низ тела тёмный. 2 вида, в Америке к Ю. от Мексики. При преследовании выбрызгивают струю вонючей жидкости из анальных желёз. Держатся группами. Лазают по деревьям и плавают. Детёнышей 2—4. Питаются мелкими позвоночными. Активны круглосуточно. Иногда наносят ущерб птицеводству. Легко приручаются; держат в домах вместо кошек. Объект охоты (мех).

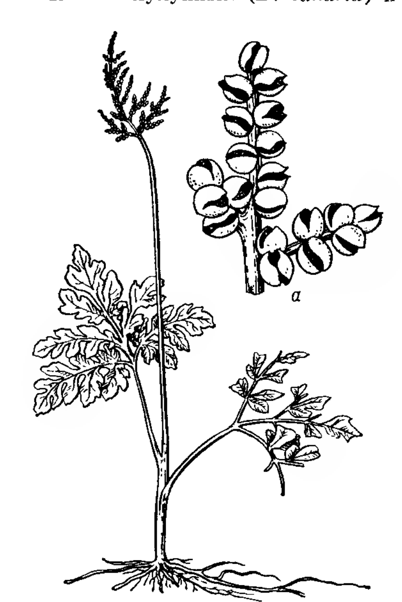
ГРИЛЛОБЛАТТИ́ДЫ, т а р а к а н о с в е р ч к и (Grylloblattida), отряд насекомых с неполным превращением. Древние формы, сочетающие признаки неск. отрядов (таракановых, прямокрылых и др.); известны с карбона («живые ископаемые»). Бескрылые, тело длинное (ок. 20 мм). Голова крупная, с длинными многочлениковыми усиками. На конце брюшка 5—8-члениковые церки, у самок — яйцеклад. 10 видов, в горных р-нах умеренных широт Азии и Сев. Америки. Обитают под камнями, в покрытых мхом пнях, в стволах поваленных деревьев; всеядны, активны ночью. В СССР в реликтовых тиссовых лесах на юге Приморья найдены 2 вида: тараканосверчок Дьяконова (*Grylloblattina djakonovi*) и галлоизиана Куренцова (*Galloisiana kurentzovi*); оба в Красной книге СССР.

Тараканосверчок Дьяконова, самка.

ГРИ́НДЫ, ш а р о г о л о в ы е д е л ь ф и н ы (*Globicephala*), род дельфинов. Дл. до 6,5 м, масса до 2 т. Окраска тёмная, со светлым пятном на груди и полосой на брюхе. Голова шарообразная. Грудные плавники узкие и длинные, спинной плавник широкий, сдвинут в переднюю половину тела. 3 вида: обыкновенная Г. (*G. melaena*) — в умеренном поясе сев. части Атлантич. ок.; чёрная Г. (*G. scammoni*) — в сев. части Тихого ок.; тропическая Г. (*G. macrorhyncha*) — в тёплых поясах Мирового ок. У обыкновенной Г. беременность ок. 16 мес, лактация ок. 2 лет. Питаются рыбой и головоногими моллюсками. Хорошо переносят неволю в океанариумах. См. рис. 18 в табл. 39.

ГРИ́ФЫ (Aegypiinae), подсемейство ястребиных. Дл. 95—114 см. Голова и шея покрыты лишь коротким пухом для защиты от загрязнения при поедании внутренностей трупов (исключение — бородач и пальмовый Г.—*Gypohierax angolensis*, питающийся плодами масличной пальмы). Крылья широкие, приспособленные к длит. парению в поисках падали — осн. пищи большинства Г. Ноги пригодны лишь для ходьбы и бега, носить в них добычу может только бородач. Корм птенцам приносят в зобе. 10 родов, 14 видов, в Юж. Европе, Африке и Юж. Азии. В СССР — 5 видов: чёрный Г. (*Aegypius monachus*), бородач, сипы (белоголовый и кумай) и стервятник. Обитатели как гор, так и открытых, преим. засушливых, областей. Гнездятся на скалах, иногда на деревьях, часто колониями. В кладке 1 яйцо. Крайне полезны как естеств. санитары. Численность ряда видов резко сокращается (особенно в Европе). Бородач и кумай — в Красной книге СССР. *Американские грифы* — отдельный подотряд соколообразных.

ГРОЗДО́ВНИК (*Botrychium*), род папоротниковидных сем. ужовниковых (Ophioglossaceae). Наземные травы с короткими вертикальными подземными корневищами. Листья из двух частей: стерильной, обычно перисто- или тройчаторассечённой, и фертильной, метельчато разветвлённой. Шаровидные спорангии — по бокам и на верхушках сегментов фертильной части листьев. Гаметофит подземный, микоризный. 35—40 видов, по всему земному шару от лесотундры до тропиков. Растут в лесах и на открытых местах. В СССР — 7 видов. Наиб. известны Г. полулунный (*B. lunaria*) и Г. многораздельный (*B. multifidum*). Мн. Г.— редкие реликтовые растения. Г. простой (*B. simplex*) — в Красной книге СССР.



Гроздовник многораздельный; *а* — спороносные сегменты.

ГРУДИ́НА (sternum), часть скелета наземных позвоночных, дающая опору плечевому поясу. У амниот Г. соединяется также и с рёбрами, образуя грудную клетку. У земноводных Г. непарная, хрящевая или костная, у пресмыкающихся — хрящевая и в ней, напр. у крокодилов, намечается деление на отделы. У птиц Г. пельная, окостеневает, обычно несёт киль. У млекопитающих обычно состоит из 3 отделов — рукоятки, тела (часто в виде отд. сегментов) и мечевидного отростка. См. рис. при ст. *Скелет*.

ГРУДНА́Я КЛЕ́ТКА (thorax), часть осевого скелета амниот, образованная соединением грудных позвонков, грудных рёбер и грудины в единую систему. Возникла впервые у пресмыкающихся в связи с прогрессивным развитием органов движения (опора плечевого пояса) и дыхания.

ГРУДНА́Я ПО́ЛОСТЬ (cavum thoracis, cavum pectoris), передняя часть полости тела у млекопитающих (у человека — верхняя). Отделена от брюшной полости диафрагмой, выстлана серозной оболочкой — плеврой. В Г. п. помещаются дыхат. пути, лёгкие, пищевод, сердце, вилочковая железа, бронхиальные и лимфатич. узлы. Форма Г. п. зависит от формы грудной клетки и от положения диафрагмы.

ГРУДЬ (pectus), передний (у животных) или верхний (у человека) отдел туловища. Форма Г. у позвоночных обусловливается её скелетом — грудной клеткой, плечевым поясом и расположенными на поверхности грудной клетки мышцами. У членистоногих Г. (thorax) — отдел тела между головой и брюшком. У насекомых Г. состоит из 3 сегментов — передне-, средне- и заднегруди,— на каждом из к-рых расположено по паре ног, у крылатых насекомых во взрослом состоянии на средне- и заднегруди — по паре крыльев.

ГРУЗДЬ, группа видов грибов из рода млечник. Наиб. ценный — Г. настоящий (*Lactarius resimus*) с белой, слегка желтеющей шляпкой диам. 5—20 см, у молодого гриба выпукло-округлой, у зрелого — широковоронковидной, с пушистым, круто завёрнутым вниз краем. Мякоть плотная, ломкая, с приятным «груздевым» запахом; млечный сок белый, едкий, на воздухе желтеющий. Ножка дл. до 5 см, диам. 2,5 см, голая, у зрелых плодовых тел полая. Распространён в Евразии, в СССР — в Европ. части, Зап. Сибири. Растёт в берёзовых, чаще сосново-берёзовых лесах группами, с июля по сентябрь; обязательный микоризообразователь с берёзой. Используется в пищу только в засоленном виде. Съедобны также Г. жёлтый (*L. scrobiculatus*), менее ценный Г. чёрный (*L. necator*) и Г. перечный (*L. piperetus*).

ГРУ́МИНГ (от англ. groom — чистить лошадь, ухаживать, холить), а л л о г р у м и н г, комфортное поведение млекопитающих, выражающееся в уходе за мехом и адресованное др. особи. Г. характерен для видов, образующих колон. поселения (сурки и луговые собачки из грызунов) или мобильные замкнутые группы (мн. приматы). У этих видов Г. служит механизмом поддержания иерархии, а у приматов — также и элементом полового поведения. У приматов особи, занимающие низкий ранг в иерархии, чистят высокоранговых, самки — самцов, у сурков и песчанок — наоборот. В качестве элемента полового поведения Г. имеет место и у ряда видов, живущих открытыми стадами непостоянного состава (нек-рые полорогие и лошади). У птиц аналогичное поведение наз. *аллопрининг*.

ГРУНТОЕ́ДЫ, водные животные, заглатывающие грунт и использующие в пищу содержащиеся к нём частипы органич. вещества (детрит), мелких животных и растения. Характерны для мест с повышенным содержанием детрита в грунте. Некоторые малощетинковые и многощетинковые черви, личинки двукрылых, сипункулиды и др. Относятся к детритофагам.

ГРУ́ППЫ КРО́ВИ, иммуногенетич. признаки крови, обусловленные специфич. антигенами (изоантигенами) и позволяющие делить кровь особей одного вида на группы. Формируются в раннем периоде эмбрионального развития и не меняются на протяжении жизни. Впервые Г. к. обнаружены у человека (К. Ландштейнер, 1900), а затем почти у всех видов теплокровных животных. Изоантигены находятся в эритроцитах, лейкоцитах, тромбоцитах, плазме крови, большинстве тканей, а нек-рые — в биол. жидкостях (слюне, молоке, желудочном соке, семенной жидкости и др.); по химической природе — гликопротеиды, гликолипиды, полисахариды и т. п. По совокупности генетически детерминированных признаков изоантигены объединяют в независимые друг от друга группы, наз. системами. Напр., у человека известно 15 антигенных систем эритроцитов, каждая из которых насчитывает от двух до неск. десятков изоантигенов, сочетание к-рых создаёт многообразие Г. к. внутри системы. Так, система АВ0 у человека включает 4 осн. Г. к., резус-система — 27 (см. *Резус фактор*). В практике переливания крови, при трансплантации органов и тканей, в судебной медицине (при установлении отцовства, материнства и др.) важное значение имеют 2 антигенные системы эритроцитов (АВ0 и резус-система) и антигены системы лейкоцитов HLA (первые буквы англ. Human Leucocyte Antigens). Дифференцировка крови человека по системе АВ0 на 4 группы основана на комбинациях двух изоантигенов (А и В) в эритроцитах и двух антител (α и β) — в плазме крови. Кровь I группы (буквенное обозначение $0\alpha\beta$) не содержит изоантигенов А и В, а в плазме её присутствуют антитела α и β. Кровь II группы ($A\beta$) содержит изоантиген А и антитело β, III группы ($B\alpha$) — изоантиген В и антитело α, IV группы (АВ) — изоантигены А и В, а антител в плазме не содержит. Антитела α и β наследуются в кореллятивной связи с антигенами в виде трёх сцепленных признаков $0\alpha\beta$, $A\beta$, $B\alpha$. При взаимодействии одноимённых антигенов и антител ($A+\alpha$ и $B+\beta$) происходит агглютинация эритроцитов. Такое взаимодействие, возможное при смешении крови разл. индивидуумов, обусловливает групповую несовместимость. Для определения Г. к. (по реакции агглютинации) используют стандартные сыворотки, а переливание крови проводят с учётом её совместимости. Идеально совместимой для реципиента является кровь той же группы. Кровь I группы (эритромасса) — универсальна, её можно переливать реципиентам всех групп. Людям с кровью IV группы возможно переливание крови любой группы.

Групповая дифференцировка крови достаточно полно исследована и у домашних животных. Разнообразные сочетания антигенов создают десятки и сотни разновидностей Г. к. у животных одного вида. Кровь животных, независимо от её групповой принадлежности, несовместима с кровью человека. Генетич. системы Г. к. используются в практике животноводства для контроля происхождения животных, при анализе генетич. структуры пород, стад и родств. групп, для борьбы с гемолитич. болезнью молодняка. Ведутся поиски возможных генетич. связей Г. к. с хозяйственно полезными признаками с.-х. животных.

● Косяков П. Н., Изоантигены и изоантитела человека в норме и патологии, М., 1974; Машуров А. М., Генетические маркеры в селекции животных, М., 1980; Зотиков Е. А., Антигенные системы человека и гомеостаз, М., 1982.

ГРУ́ША (*Pyrus*), род деревьев или кустарников сем. розовых. Ок. 60 видов, гл. обр. в умеренном и субтропич. поясах Евразии. Осн. центры разнообразия видов — Вост. Азия, М. Азия, Кавказ и Юж. Европа. В СССР — ок. 40 видов, на Ю.-З. Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии и на Д. Востоке, гл. обр. в горных лесах. Растения насекомоопыляемые, размножаются семенами и вегетативно, живут до 150—300 лет. В культуре: Г. обыкновенная (*P. communis*), Г. снежная (*P. nivalis*) и др. Культура Г. зародилась в древности, видимо, в Персии и Армении, откуда через М. Азию попала в Др. Грецию и др. страны Средиземноморья. В СССР известно св. 1500 сортов. Выращивается на всех континентах, особенно широко в Европе. Г. Радде (*P. raddeana*), Г. Средней Азии, или уссурийская (*P. asiae-mediae*), и Г. кайон (*P. cajon*) — в Красной книге СССР.

ГРЫЗУНЫ́ (Rodentia), отряд млекопитающих. Известны с начала палеоцена. Возникли в меловую эпоху, возможно, от общих с насекомоядными предков. Дл. тела от 5 см (мышовки) до 130 см (водосвинка), масса от 6 до 60 кг. Передние конечности 5- или 4-палые, задние 3-, 4-, 5-палые. Большие полушария головного мозга обычно гладкие, терморегуляция несовершенная. 2 пары ср. резцов сильно увеличены, постоянно растут и самозатачиваются при стирании. Клыков нет. Между резцами и коренными — большая диастема. Система отряда окончательно не разработана. Ранее к Г. относили зайцеобразных, ныне выделенных в особый отряд. Более 40 сем., в т. ч. св. 30 современных, ок. 1600 видов (по др. данным, ок. 2000). Распространены повсеместно; в СССР — 14—15 сем., в т. ч. 11 современных: летяговые, беличьи, бобровые (единств. род — бобры), хомяковые, слепышовые, мышиные, соневые, тушканчиковые и др., всего ок. 150 видов, что составляет более половины видов млекопитающих фауны СССР. Наиб. разнообразны и многочисленны в открытых ландшафтах умеренного и субтропич. поясов, особенно в аридных зонах. Многие ведут полуподземный образ жизни, питаясь на поверхности. Роющая деятельность Г. существенно влияет на почвообразование, увеличивая продуктивность растительности. Преим. растительноядные, нек-рые всеядные, насекомоядные и рыбоядные животные. Продолжительность жизни мелких Г. 1,5—2 года, крупных (сурки, бобры) — 4—7 лет. Половая зрелость у мелких Г. наступает в 2—3 мес, у крупных — на 2-м году жизни. Численность мелких Г. (мыши, полёвки), рождающих до 6—8 раз в год по 8—15 детёнышей, может в нек-рые годы возрастать в 100 и более раз, что причиняет ущерб с. х-ву. Мн. Г. (напр., сурки, суслики) — носители возбудителей ряда болезней, опасных для человека. Белка, ондатра и нутрия — ценные объекты пушного промысла. Мн. мышевидные Г. — осн. пища промысловых пушных зверей. 27 видов и 5 подвидов в Красных книгах МСОП и СССР.

● Огнев С. И., Звери СССР и прилежащих стран, т. 4—7, М.— Л., 1940—50; Виноградов Б. С., Громов И. М., Грызуны фауны СССР, М.—Л., 1952; История и эволюция современной фауны грызунов (неоген-современность), М., 1983.

ГУАЙЯ́ВА (*Psidium guajava*), вечнозелёное дерево сем. миртовых. Выс. 3—6 м. Растёт в тропич. Америке, культивируется во многих тропич. странах. Кисло-сладкие сочные ароматные плоды (размером с яблоко) используют в пищу в сыром и переработанном виде. В СССР Г. выращивают в питомниках на Черномор. побережье Кавказа.

ГУАНА́КО (*Lama guanicoe*), млекопитающее рода лам. Дл. тела 120—175 см, выс. в холке 90—100 см; масса 48—96 кг. Тело покрыто буроватой шерстью (дл. 6—10 см). Обитает в пампе и на сухих полупустынных высокогорьях Анд (от юж. Перу до Огненной Земли). Стадное животное. Объект охоты (ради мяса и шкуры); численность сокращается. Предок домашней ламы.

ГУАНИ́Н, 2-амино-6-оксипурин, пуриновое основание. Наряду с аденином и пиримидиновыми основаниями содержится во всех живых клетках в составе нуклеиновых к-т (ДНК и РНК). Структурный компонент низкомолекулярных коферментов, исходное вещество при биосинтезе птеринов, рибофлавина, фолиевой к-ты. Нуклеотид Г. (гуанозинтрифосфат, ГТФ) участвует в синтезе белка, активации жирных к-т, цикле трикарбоновых к-т, глюконеогенезе. Важная регуляторная роль принадлежит циклическому гуанозинмонофосфату (см. *Циклические нуклеотиды*). В значит. кол-вах Г. обнаружен в экскрементах паукообразных (у них Г.— конечный продукт азотистого обмена) и птиц, в чешуе и коже рыб, пресмыкающихся и земноводных. При дезаминировании аденозиндезаминазой Г. превращается в ксантин. См. формулу при ст. *Нуклеотиды*.

ГУАНОЗИ́Н, нуклеозид, состоящий из пуринового основания гуанина и сахара рибозы. Широко распространён в живых организмах в составе РНК. Фосфорные эфиры Г. (гуанозинфосфорные к-ты) играют важную роль в обмене веществ. Г. образуется при распаде РНК и гуаниловых нуклеотидов. См. формулу при ст. *Нуклеотиды*.

ГУАНОЗИНМОНОФОСФА́Т, гуаниловая кислота, нуклеотид, состоящий из гуанина, рибозы и остатка фосфорной к-ты. См. *Гуанозинфосфорные кислоты*.

ГУАНОЗИНФО́СФОРНЫЕ КИСЛО́ТЫ, гуанозинфосфаты, нуклеотиды, состоящие из гуанина, рибозы и остатков фосфорной к-ты. Гуанозин-5′-монофосфат (ГМФ, гуаниловая к-та) широко распространён в живых организмах. При синтезе пуринов ГМФ образуется из ксантозинмонофосфорной к-ты и является исходным соединением для синтеза других Г. к. Гуанозин-5′-дифосфат (ГДФ) возникает при фосфорилировании ГМФ или дефосфорилировании гуанозин-5′-трифосфата (ГТФ). В организме обнаружены ГДФ-производные сахаров: активированные формы маннозы, глюкозы, фукозы и рамнозы. ГТФ — высокоэнергетич. соединение; участвует в синтезе белка, глюконеогенезе, активации жирных к-т, образовании адениловой к-ты из инозиновой к-ты и в др. процессах; субстрат для синтеза РНК. Образуется при фосфорилировании ГДФ (при окислении α-кетоглутаровой к-ты в цикле трикарбоновых к-т, в реакциях, катализируемых нуклеозиддифосфокиназами и т. д.). При действии гуанилатциклазы из ГТФ образуется циклический ГМФ (см. *Циклические нуклеотиды*). Дезоксигуанозин-5′-монофосфат (дГМФ), содержащий 2-дезоксирибозу, входит в состав ДНК, а дезоксигуанозин-5′-трифос-

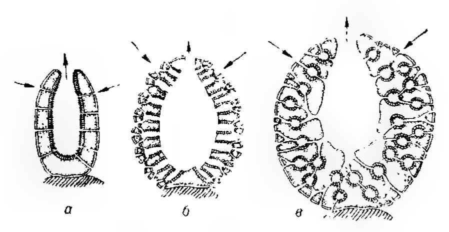
Грызуны. Сем. беличьи: *1* — обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*); *2* — тонкопалый суслик (*Spermophilopsis leptodactylus*); *3* — бурундук (*Tamias sibiricus*); *4* — крапчатый суслик (*Citellus suslicus*); *5* — мексиканская луговая собачка (*Cynomys mexicanus*); *6* — сурок Мензбира (*Marmota menzbieri*). Сем. летяговые: *7* — летяга (*Pteromys volans*). Сем. гоферовые: *8* - равнинный гофер (*Geomys bursarius*). Сем. бобровые: *9* — бобр (*Castor fiber*). Сем. долгоноговые: *10* — долгоног (*Pedetes cafer*). Сем. хомяковые: *11* — обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*); *12* — джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*); *13* — обыкновенный цокор (*Myospalax myospalax*); *14* — обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis*); *15* — копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*); *16* — сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*); *17* — водяная полёвка (*Arvicola terrestris*); *18* — обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*); *19* — большая песчанка (*Rhombomys opimus*). Сем. слепышовые: *20* — обыкновенный слепыш (*Spalax microphtalmus*). Сем. мышиные: *21* — мышь-малютка (*Micromys minutus*); *22* — пасюк (*Rattus norvegicus*). Сем. соневые: *23* — садовая соня (*Eliomys quercinus*). Сем. селевиниевые: *24* — селевиния (*Selevinia betpakdalensis*). Сем. мышовковые: *25* — лесная мышовка (*Sicista betulina*). Сем. тушканчиковые: *26* — жирнохвостый тушканчик (*Pygerethmus platyurus*); *27* — большой тушканчик (*Allactaga major*). Сем. дикобразовые: *28* — индийский дикобраз (*Hystrix indica*). Сем. амер. дикобразы: *29* — цепкохвостый дикобраз (*Coendou prehensillis*). Сем. свинковые: *30* — морская свинка (*Cavia porcellus*); *31* — патагонская мара (*Dolichotis patagona*). Сем. водосвинковые: *32* — водосвинка (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Сем. шиншилловые: *33* — шиншилла (*Chinchilla laniger*); *34* — вискаша (*Lagostomus maximus*). Сем. нутриевые: *35* — нутрия (*Myocastor coypus*).

фат (дГТФ) служит субстратом ДНК-полимеразы при синтезе ДНК.

ГУАХА́РО, жиряки (Steatornithidae), семейство козодоеобразных. Единств. вид — гуахаро (*Steatornis caripensis*), спорадично распространён в горных лесах севера Юж. Америки. Дл. до 55 см. Клюв сильный, с крючком на конце. Питается плодами и ягодами, склёвывая их на лету с ветвей. Кормится ночью, день проводит в пещерах, где гнездится большими скоплениями (ранее — десятками тысяч пар), устраивая примитивные гнёзда на уступах стен. В пещерах ориентируется с помощью эхолокации. В кладке 2—4 яйца. Птенцы остаются в гнезде 3,5—4 мес, накапливая к концу развития большое количество жира (до $^{1}/_{3}$ массы тела). Неумеренный промысел подросших птенцов (жир используется в пищу) привёл к исчезновению мн. колоний.

ГУБА́Ч (*Melursus ursinus*), млекопитающее сем. медвежьих. Дл. тела до 1,8 м, выс. в холке до 0,9 м, масса до 136 кг. Шерсть чёрная, длинная, образует на шее и плечах подобие гривы; морда грязно-серая, на груди белое полукружие. Рыло длинное и подвижное, губы и язык могут сильно выпячиваться, что позволяет Г. засасывать термитов. Когти длинные, серповидные, приспособленные для лазания по деревьям и разрывания земли в поисках корней растений и гнёзд термитов. Населяет горные леса Индостана и о. Шри-Ланка. Активен преим. ночью. Детёнышей в помёте 1—2, редко 3. Местами Г. вредит плантациям сах. тростника, пчеловодству. В Красной книге МСОП. См. рис. 7 при ст. *Медвежьи*.

ГУ́БКИ (Porifera, или Spongia), тип беспозвоночных. Происходят, вероятно, от колониальных воротничковых жгутиконосцев, образуя слепую ветвь в основании филогенетич. дерева многоклеточных. Возникли в докембрии, наибольшего расцвета достигли в мезозое. Чётко дифференцир. тканей и органов не имеют, отличаются крайне примитивной организацией. Внутри бокаловидного или мешковидного тела (выс. от неск. мм до 1,5 м и более) типичной Г. находится парагастральная (или атриальная) полость, открывающаяся на вершине устьевым отверстием. Г.— двуслойные животные. Поверхностный слой образован плоским эпителием, внутр. слой — жгутиковыми воротничковыми клетками, или хоаноцитами. Между ними залегает бесструктурное вещество — мезоглея, содержащая амёбоциты, колленциты, склеробласты и др. клетки. Почти все Г. имеют скелет, образованный кремнёвыми или известковыми иглами (у роговых Г. он состоит из белкового вещества спонгина). На по-



Различные типы строения губок и их канальной системы: *а* — аскон; *б* — сикон; *в* — лейкон; стрелки показывают направление тока воды.

верхности множество пор, ведущих в каналы, пронизывающие стенки тела. В зависимости от степени развития канальной системы, локализации хоаноцитов и образованных ими жгутиковых камер различают 3 типа строения Г.: аскон, сикон и лейкон. 4 класса (иногда коралловые Г. не выделяют в отд. класс): известковые, коралловые, стеклянные (шестилучевые) и обыкновенные Г.; св. 2500 видов. Все Г.— водные, преим. морские колониальные, реже одиночные животные, ведущие неподвижный образ жизни. Встречаются от прибрежной зоны и почти до макс. глубин океана, наиб. разнообразны и многочисленны на шельфе. В сев. и дальневост. морях СССР св. 300 видов, в Чёрном м.— ок. 30, в Каспийском м.— 1 вид. Жизнедеятельность Г. связана с непрерывным процеживанием через тело воды, к-рая благодаря биению жгутиков множества хоаноцитов поступает в поры и, пройдя систему каналов, жгутиковых камер и парагастральную полость, через устье выходит наружу. С водой в Г. поступают пищ. ча-

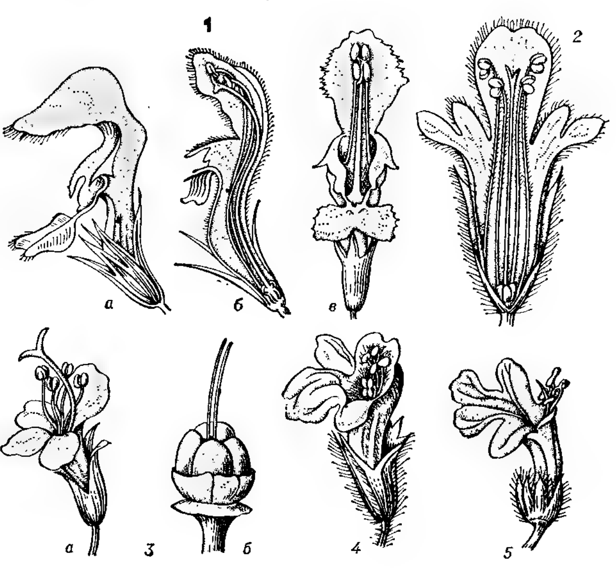
стицы (детрит, простейшие, диатомовые водоросли, бактерии и пр.) и удаляются продукты обмена. Захват пищи производится хоаноцитами и клетками стенок каналов. Большинство Г.— гермафродиты. Из яйца развивается мерцательная личинка (паренхимула или амфибластула), к-рая выходит наружу, плавает, затем оседает на дно и превращается в молодую Г. При метаморфозе наблюдается свойственный только Г. процесс т. н. извращения зародышевых листков, при к-ром клетки наруж. слоя (эктодермы) мигрируют внутрь, а клетки внутр. слоя (энтодермы) оказываются на поверхности. У Г. широко распространены почкование, образование геммул, редукционное деление и др. формы бесполого размножения. Нек-рые кремнероговые губки употребляются как туалетные, для мед. и технич. целей, стеклянные Г.— в качестве украшений.

● Резвой П. Д., Тип губок (Porifera, Spongia), в кн.: Руководство по зоологии, т. 1, М.— Л., 1937.

ГУ́БКИ ОБЫКНОВЕ́ННЫЕ (Demospongiae), класс губок. Известны с кембрия. Наибольшего расцвета достигли в мелу и юре. Скелет образован одноосными или четырёхлучевыми кремневыми иглами. Канальная система лейконоидного типа. Обычно колониальные, реже одиночные формы. Самый многочисл. класс совр. губок. 2 отряда: кремнероговые и четырёхлучевые губки. Ок. 2000 (в водах СССР — св. 300) видов, преим. в морях.

ГУБОНО́ГИЕ (Chilopoda), класс многоножек. Известны с середины карбона. Тело уплощённое в спинно-брюшном направлении, вытянутое, разделено на голову и сегментированное туловище с парой бегательных конечностей почти на каждом сегменте. У основания антенн — скопления простых глазков; нек-рые Г.— слепые. Ротовые конечности — пара мандибул и 2 пары максилл. Первая пара туловищных конечностей (ногочелюсти) с ядовитой железой, открывающейся на вершине когтя. Ноги последней пары длиннее остальных, направлены назад и часто выполняют осязательную или оборонительную и хватательную функции. Коксальные поры последних пар ног (у большинства Г.) выделяют паутину, используемую Г. для пленения жертвы, а при спаривании — для откладки на неё сперматофоров. Г.— раздельнополые; осеменение наружновнутреннее — сперматофорами. По типу постэмбрионального развития (с гемианаморфозом или эпиморфозом) Г. делят соответственно на подклассы анаморфных (Anamorpha) с отрядами костянок и мухоловок, и эпиморфных (Epimorpha) с отрядами землянок и сколопендровых. Ранее их делили по расположению дыхалец (стигм) на 2 подкласса: нотостигмофоры (Notostigmophora) с отр. мухоловок — стигмы на спинной стороне туловища, и плевростигмофоры (Pleurostigmophora) с отр. костянок, землянок, сколопендровых — стигмы по бокам туловища. Ок. 3 тыс. видов, распространены широко, особенно многочисленны в тропиках и субтропиках. В СССР— ок. 300 видов. Г.— активные ночные хищники, днём прячутся в укрытиях. См. рис. 7—10 при ст. *Многоножки.*

ГУБОЦВЕ́ТНЫЕ, яснотковые, порядок (Lamiales) и семейство (Labiatae, или Lamiaceae) двудольных растений. Порядок Г. близок к синюховым. Травы и полукустарники, реже кустарники и деревья. Листья преим. супротивные. Цветки б. ч. неправильные. Венчик спайнолепестный, часто двугубый (отсюда назв.). Гинецей ценокарпный, обычно из 2 плодолистиков. Завязь верхняя. Плод костянковидный или распадающийся на 4 односемянные орешковидные доли. 3 сем.: вербеновые, болотниковые (Callitrichaceae) и Г. В самом обширном сем. Г. ок. 3500 видов (св. 200 родов), распространённых по всему земному шару, особенно многочисленны в Средиземноморье; в СССР — ок. 1000 видов (ок. 70 родов), почти повсеместно, во всех типах местообитаний (редки в тайге и Арктике). Большинство Г.— эфирномасличные растения. Многие (лаванда, мята, розмарин, шалфей, майоран и др.) применяются как пряность, служат для получения эфирных масел. Многие медоносы, нек-рые декор. растения.



Цветки губоцветных: *1* — яснотки белой (*Lamium album*), *а* - вид сбоку, *б* — продольный разрез, *в* - вид спереди с отогнутой верхней губой; *2* — пустырника шерстистого (*Leonurus lanatus*), в развёрнутом виде; *3* — тимьяна (*Thymus*), *а* — общий вид, *б* – завязь с нижней частью столбика; *4* — мелиссы лекарственной (*Mellissa officinalis*); *5* — живучки ползучей (*Ajuga reptans*).

ГУ́БЫ. 1) Г. рта (labia oris) — кожные складки, окружающие ротовое отверстие. Отсутствуют у большинства черепах, птиц и взрослых клоачных в связи с развитием на челюстях рогового клюва. У рыб Г. обычно изобилуют вкусовыми и осязат. органами и помогают захватывать добычу. У большинства земноводных Г. служат для замыкания ротовой полости при дыхании. У пресмыкающихся (змей и ящериц) Г. отчётливо выражены и покрыты снаружи роговыми щитками. У большинства млекопитающих благодаря развитию мускулатуры Г. подвижны (приспособление для сосания у детёнышей и активного захватывания корма у взрослых особей). У слона, свиньи, тапира верх. Г. образует нижнюю сторону хобота или рыла. У человека Г., ограничивающие спереди ротовую полость, образованы кожей и слизистой оболочкой, между к-рыми заключена круговая мышца рта и мелкие мимич. мышцы; строение Г.— один из расовых признаков в антропологии. 2) Большие и малые половые Г. у самок нек-рых млекопитающих.

ГУМЕ́ННИК (*Anser fabalis*), птица сем. утиных. Оперение буровато-серое. Клюв тёмный, с жёлтой или розовой перевязью перед вершиной. Лапы жёлтые или розовые. Масса до 4,5 кг. Распространён в Вост. Гренландии, на С. Евразии, в СССР — в тундре и лесотундре; в Вост. Сибири селится, кроме того, по берегам таёжных водоёмов, доходя на Ю. до р. Амур. Объект охоты. В нек-рых местах численность сокращается.

ГУМОРА́ЛЬНАЯ РЕГУЛЯ́ЦИЯ (от лат. humor — жидкость), один из механизмов координации процессов жизнедеятельности в организме, осуществляемый через жидкие среды организма (кровь, лимфу, тканевую жидкость) с помощью биологически активных веществ, выделяемых клетками, тканями и органами при их функционировании. Важную роль в Г. р. играют *гормоны.* У высокоразвитых животных и человека Г. р. подчинена нервной регуляции, вместе с к-рой составляет единую систему нейрогуморальной регуляции, обеспечивающей нормальное функционирование организма в меняющихся условиях среды.

ГУННЕ́РОВЫЕ (Gunneraceae), семейство двудольных растений порядка камнеломковых. Единств. род — гуннера (*Gunnera*). Обычно гигантские многолетние травы с прикорневыми черешчатыми листьями, часто диам. до 3 м. Цветки очень мелкие, обоеполые или однополые (растения однодомные или двудомные), в крупных метёлках дл. до 2 м. Плод сочный, костянковидный. Ок. 50 видов, в Юго-Вост. Азии, на о-вах Океании, Гавайских о-вах, в тропич. и Юж. Африке, Центр. и Юж. Америке. Растут в сырых горных лесах. Корневища Г.— источник таннинов. Черешки листьев нек-рых Г. используют как овощ.

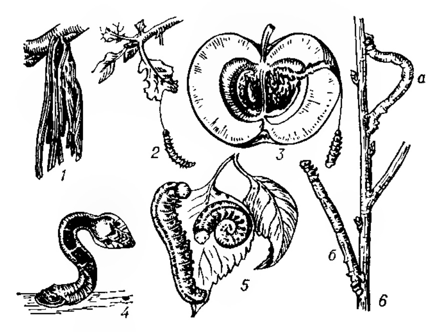
ГУ́ППИ (*Lebistes reticulatus*), рыба сем. пецилиевых. Дл. самцов до 3 см, самок — до 6 см. Самцы стройные, серебристо-серые, с красными, голубыми и чёрными пятнами, самки — с выпуклым брюшком, серебристо-белые. Обитают в пресных водах (в т. ч. болотах) сев. части Юж. Америки и о-вов Барбадос и Тринидад. Питаются комарами (в т. ч. малярийными) и их личинками, икрой, молодью рыб. Выведено много более крупных и разнообразно окрашенных аквариумных пород Г., с разл. формой и величиной спинного (шарфовые) и хвостового (шлейфовые) плавников.

ГУРА́МИ (*Osphoronemus gorami*), рыба сем. лабиринтовых. Дл. до 60 см, тело овальное, сжатое с боков. Первый луч брюшного плавника в виде длинной нити. Окраска серо-желтоватая, старые особи иногда почти чёрные. Распространена в пресных водоёмах Малайского архипе-

лага, акклиматизирована в Индии, Китае и на п-ове Индокитай. Объект разведения для пищ. целей. Молодых Г. иногда содержат в аквариумах. Аквариумисты часто наз. Г. нитеносцем.

ГУСА́РЫ, красные мартышки (*Erythrocebus*), род мартышковых. Крупные, стройные, с длинными конечностями. Дл. тела самцов 60—75 см, хвоста ок. 75 см, масса 8—15 кг; самки много меньше. Волосяной покров густой. Яркий красно-рыжий цвет длинных волос спины и плеч резко сменяется более короткими светлыми, розоватыми на груди, животе и внутр. частях конечностей. 1 вид — красная мартышка, или патас (*E. patas*). Обитают в Африке к Ю. от Сахары, в сухих травянистых и полупустынных местах. Дневные наземные обезьяны, спят на возвышающихся среди равнин камнях или деревьях. Живут небольшими гаремными стадами (до 25—30 особей). Спокойные, осторожные, робкие. В неволе хорошо размножаются. Лабораторные животные.

ГУ́СЕНИЦА (eruca), червеобразная личинка чешуекрылых. Развивается в яйце. Дл. от неск. мм (у ряда молей) до 12 см (у пахучего древоточца *Cossus cossus*). Тело состоит из головы, 3 грудных и 10 брюшных колец, может быть покрыто



Гусеницы и их защитные приспособления: *1* — чехлик мешочницы *Fumea casta*; *2* — дубовая листовёртка (*Tortrix viridana*); *3* — яблонная плодожорка (*Laspeyresia pomonella*); *4* — гусеница бражника *Lencorhampha ornatus* в угрожающей позе; *5* — ложногусеница берёзового листового пилильщика (*Cimbex femorata*); *6* — криптическая форма гусениц пяденицы (*а* — в движении, *б* — в защитной позе).

волосками. Ротовой аппарат грызущий (у имаго сосущий). Три пары грудных ног и обычно 5 или 2 пары (редко до 8) «ложных». Г. интенсивно питается, запасая питат. вещества для последующего развития, растёт и после ряда линек (их обычно 4 и 5 межлиночных периодов — возрастов) превращается в куколку. Продолжительность стадии Г. от неск. суток (у нек-рых огнёвок и др.) до 2 лет (у ряда древоточцев). Г. обычно растительноядные, есть хищники и паразиты. Для Г. характерна парная шелкоотделит. железа, открывающаяся на ниж. губе; выделения железы при соприкосновении с воздухом образуют шёлковую нить, идущую на постройку кокона, изготовление защитной паутины, скрепление листьев в виде домика. Одни Г. ведут свободный образ жизни, другие — скрытный. Г. походных шелкопрядов (Eupterotidae) совершают массовые миграции в поисках пищи. Свободноживущие Г. обычно имеют криптическую окраску и форму; встречаются Г. с яркой окраской, демонстрирующей их несъедобность. На терр. СССР зарегистрировано св. 1000 видов бабочек, Г. к-рых повреждают полевые, садовые и лесные растения (Г. листовёрток, древоточцев, огнёвок, белянок, пядениц, совок и др.). Г. тутового, реже дубового шелкопрядов — объекты шелководства. От настоящих Г. отличают ложногусениц (напр., у пилильщиков), имеющих «ложные» ноги на 9—11 сегментах.

ГУСЕОБРА́ЗНЫЕ, пластинчатоклювые (Anseriformes), отряд водоплавающих птиц. На основании строения конечностей, мускулатуры, нёба, гортани, пищеварит. аппарата и пр. в отряд объединяют 2 подотряда внешне и биологически очень разл. птиц: паламедеевые, очень древние и примитивные, ответвившиеся от предкового ствола, видимо, раньше разделения аистообразных и Г., и гусиные (Anseres), гораздо более молодые, с единств. сем.— утиные.

ГУ́СИ, группа родов птиц сем. утиных. Ноги относительно высокие, больше приспособленные для ходьбы, чем для плавания. В отличие от уток клюв у Г. высокий и челюсти по краям усажены бугорками — приспособлен для питания растениями на суше или мелководье. Пары у Г. соединяются на весь период размножения. Распространены Г. в сев. и умеренных поясах; к ним относятся — сухонос, казарки, настоящие Г. (серый гусь, гуменник, белолобый гусь, пискулька и др.). Родоначальник большинства пород домашних Г.— серый Г. 3 вида в Красной книге СССР.

ГУСТЕРА́ (*Blicca bjoerkna*), пресноводная рыба сем. карповых. Дл. до 35 см (обычно меньше), масса от 200 г до 1,2 кг, за брюшными плавниками киль, не покрытый чешуёй. Обитает в реках, озёрах и водохранилищах басс. Северного, Балтийского, Азовского, Чёрного и Каспийского морей. Половая зрелость к 3—4 годам. Нерест обычно порционный, в мае — июне. Икру откладывает на растения. Плодовитость 11—109 тыс. икринок. Питается моллюсками, личинками насекомых и растениями. Второстепенный объект промысла.

ГУТТАПЕ́РЧА, кожеподобный продукт коагуляции латекса гуттаперченосных растений. Содержит до 90% гутты (изомера натурального каучука), а также природные смолы, белки, влагу. Наибольшее пром. значение из гуттаперченосных растений в тропич. зоне имеют деревья из родов палаквиум (*Palaquium*), пайена (*Payena*) сем. сапотовых, бассия (*Bassia*) сем. маревых и др., произрастающие в лесах и на плантациях ряда стран Юго-Вост. Азии, в Н. Гвинее и ЮАР. В небольших кол-вах гутту содержат нек-рые виды сем. кутровых, ластовневых, молочайных и др. представители флоры жарких стран Азии, Африки и Австралии. В СССР осн. гуттаперченосные растения — ряд видов бересклета и эвкоммия ильмовидная (*Eucommia ulmoides*). Г.— материал для изоляции подводных и подземных кабелей, произ-ва клеёв.

ГУТТА́ЦИЯ (от лат. gutta — капля), выделение листьями растений (через водяные устьица — гидатоды — на краях и кончиках листьев) капельной жидкости под воздействием корневого давления, когда поступление воды в растение превышает транспирацию. Часто наблюдается рано утром или в условиях повышенной влажности у мн. растений, особенно травянистых, напр. у земляники, манжетки, буквицы. Значение Г., видимо, в том, что растение освобождается от избытков воды и солей.

ГЮРЗА́, левантская гадюка (*Vipera lebetina*), змея сем. гадюковых. Дл. до 1,6 м. Окраска сверху сероватопесочная или коричнево-красная, часто с вытянутыми поперёк бурыми или оранжевыми пятнами. Распространена от Сев.-Зап. Африки и нек-рых о-вов Средиземного м. до Пакистана и Сев.-Зап. Индии; в СССР — на В. Кавказа, на Ю. Казахстана и в Ср. Азии (численность Г. в Ср. Азии сильно сократилась). Обитает в сухих предгорьях, на склонах гор, в ущельях, по обрывам и долинам рек, в виноградниках и садах. Питается грызунами, ящерицами, мелкими птицами. Яйцекладущая, самки откладывают до 43 яиц. Укус Г. может быть смертельным. Яд используется в медицине. Подвид *V. l. schweizeri*, обитающий на о-вах Эгейского м.,— в Красной книге МСОП. См. рис. 14 в табл. 43.

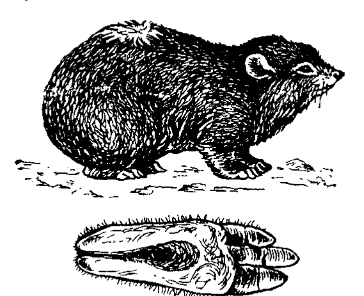
Д

ДАВАТЧА́Н, красная рыба (*Salvelinus alpinus erythrinus*), озёрно-речная рыба рода гольцов, подвид альпийского гольца. Дл. до 44 см, масса до 1 кг. Обитает в Вост. Сибири, в оз. Фролиха, Ципо-Ципиканских озёрах и в озёрах Олёкмо-Витимского нагорья. Половая зрелость на 6—7 году жизни. Нерест осенью; плодовитость до 1,3 тыс. икринок. Питается мелкой рыбой, планктоном и насекомыми. Реликт ледникового периода. Подлежит охране.

ДА́ЛЛИЕВЫЕ (Dallidae), семейство рыб отр. лососеобразных. Грудные плавники округлые, широкие. Боковая линия неполная. 1 род (*Dallia*) с 3 видами: даллия, или чёрная рыба (*D. pectoralis*), с чёрно-коричневым телом (отсюда назв.), дл. до 20 см, в водоёмах Чукотки и Аляски и ещё 2 вида, в т. ч. *D. admirabilis* — в басс. р. Амгуэма (эндемики СССР). Нерест порционный, в мае — июле. Питаются беспозвоночными, в т. ч. личинками комаров. Переносят вмерзание в лёд.

ДАМА́НЫ, жиряки (Hyracoidea), отряд плацентарных млекопитающих надотряда копытных. Известны с ниж. олигоцена Африки и ниж. плиоцена Европы. Дл. тела 30—60 см, масса от 1,5 до 4,5 кг. Внеш. видом напоминают грызунов, но филогенетически, вероятно, ближе к хоботным. Хвост короткий или отсутствует. Верхняя губа раздвоена. Передние

лапы четырёх-, задние трёхпалые с копытообразными когтями. Верх. резцы без эмали на внутр. стороне, с постоянным ростом; есть диастема. 3 сем., в т. ч. 1 современное, с 2—3 родами (7—12 видов), в Африке и Азии (от Аравийского п-ова до Сирии). Обитают в лесах (поодиночке) и в горах до выс. 4,5 тыс. м (колониями.)



Западный даман (*Dendrohyrax dorsalis*); снизу — его ступня.

Наземные или древесные, очень подвижные животные. Преим. растительноядные. Раз в год рождают 1—3 детёнышей. Добываются ради мяса.

ДАНА́Я (*Danaë*), род растений сем. спаржевых порядка лилейных. 1 вид — Д. ветвистая (*D. racemosa*), вечнозелёный ветвистый полукустарничек выс. 0,5 м, с прямостоячими ветвями. Цветки мелкие, белые, в верхушечных кистях. Плоды — красные ягоды с 1—2 семенами. Растёт в Греции и Зап. Азии; в СССР — в Вост. Закавказье, характерна для горных лесов Талыша (по скалистым берегам речек и влажным ущельям). В культуре как декоративное с нач. 18 в. Реликтовый вид, в Красной книге СССР.

ДА́НИО, группа видов рыб родов *Danio* и *Brachydanio* сем. карповых. Дл. рыб рода *Danio* 10—15 см, *Brachydanio* — 5—6 см. Тело удлинённое, сжатое с боков. Окраска с преобладанием желтовато-оливкового, розоватого и золотистого тонов. 7—8 видов, в пресных, обычно проточных водоёмах Юж. и Юго-Вост. Азии, нек-рые могут жить на залитых рисовых полях. Стайные, подвижные рыбы, планктофаги. Мн. Д., напр. Д. рерио (*B. rerio*), леопардового Д. (*B. frankei*), малабарского Д. (*D. malabaricus*), разводят в аквариумах. Неприхотливы. Виды *Brachydanio* легко скрещиваются между собой.

ДАРВИНИ́ЗМ, материалистич. теория эволюции органич. мира, основанная на воззрениях Ч. Дарвина. Д. доказал реальность эволюции и убедительно объяснил механизм эволюц. процесса. Созданию Д. предшествовали концепции ряда учёных, провозглашавших изменяемость видов (*трансформизм*), но не сумевших вскрыть причины и механизмы эволюции. Из трансформистов лишь Ж. Б. Ламарк разработал логически последовательную систему взглядов, к-рая, однако, давала в целом идеалистич. объяснение эволюц. процесса (см. *Ламаркизм*). Работу над своей теорией Дарвин начал в 1837, первый её очерк был написан в 1842, после чего Дарвин продолжал собирать и анализировать новые факты. Он опирался на данные палеонтологии, сравнит. анатомии, эмбриологии, систематики, биогеографии и геологии, широко использовал достижения практики с. х-ва, особенно селекции. Важную роль в формировании эволюц. взглядов Дарвина сыграло учение Ч. Лайеля о геол. эволюции Земли, в частности выдвинутый Дж. Геттоном и Ч. Лайелем принцип актуализма, согласно к-рому на Земле в прошлом действовали те же факторы, что и в наше время. Осн. положения теории Дарвин изложил в 1859 в книге «Происхождение видов путём естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь», развил в последующих трудах — «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1868) и «Происхождение человека и половой отбор» (1871). Назв. «Д.» предложено А. Уоллесом, к-рый независимо от Дарвина пришёл к близким выводам.

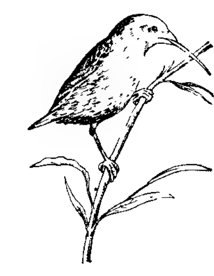
Движущими силами эволюции Дарвин считал наследств. изменчивость и естеств. отбор. Он впервые поставил в центре внимания эволюц. теории не отд. особи, а виды и внутривидовые группировки, в противоположность организмоцентрич. подходу ранних трансформистов (свойственному и Ламарку). Дарвин собрал многочисл. доказательства существования наследств. изменчивости организмов и в природе, и в условиях одомашнивания. Он выделил 2 осн. формы изменчивости: неопределённую и определённую, придавая осн. значение в эволюции неопределённой изменчивости. Позднее было выяснено, что определённая изменчивость (модификации) ненаследственна. В условиях одомашнивания на основе наследств. изменчивости организмов путём искусств. отбора человек создал многочисл. породы домашних животных и сорта культурных растений. По аналогии Дарвин пришёл к выводу, что и в природных условиях действует творч. фактор, движущий и направляющий эволюцию организмов,— естеств. отбор. Дарвин показал, что в природе организмам любого вида свойственна постоянная борьба за существование, складывающаяся из их взаимодействий с факторами внеш. среды (абиотическими и биотическими) и внутривидовой конкуренции. Борьба за существование обычно приводит к гибели значит. число особей в каждом поколении любого вида и к выборочному участию особей в размножении. Неизбежным результатом наследств. изменчивости организмов и борьбы за существование является естеств. отбор — преим. выживание и участие в размножении наиб. приспособленных особей каждого вида. Следствиями естеств. отбора являются *видообразование*, сопровождаемое закреплением *адаптаций*, *дивергенция* и прогрессивная эволюция. Приспособленность организмов к окружающей среде носит относит. характер. Частный случай естеств. отбора — *половой отбор*, обеспечивающий развитие признаков, связанных с функцией размножения.

Д. впервые дал науч., логически последовательное и материалистич. решение важнейших проблем эволюц. учения и подорвал позиции метафизич. и идеалистич. представлений в биологии — *креационизма*, *витализма* и др. После опубликования теории Дарвина эволюц. идеи получили широкое распространение. Однако классич. Д. оставил нерешённым ряд важных вопросов (сущность наследственности, механизмы возникновения наследств. и ненаследств. изменчивости и их эволюц. роль, сущность и структура биол. вида). В нач. 20 в. считали, что эволюцию можно объяснить мутациями без участия естеств. отбора. Давшие начало новой науке — генетике, менделизм и мутационная теория, сначала были восприняты как учения, целиком заменяющие Д. Синтез Д. и генетики произошёл в 20—30-х гг. 20 в. (работы Дж. Холдейна, С. С. Четверикова, Р. Фишера и С. Райта). Сложилась т. н. синтетич. теория эволюции, концентрирующая внимание в осн. на процессах *микроэволюции* и видообразования (Ф. Г. Добржанский, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Дж. Хаксли, Э. Майр, И. И. Шмальгаузен и мн. др.). Новейший этап развития Д. характеризуется использованием данных мол. биологии для более глубокого понимания механизмов наследств. изменчивости, практич. применения осн. его положений к проблемам антропогенного изменения биосферы и управления живыми природными ресурсами.

Критика Д. в разное время велась рядом учёных с позиций *автогенеза* и др. концепций, имеющих автогенетич. окраску (*ортогенез*, *номогенез*, *аристогенез* и др.), и *эктогенеза*. В основе неприятия Д. отд. учёными (см. *Антидарвинизм*, *Сальтации*, *Неокатастрофизм*) лежат непонимание диалектич. соотношений случайных и закономерных явлений и процессов в эволюции и вероятностного характера действия естеств. отбора, забвение общего приспособит. характера эволюции, игнорирование целостности организма. Важнейшие положения Д. (учение о творч. роли естеств. отбора, формирующего приспособления организмов к изменяющейся среде на основе неопределённой наследств. изменчивости) выдержали испытание временем и сохранили своё значение в совр. эволюц. учении. Синтетич. теория эволюции, развивающая Д. на совр. этапе, по мнению ряда учёных, уделяет ещё недостаточно внимания процессам эволюц. перестроек онтогенеза и эволюц. роли разл. корреляционных систем в целостном организме (разработка этих проблем была начата А. Н. Северцовым и И. И. Шмальгаузеном), организации и направленности эволюц. процесса, выявляющимся лишь на уровне *макроэволюции*. Совр. Д. продолжает развиваться, ассимилируя новейшие достижения всех областей эволюц. биологии. См. также *Эволюционное учение*.

● Уоллес А., Дарвинизм, 2 изд., М., 1911; Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, Соч., т. 3, М.— Л., 1939; Шмальгаузен И. И., Проблема дарвинизма, 2 изд., Л., 1969; Завадский К. М., Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920), Л., 1973; Медников Б. М., Дарвинизм в XX веке, М., 1975; Парамонов А. А., Дарвинизм, М., 1978.

ДА́РВИНОВЫ ВЬЮРКИ́, галапагосские вьюрки (Geospizinae), подсемейство вьюрковых. Иногда Д. в. выделяют в отд. сем. Дл. тела 10—15 см.



Дятловый дарвинов вьюрок с колючкой в клюве.

Д. в.— классич. пример адаптивной радиации, к-рая шла преим. по пути пищ. специализации и соотв. изменений строения клюва. Клюв от массивного конического (приспособление к питанию твёрдыми семенами) до тонкого (насекомо-

ядные). Оперение у самцов мн. видов чёрное, у самки — буроватое с пестринами. 4 рода, 14 видов; на о-вах Галапагос и о. Кокос. Наземные виды живут во влажных мангровых зарослях или в зарослях опунций; есть чисто древесные лесные виды. Самцы в период тока строят объёмистые гнёзда с крышей и боковым входом, в кладке 4 яйца. Дятловый Д. в. (*Camarhynchus pallidus*) лазает по стволам, как дятел, и долбит кору в поисках насекомых и личинок; извлекает их с помощью колючки кактуса, к-рую держит в клюве.

● Лэк Д., Дарвиновы вьюрки, пер. с англ., М., 1949.

ДА́ФНИИ, водяные блохи (*Daphnia*), род ветвистоусых раков. Дл. 1—3 мм. Имеют фасеточный глаз, а у нек-рых видов есть ещё и науплиальный глазок. 26 видов. Распространены широко в планктоне пресных водоёмов. В СССР — 14 видов. Самки в летнее время размножаются партеногенетически, карликовые самцы появляются лишь осенью. Для Д. характерен цикломорфоз — форма и величина карапакса закономерно изменяются по сезонам. Размножаясь в массовом количестве, Д. являются хорошим кормом для рыб; разводятся на рыбоводных заводах. См. рис. 3 при ст. *Ракообразные*.

ДВЕНАДЦАТИПЕ́РСТНАЯ КИШКА́ (duodenum), начальный отрезок тонкой кишки (от выходного отверстия желудка до тощей кишки), чётко обособленный у птиц и млекопитающих. Дл. Д. к. у человека ок. 25—30 см (ок. 12 поперечников пальца, отсюда назв.), наруж. диам. от 3—4 см в начале до 2 см в конце, ёмкость 150—250 мл. Стенка Д. к. образована слизистой (внутренней), мышечной и серозной (наружной) оболочками. Первая имеет многочисленные поперечные складки, поверхность её покрыта ворсинками; в ней расположены клетки, вырабатывающие кишечный сок. В стенке верх. части Д. к. находятся бруннеровы железы, по строению и составу секрета близкие к железам привратниковой части желудка. В полость Д. к. открываются выводные протоки поджелудочной железы и печени. Т. о., Д. к. находится на перекрёстке между желудком и тонкой кишкой, печенью и поджелудочной железой, что обусловливает и её специфич. функции. В Д. к. кислая пищ. кашица (химус), поступающая из желудка, подщелачивается, а затем (после перемешивания с панкреатич. соком и желчью) происходит дальнейшее расщепление пищ. веществ при участии протеолитич., амилолитич. или липолитич. ферментов. Гидролитич. процессы завершаются мембранным пищеварением. В результате этих превращений белки расщепляются в осн. до аминокислот, углеводы — до моносахаров, а липиды — до глицерина и жирных к-т. Через стенки ворсинок происходит всасывание продуктов расщепления. Стенки Д. к. вырабатывают просекретин, к-рый под влиянием соляной к-ты, поступающей из желудка, превращается в гормон секретин.

ДВИ́ГАТЕЛЬНАЯ БЛЯ́ШКА, моторная бляшка, концевая пластинка, структурное образование на поперечнополосатом мышечном волокне в месте окончания двигат. нерва у позвоночных. Д. б. — осн. составная часть нервно-мышечного соединения, функционирующего как *синапс* с химич. передачей. Возбуждение передаётся от нерва к мышце через ряд отд. контактов с помощью медиатора и вызывает её сокращение.

ДВИЖЕ́НИЕ у растений, перемещения растения или его частей в пространстве. Растения, как правило, ведут прикреплённый образ жизни, поэтому их двигат. активность выражается в подвижности цитоплазмы и органоидов клеток, а также в перемещении их органов. Одноклеточные водоросли способны к Д. под влиянием односторонне действующих раздражителей (таксисы), при помощи амёбоидных движений и жгутиков.

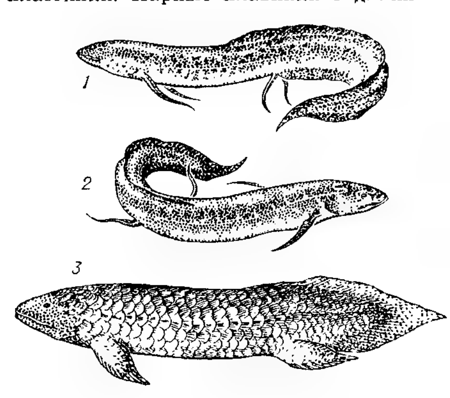
У большинства растений главный способ их Д. — рост растяжением, впервые появившийся у нитчатых водорослей. Он осуществляется в результате увеличения длины и (или) диаметра клеток. Объём клеток иногда увеличивается в 10—100 раз, гл. обр. за счёт формирования крупной центр. вакуоли и осмотич. поглощения воды, сопровождаемых мацерацией, растяжением и достраиванием первичных клеточных стенок. Эти необратимые процессы находятся под контролем фитогормонов, гл. обр. ауксинов, абсцизовой к-ты и этилена. Необратимость растяжения клеток — одно из важнейших условий роста и морфогенеза органов. На основе механизма роста растяжением в процессе эволюции возникли более совершенные формы Д.: *тропизмы*, *настии* и *нутации*. В мире растений широко представлены разл. способы пассивных механич. Д. (напр., растрескивание сухих плодов) и перенос спор, пыльцы и семян с током воздуха, воды или животными. О Д. у животных см. *Локомоция*.

ДВИ́ЖУЩИЙ ОТБО́Р, направленный отбор, одна из форм естеств. отбора, благоприятствующая лишь одному направлению изменчивости и не благоприятствующая всем остальным её вариантам. Под контролем Д. о. генофонд популяции изменяется как целое, т. е. не происходит дивергенции дочерних форм; такую форму эволюции вида Дж. Симпсон (1944) назвал *филетической эволюцией*. В результате действия Д. о. в генофонде популяции накапливаются и распространяются мутации, обеспечивающие изменение фенотипа в данном направлении. В популяции под действием Д. о. от поколения к поколению происходит изменение признака в опредял. направлении (ортоселекция), что при длительном действии Д. о. в филогенетич. рядах ошибочно трактуется как «внутр. тенденции» в эволюц. изменениях (см. *Номогенез*, *Ортогенез*).

ДВИНОЗА́ВРЫ (*Dvinosaurus*), род вымерших земноводных из группы лабиринтодонтов. Известны из верхней перми Вост. Европы. Входят в состав *северодвинской фауны*. Дл. ок. 1 м. Череп короткий (дл. до 20 см), уплощённый, параболич. очертаний, ноздри широко расставлены, желобки боковой линии хорошо выражены, вентральные отделы жаберных дуг окостенели. По-видимому, неотеничные формы, пожизненно сохранявшие жаберное дыхание. 2 вида. Водные животные.

ДВОЙНО́Е ОПЛОДОТВОРЕ́НИЕ, тип полового процесса, свойственный только цветковым растениям. Открыто в 1898 С. Г. Навашиным у лилейных. Д. о. заключается в том, что при формировании семени оплодотворяется не только яйцеклетка, но и центр. ядро зародышевого мешка. Из зиготы развивается зародыш семени, из центр. клетки с оплодотворённым центр. ядром — питательная ткань — вторичный триплоидный эндосперм. Д. о. осуществляется спермиями из одной и той же пыльцевой трубки, содержимое к-рой изливается в зародышевый мешок в синергиду или в щель между яйцеклеткой и центр. ядром. Спермий продвигается к яйцеклетке всегда через синергиду, к-рая после оплодотворения разрушается. Д. о. — общее свойство всех цветковых растений, кроме апомиктичных видов или форм (см. *Апомиксис*). Биол. значение Д. о. не вполне ясно. Несомненное его преимущество — очень быстрое (опережающее развитие зародыша) образование питат. ткани, к-рое происходит только после оплодотворения. Семяпочки цветковых, не обременённые запасанием питат. ткани впрок, развиваются гораздо быстрее, чем у голосеменных. Д. о. ускоряет весь процесс формирования семяпочки и семени.

ДВОЯКОДЫ́ШАЩИЕ РЫ́БЫ (Dipnoi, или Dipneustomorpha), инфракласс (или надотряд) лопастепёрых рыб. Известны со среднего девона, были многочисленны до перми. Для Д. р. характерна аутостилия. Зубы обычно в виде двух массивных пластин. Тазовый пояс из одной пластинки. Парные плавники с длинной сегментированной осью. У Д. р. наряду с жаберным дыханием имеется лёгочное (большой ячеистый плават. пузырь превращён в одно или два «лёгких» — служит для дыхания атм. воздухом). Есть «лёгочное» кровообращение; предсердие частично разделено на правую и левую части. 3 отр., 12 сем. Большинство вымерло (в т. ч. *диптерусы*). Современные Д. р. представлены 6 реликтовыми видами из 2 отр. Живут в пресной воде. Единств. вид рогозубообразных (Ceratodiformes) — рогозуб (*Neoceratodus forsteri*) — обитает на мелководьях в Сев.-Вост. Австралии. Дл. до 175 см, тело толстое, чешуя крупная, парные плавники листовидные, плават. пузырь непарный. У двулёгочникообразных (Lepidosireniformes) удлинённое тело, мелкая чешуя, парные плавники жгутовидные, плават. пузырь («лёгкое») парный. Протоптеры (*Protopterus*, 4 вида) живут в водах тропич. Африки; дл. от 30 см до 2 м, иногда более. Во время засухи в пересохших водоёмах впадают в спячку (нередко длительную), к-рую проводят в норах, вырытых в грунте. Сходным образом ведёт себя чешуйчатник, или лепидосирен (*Lepidosiren paradoxa*), обитающий в басс. Амазонки. Питаются беспозвоночными, рыбами, земноводными. Нерест в период дождей, икра донная. Протоптеры и чешуйчатник — объекты местного промысла. Рогозуб в Австралии — объект охраны.



Двоякодышащие рыбы: *1* — протоптер *Protopterus annectens*; *2* — чешуйчатник; *3* — рогозуб.

Иногда Д. р. содержат в больших аквариумах.

ДВУДО́ЛЬНЫЕ, магнолиопсиды (Dicotyledones, или Magnoliopsida), класс цветковых растений, зародыш к-рых имеет две (в отличие от однодольных) семядоли. Травы, кустарники, деревья. Д. более многочисленны, чем однодольные, и составляют ок. 75% видов цветковых растений. Включают более 350 семейств, ок. 10 тыс. родов и св. 180 тыс. видов. Д.— важнейший элемент растит. покрова Земли. Распространены на всех континентах. Подробнее см. *Цветковые растения*.

ДВУДО́МНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, виды растений, у к-рых муж. (тычиночные) и жен. (пестичные) цветки или др. муж. и жен. половые органы (у нецветковых растений) находятся не на одной особи, а на разных. Ива, тополь, конопля и др., а также мн. водоросли. Ср. *Однодомные растения, Многодомные растения*.

ДВУКИ́СТОЧНИК (*Phalaroides*), род злаков с единственным видом — Д. тростниковый (*P. arundinacea*). Многолетнее, зимостойкое, влаголюбивое растение выс. 50—200 см с длинными, ползучими, подземными корнями. Распространён в Европе, Азии, Сев. и Юж. Америке, в СССР — повсеместно (на лугах, болотах, по берегам водоёмов). Ценное кормовое растение. Разновидность с белополосатыми листьями широко культивируют как декоративное.

ДВУКРЫЛА́ТКА (dissámara), двусемянный дробный плод, распадающийся на 2 мерикарпия, снабжённых асимметричным крыловидным выростом. Характерен для клёна. См. рис. при ст. *Плод*.

ДВУКРЫ́ЛЫЕ (Diptera), отряд насекомых. В ископаемом состоянии известны с позднего триаса. Прогрессивная группа с быстрыми темпами эволюции. Имеют только переднюю пару крыльев (отсюда назв.). Задние крылья преобразованы в колбовидные органы — жужжальца, предположительно органы чувств равновесия и направления, у немногих бескрылых форм иногда редуцированы. Голова округлая, с крупными фасеточными глазами по бокам. Ротовой аппарат — колюще-сосущий или лижущий. Сегменты груди слиты между собой. Брюшко из 4—10 видимых сегментов, последние из них преобразованы у самок в телескопически втягивающийся яйцеклад, у самцов — в копулятивный аппарат, строение к-рого — систематический (видовой) признак. Подотряды: длинноусые (или комары), короткоусые (или мухи) прямошовные и короткоусые круглошовные; в основе деления — строение усиков, головы, особенности вылупления взрослых особей из оболочки куколки. Св. 150 совр. семейств. Ок. 100 тыс. видов, распространены широко, в СССР известно св. 10 тыс. видов. Большинство взрослых Д. хорошо летают; могут парить, неподвижно зависать в воздухе. Питаются нектаром и пыльцой растений, др. насекомыми, кровью позвоночных (гнус). Превращение полное. Личинки живут в воде, почве, в гниющих остатках растений, живых растениях и животных, в трупах; немиогие, в осн. хищные, живут открыто, большинство же — внутри питат. субстрата, обладая внекишечным пищеварением. Куколка у высших (круглошовных) мух, а также львинок и галлиц заключена в отставшую и отвердевшую оболочку личинки последнего (3-го) возраста — т. н. пупарий, или ложнококон. Ряд видов Д.— переносчики возбудителей болезней человека (комнатная муха, москиты, кровососущие комары и др.) и домашних животных (слепни, жигалки и др.). Личинки мн. Д.— вредители растений, а также паразиты с.-х.

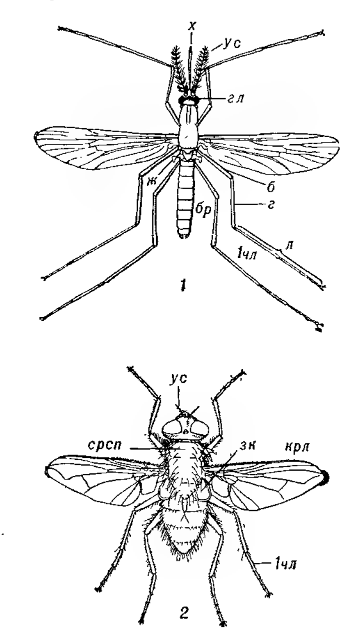


Схема внешнего строения двукрылых: *1* — комар семейства Culicidae; *2* — комнатная муха (*Musca domestica*); *х* — хоботок; *ус* — усик; *гл* — глаз; *ж* — жужжальце; *бр* — брюшко; *б* — бедро; *г* — голень; *л* — лапка; *1чл* — первый членик лапки; *срсп* — среднеспинка; *зк* — закрылковая пластинка; *крл* — крыло.

животных и изредка человека. Нек-рые Д. полезны как опылители растений и почвообразователи, другие, напр. тахины, уничтожают с.-х. вредителей.

● Кривошеина Н. П., Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых, М., 1969; Систематика и эволюция двукрылых насекомых, под ред. К. Б. Городкова, Л., 1977.

ДВУЛЕ́ТНИЕ РАСТЕ́НИЯ, живут два года; в первый год развивают вегетативные органы и накапливают питат. вещества, во второй, кроме того, образуют цветки и плоды, после чего погибают (монокарпические). К Д. р. относятся мн. травянистые растения — колокольчик раскидистый (*Campanula patula*), чертополох поникающий (*Carduus nutans*), из культурных растений — капуста, морковь, свёкла. Однолетние и Д. р. произошли, очевидно, от многолетних, приспосабливаясь к сезонному климату средиземномор. типа (с мягкой зимой и засушливым жарким летом).

ДВУПАРНОНО́ГИЕ (Diplopoda), класс многоножек. Туловище б. или м. длинное и однородно сегментированное, уплощённое, цилиндрич., выпукло-дуговидное или шарообразное. Ног от 12 пар (у кистехвостов) до 375 пар (у одного из тропич. кивсяков). 2—4-й сегменты несут по 1 паре, а прочие — по 2 пары ног (отсюда назв.). У большинства Д. 1—2 ядовитые защитные железы почти на каждом туловищном сегменте; секрет, как правило,— резко пахнущая, нередко ядовитая жидкость. Развитие с анаморфозом или гемианаморфозом. 13 отрядов, в т. ч. многосвязы, броненосцы (2 отряда), кивсяки (3 отряда), поликсениды (см. *Кистехвосты*). Ок. 50 тыс. видов. Распространены на всех континентах, кроме Антарктиды. В СССР известно ок. 280 видов. Обитают в укрытиях с относит. влажностью воздуха ок. 100%. Питаются гниющими органич. остатками и детритом, способствуют почвообразованию и минерализации лесного опада. Нек-рые Д. могут повреждать растения. См. рис. 3—6 при ст. *Многоножки*.

ДВУСТВО́РЧАТЫЕ МОЛЛЮ́СКИ (Bivalvia), класс раковинных моллюсков. Известны с раннего палеозоя (совр. Д. м.— с нижнего ордовика), наибольшего видового разнообразия достигли в мелу. Тело (дл. от неск. мм до 1,5 м, масса до 30 кг) билатерально-симметричное, состоит из сплюснутого с боков туловища и ноги. Головы нет (отсюда одно из назв. — Acephala). У большинства нога клиновидной формы (отсюда ещё одно из назв. — Pelecypoda), у примитивных форм — имеет ползательную подошву, у ведущих неподвижный образ жизни — редуцирована (мидии) или исчезает совсем (устрицы). У многих Д. м. на ноге имеется биссусовая железа, выделяющая прочные нити (биссус), с помощью к-рых моллюск прикрепляется к субстрату. Тело покрыто мантией, свободно свисающей двумя складками, к-рые могут срастаться, на заднем конце тела — пара длинных или коротких сифонов. Раковина состоит из двух створок (дл. от неск. мм до 1,4 м), охватывающих тело с боков; у нек-рых изнутри выстлана перламутром. Край створок несёт выступы (зубы), образующие замок, строение к-рого — один из систематич. признаков. Створки замыкаются 1—2 мышцами-замыкателями (аддукторами), их антагонист — эластичный лигамент — держит створки полуоткрытыми. У нек-рых Д. м. (жемчужницы, мидии, беззубки) инородные частицы, попадающие между мантией и створкой раковины, обволакиваются слоями перламутра и превращаются в жемчуг. Рот снабжён двумя парами лопастей. Желудок со слепым мешковидным выростом, несущим внутри кристаллич. стебелёк (принимает участие в пищеварении и снабжает организм моллюска кислородом в анаэробных условиях). Печень, в отличие от др. моллюсков,

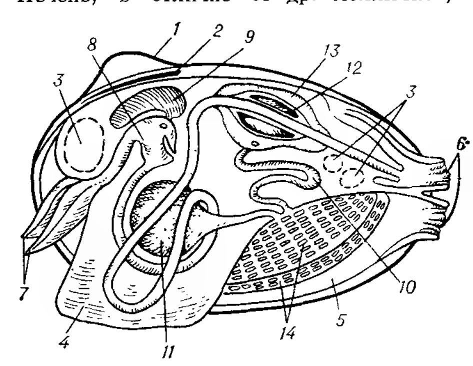
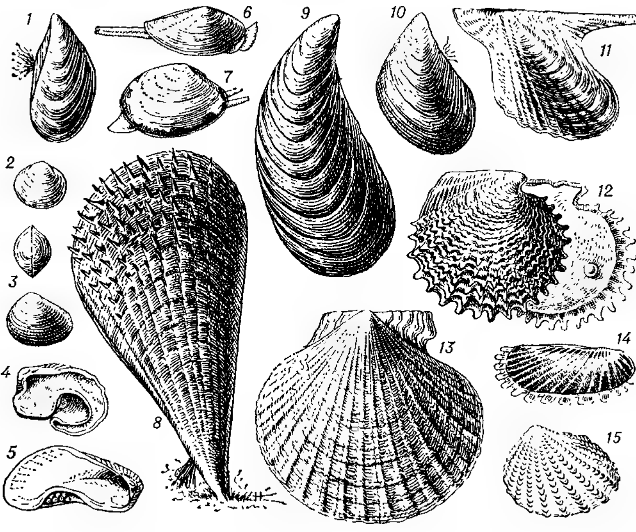


Схема организации двустворчатого моллюска: *1* — раковина; *2* — лигамент; *3* — мускулы-замыкатели; *4* — нога; *5* — мантия; *6* — сифон; *7* — околоротовые лопасти; *8* — желудок; *9* — печень; *10* — почка; *11* — гонада; *12* — сердце; *13* — перикард; *14* — жабры.

трёхлопастная. У нек-рых Solemyidae (напр., солемий) печень и пищеварит. система полностью редуцируются. Жабры у примитивных форм двоякоперистые, у нек-рых превращаются в мускульную перегородку, а у большинства — в жаберные пластинки (отсюда ещё одно назв. Д. м.— Lamellibranchia). Нервная систе-

ма состоит из трёх пар ганглиев. Органы чувств развиты слабо; у нек-рых (гребешки) по краю мантии или сифона располагаются инвертированные глаза, у основания жаберных пластинок имеются примитивные осфрадии, есть статоцисты. Кровеносная система незамкнута. Большинство раздельнополы, редко гермафродиты. У нек-рых форм резко выражен половой диморфизм (напр., *Thecalia concamerata*). Оплодотворение обычно наружное. У мн. видов развитие с плавающей личинкой (велигер, глохидий). У нек-рых развита забота о потомстве — вынашивание молоди в жабрах (Unionidae), в выводковых камерах (напр., *Mineria minima*). Принято выделять 3 отряда: равнозубые (Taxodonta), разномышечные (Anisomyaria), собственно пластинчатожаберные (Eulamellibranchia), по др. системе — 3 надотряда с 14 отрядами, объединяющими 130 совр. семейств. Ок. 1000 родов, в т. ч. тридакны, дрейссены, мии, пинны, фолады, сердцевидки, макомы, тригонии, шаровки, беззубки. Ок. 20 000 видов (в СССР в пресных водоёмах 50 родов с 200 видами, в морях и солоноватых водах ок. 160 родов с 400 видами). Широко распространены в Мировом ок. от литорали до абиссали, а также в пресных водах. Донные малоподвижные животные. На глуб. 100—200 м по биомассе и плотности популяций часто составляют б. ч. донной фауны. Фильтраторы, детрито- и планктонофаги, редко хищники; у нек-рых (тридакна, солемии) симбиоз с зооксантелами и тиобактериями. Пища мн. рыб и др. мор. животных. Нек-рые морские Д. м. сверлят древесину и камни, многие участвуют в обрастании, нанося большой вред судам и гидротехнич. сооружениям. Объект промысла (годовой вылов 2,9—3,1 млн. т в 1978—80) и аквакультуры. См. также рис. в табл. 31 и 32.



Двустворчатые моллюски: *1* — речная дрейссена (*Dreissena polymorpha*); *2* — шаровка роговая (*Sphaerium corneum*); *3* — горошинка речная (*Pisidium amnicum*); *4*, *5* — створка с выводковой камерой, *4* — текалии (*Thecalia concamerata*), *5* — минерии (*Mineria minima*); *6* — северная иольдия (*Yoldia hyperborea*); *7* — известковая макома (*Macoma calcarea*); *8* — пинна иглистая (*Pinna muricata*); *9*, *10* — мидии, *9* — гигантская, или чёрная, ракушка (*Mytilus grayanus*), *10* — черноморская (*M. galloprovincialis*); *11*, *12* — морские жемчужницы, *11* — птерия пингвин (*Pteria penguin*), *12* — лучистая жемчужница (*Pinctada radiata*); *13* — приморский гребешок (*Patinopecten yessoensis*); *14* — солемия бореальная (*Solemya borealis*); *15* — неотригония жемчужная (*Neotrigonia margaritacea*).

ДВУУ́СТКИ, устар. название плоских червей класса трематод, напр. печёночная Д. (фасциола), кровяная Д. (*Schistosoma haematobium*), кошачья, или сибирская, Д. (*Opisthorchis felineus*) и др. Назв. связано с тем, что имеющиеся у трематод присоски ранее принимали за ротовые отверстия.

ДВУХВО́СТКИ (Diplura), отряд энтогнатных насекомых. Первичнобескрылые, в осн. мелкие (дл. 2—8 мм) формы, иногда до 50 мм. Покровы тела светлые, у нек-рых брюшные сегменты сильно склеротизованы. Голова крупная, широкая, глаз нет, усики длинные, многочлениковые. Ротовой аппарат грызущий, втянутый в головную капсулу (энтогнатизм). Ноги длинные, на конце брюшка у одних Д. (сем. камподеиды — Campodeidae) пара длинных брюшных придатков — церков, у других (сем. япигиды)— они клещевидные. Развитие типа протометаболии (см. *Метаморфоз*). Ок. 200 видов, преим. в тропиках и субтропиках. В СССР —ок. 20 видов. Сапрофаги, фитофаги, многие — хищники.

ДВУЦВЕ́ТНЫЕ КОЖАНЫ́ (*Vespertilio*), род гладконосых летучих мышей. На спине на тёмном фоне выделяются светлые кончики волос (отсюда назв.). 2—3 вида, в умеренном поясе Евразии. В СССР 2 вида: двуцветный кожан (*V. murinus*) — в лесной, степной, отчасти пустынной зонах Евразии и восточный кожан (*V. superans*) — на юге Д. Востока. Первый вид совершает сезонные миграции на большие расстояния. Часто род Д. к. понимают более широко и включают в него кожанов, нетопырей, двуцветных кожанов и др., всего более 100 видов.

ДЕВИА́ЦИЯ (от позднелат. deviatio — отклонение), уклонение в развитии, эволюц. изменение морфогенеза к.-л. органа на одной из ср. стадий; одна из форм (модусов) филэмбриогенезов. При эволюции путём Д. рекапитуляция возможна только на стадиях онтогенеза, предшествующих изменённой. Согласно А. Н. Северцову, посредством Д. у наземных позвоночных осуществлялись эволюц. преобразования рудиментарной жаберной щели между челюстной и подъязычной висцеральными дугами (брызгальца) в полость ср. уха. Сложные коренные зубы млекопитающих, судя по характеру их морфогенеза, возникли также путём Д. Термин «Д.» введён Ф. Мюллером (1864). Ср. *Архаллаксис*, *Анаболия*.

ДЕВИ́ЧИЙ ВИНОГРА́Д (*Parthenocissus*), род растений сем. виноградовых. Листопадные, редко — вечнозелёные лианы, цепляющиеся за опору с помощью усиков с присосками. Цветки в щитках, обоеполые или функционально мужские (с недоразвитой завязью). Плод — мелкая тёмно-синяя ягода. 15 видов, в Азии и Сев. Америке. В СССР 1 вид — Д. в. триостренный (*P. tricuspidata*), растущий на Д. Востоке по приморским скалам; в Красной книге СССР. Этот и нек-рые др. виды широко используются как декор. растения.

ДЕВО́НСКИЙ ПЕРИО́Д, девон (от названия графства Девоншир в Великобритании), четвёртый период палеозоя. Следует за силурийским, предшествует каменноугольному периоду. Начало по абс. исчислению 400 ± 10 млн. лет, конец — 345 ± 10 млн. лет назад, длительность ок. 55 млн. лет. В нач. Д. п. на огромных площадях море отступает (регрессия); в середине Д. п. происходит наступание моря (трансгрессия), сменившееся в конце периода сильной регрессией. В девоне полностью освободилась от моря Сибирь; в Европ. части СССР сохранились лишь лагунные бассейны. Для Д. п. характерно резкое изменение состава органич. мира: вымирает значит. число примитивных групп беспозвоночных и большинство бесчелюстных, появляются многочисл. рыбы — пластинокожие, хрящевые, кистепёрые, двоякодышащие, лучепёрые (Д. п.— «век рыб»). Из беспозвоночных большое значение имеют появившиеся в нач. девона аммоноидеи. Важным этапом в развитии биосферы было освоение разными группами организмов суши. Из наземных животных известны пауки, клещи, ногохвостки, в самом кон. Д. п. появляются первые земноводные (ихтиостеги). Возникают осн. группы споровых растений: плауновидные, членистостебельные, прапапоротники, прогимноспермы, образуется почвенный покров. К нач. позднего девона вымирают риниофиты (псилофиты) и появляются настоящие голосеменные (птеридоспермы). Намечаются ботанико-геогр. зоны. См. *Геохронологическая шкала*. См. рис. в табл. 3А.

ДЕВЯСИ́Л (*Inula*), род многолетних трав, иногда кустарников сем. сложноцветных. Листья цельные. Корзинки б. ч. с жёлтыми цветками. 150—200 видов, в Евразии и Африке, но гл. обр. в Средиземноморье, в СССР —св. 30 видов, преим. в горах Кавказа и Ср. Азии. Широко распространён Д. высокий (*I. helenium*), растущий по берегам водоёмов, в лиственных и сосновых лесах. Его корневище и корни содержат инулин и эфирные масла. Этот и нек-рые др. виды с древности используются в нар. медицине. Есть декор. и красильные виды. Д. Оше (*J. aucherana*)— редкий вид, в Красной книге СССР.

ДЕГЕНЕРА́ЦИЯ (от лат. degenero — вырождаюсь), 1) упрощение структуры органов и тканей в процессе онтогенеза организмов, напр. исчезновение хвоста у головастика при превращении его в лягушку. 2) Редукция отд. органов и целых систем в процессе филогенеза; см. *Регресс*.

ДЕГИДРОГЕНА́ЗЫ, ферменты класса оксидоредуктаз, катализирующие реакции отщепления водорода от одного субстрата и переносящие его на др. Участвуют в процессах катаболизма всех типов питат. веществ. Коферментами Д., к-рые являются акцепторами атомов водорода, служат обычно НАД, НАДФ, ФАД, ФМН. Реакции с участием Д. лежат

в основе биол. окисления, тесно связанного с обеспечением клеток энергией. Реакции, катализируемые Д., как правило, обратимы, поэтому нек-рые Д. участвуют в восстановит. биосинтетич. процессах. Наиб. широко распространена и изучена алкогольдегидрогеназа, играющая важную роль в спиртовом брожении. Определение активности и изоферментного спектра лактатдегидрогеназы сыворотки крови человека используют в медицине для диагностики инфаркта миокарда и нек-рых видов опухолей.

ДЕЗАМИНИ́РОВАНИЕ, отщепление аминогруппы ($—NH_2$) из молекулы органич. соединения. Играет важную роль в процессах обмена веществ, в частности в катаболизме аминокислот. Осн. и наиб. важный путь Д. аминокислот в тканях животных, растений и у микроорганизмов — окислительное Д. с образованием α-кетокислот и аммиака. Оксидазы, дезаминирующие большинство природных аминокислот, малоактивны при физиол. значениях pH; наибольшей активностью обладает глутаматдегидрогеназа (коферменты НАД или НАДФ), играющая гл. роль в Д. аминокислот. Большинство аминокислот подвергается непрямому Д.: после переаминирования с α-кетоглутаровой к-той образуется глутаминовая к-та, к-рая дезаминируется при участии глутаматдегидрогеназы. Др. типы Д., широко представленные у микроорганизмов: восстановительное, гидролитическое (Д. аминопроизводных пуринов, пиримидинов и сахаров) и внутримолекулярное (Д. гистидина).

ДЕЗОКСИКОРТИКОСТЕРО́Н, кортексон, стероидный гормон позвоночных, вырабатываемый корой надпочечников и регулирующий водно-солевой обмен в организме (минералкортикоид). Промежуточный продукт биосинтеза *кортикостерона* и *альдостерона.*

ДЕЗОКСИРИБО́ЗА, 2-дезокси-D-рибоза, моносахарид из группы дезоксисахаров; входит в состав дезоксирибонуклеиновых к-т (ДНК) — материальных носителей наследственности. Находится в ДНК в фуранозной форме, первый углеродный атом Д. связан с азотистым основанием, а C_3 и C_5 атомы образуют эфирную связь с остатками фосфорной к-ты, образуя углеводно-фосфатный скелет ДНК. Биосинтез Д. в организме происходит на уровне рибонуклеотидов в присутствии АТФ, в качестве восстановит. агента выступает НАДФ·Н и белок тиоредоксин, содержащий меркаптогруппы.

ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕА́ЗЫ, ДНК-азы, ферменты класса гидролаз из группы нуклеаз, катализирующие реакции расщепления фосфодиэфирных связей в полинуклеотидной цепи ДНК. Широко распространены в клетках животных, растений и микроорганизмов. Участвуют в регуляции распада и синтеза ДНК в клетках, а также в репарации молекул ДНК путём вычленения повреждённых участков полинуклеотидной цепи. Это свойство Д. используют в лабораторных условиях для выделения или встраивания определ. генов.

ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕЙНОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, ДНК, нуклеиновые к-ты, содержащие в качестве углеводного компонента дезоксирибозу, а в качестве азотистых оснований аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц), тимин (Т). Присутствуют в клетках любого организма, а также входят в состав мн. вирусов. Первичная структура молекулы ДНК (последовательность нуклеотидов в неразветвлённой полинуклеотидной цепи) строго индивидуальна и специфична для каждой природной ДНК и представляет кодовую форму записи биол. информации (*генетический код*). Впервые доказательство генетич. роли ДНК получено в 1944 О. Эйвери с сотрудниками (США) в опытах по *трансформации*, осуществлённых на бактериях. В виде уникальной последовательности оснований информация о структуре белка сохраняется и многократно и точно воспроизводится с помощью механизмов репликации и транскрипции, затем в процессе синтеза белков на рибосомах (трансляция) реализуется в последовательность аминокислот. Нуклеотидный состав ДНК, выделенных из организмов разных видов, сильно различается, но является характерным для каждого вида. Видоспецифичность ДНК — основа геносистематики и используется для установления филогенетич. близости организмов. Содержание нуклеотидов в ДНК подчиняется закономерностям, вскрытым Э. Чаргаффом (1950): суммарное кол-во пуриновых оснований равно сумме пиримидиновых оснований, причём кол-во А равно кол-ву Т, а кол-во Г — кол-ву Ц. Эти закономерности определяются особенностями макромолекулярной структуры ДНК, открытой Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953). Согласно разработанной ими трёхмерной модели структуры ДНК, молекулы ДНК представляют две правозакрученные вокруг общей оси спиральные полинуклеотидные цепи с шагом спирали 3,4 Å, содержащие 10 нуклеотидов на виток и расположенные антипараллельно (последовательность межнуклеотидных связей в двух цепях направлена в противоположные стороны 3′→5′ и 5′→3′) на расстоянии 18 Å друг от друга. Фосфатные группы находятся на внеш. стороне двойной спирали, а азотистые основания — внутри т. о., что их плоскости перпендикулярны оси молекулы. При этом противолежащие основания в цепях образуют за счёт водородных связей т. н. комплементарные пары А·Т и Г·Ц. Т. о., последовательность оснований в одной цепи однозначно определяет последовательность оснований в др. (комплементарной) цепи молекулы. Комплементарность представляет универсальный принцип структурно-функциональной организации нуклеиновых к-т и реализуется при формировании макромолекул ДНК и РНК в ходе репликации и транскрипции. Кроме во-

Часть молекулы ДНК. Пунктиром обозначены водородные связи между комплементарными парами азотистых оснований. А — аденин, Т — тимин, Г — гуанин, Ц — цитозин.

дородных связей стабилизация спиральной структуры ДНК достигается также межплоскостными взаимодействиями оснований. Параметры модели Уотсона — Крика соответствуют конформации ДНК в физиол. условиях (т. н. В-форма ДНК). Нагревание, значит. изменение pH, понижение ионной силы и ряд др. факторов вызывают денатурацию двуцепочечной молекулы ДНК. Термич. денатурация часто наз. плавлением и определяется темп-рой плавления ($T_{пл}$), характерной для данной ДНК (обычно 80—90°). В определ. условиях возможно полное восстановление нативной структуры молекул ДНК (ренатурация). Это явление используется в классич. методах мол. биологии — ренатурационном анализе, мол. гибридизации, широко применяющихся для изучения структурной организации генетич. аппарата и молекулярно-генетич. аспектов эволюции. Способность комплементарных цепей легко разъединяться, а затем вновь восстанавливать исходную структуру лежит в основе функционирования ДНК в процессах репликации и транскрипции.

Большинство природных ДНК имеет двуцепочечную структуру, линейную или кольцевую форму (в последнем случае концы молекулы ковалентно замкнуты). Исключение составляют нек-рые вирусы, в составе к-рых обнаружены одноцепочечные ДНК, также линейные или кольцевые. Биспиральная структура не является абсолютно жёсткой, что делает возможным образование перегибов, петель, суперспиралей и т. п., необходимых для упаковки гигантских молекул ДНК в малом объёме клетки или вируса. В клетках прокариот ДНК организована в одну хромосому — нуклеоид — и представляет единую макромолекулу с мол. м. более 10^9 и дл. ок. 1 мм, упакованную в виде суперспирализованных петель; небольшие циклич. молекулы ДНК присутствуют в плазмидах. В клетках эукариот ДНК находится гл. обр. в ядре в виде дезоксирибонуклеопротеидного комплекса (ДНП), осн. составной части хроматина или хромосом. Полагают, что хромосома эукариот, подобно бактериальной, состоит из одной молекулы ДНК с очень высокой мол. массой (напр., мол. масса самой крупной хромосомы дрозофилы $7,9 \times 10^{10}$). Кроме ядра, ДНК (кольцевые молекулы с мол. м. 10^6—10^7) входит в состав митохондрий и хлоропластов, где обеспечивает автономный синтез белков в этих клеточных органоидах. В цитоплазме эукариотич. клеток обнаружены аналоги плазмидных ДНК-бактерий. Минимальное для данного вида кол-во ДНК содержат половые клетки, имеющие гаплоидный набор хромосом. В ядрах соматич. клеток ДНК, как правило, вдвое больше, чем соответствует диплоидному набору. Относит. содержание ДНК определяется видовыми особенностями и функциональным состоянием клетки, составляя обычно неск. процентов. Биосинтез ДНК осуществляется путём матричного синтеза (в основе лежат закономерности образования комплементарных пар) по полуконсервативному механизму. Репликация хромосомной ДНК в делящейся клетке начинается с локального расплетения двойной спирали и образования репликативной вилки, в чём принимают участие специфич. эндонуклеазы и расплетающие белки. Синхронность репликации обеих антипараллельных цепей обеспечивается благодаря тому, что синтез идёт короткими фрагментами (100—10 000 нуклеотидов), к-рые присоединяются затем к растущим цепям ферментом ДНК-лигазой. А. Корнберг в 1967 осуществил ферментативный синтез биол. активной ДНК in vitro. В 1970 Х. Корана завершил полный химич. синтез двуцепочечного полинуклеотида, соответствующего гену аланиновой тРНК дрожжей. Для решения мн. теоретич. и прикладных проблем биологии, медицины и с. х-ва важнейшую роль играет искусств. получение генетич. структур с заданным строением (*генетическая инженерия*). См. также ст. *Ген*.

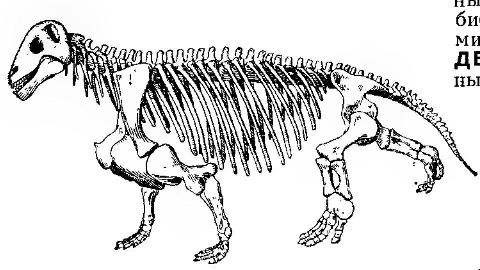
● Корнберг А., Синтез ДНК, пер. с англ., М., 1977; Шабарова З. А., Богданов А. А., Химия нуклеиновых кислот и их компонентов, М., 1978.

ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕОТИ́ДЫ, нуклеотиды, содержащие углевод дезоксирибозу, пуриновое (аденин или гуанин) или пиримидиновое (цитозин или тимин) основание и остатки фосфорной к-ты; мономеры, из к-рых построены ДНК. В живых организмах синтез Д. осуществляется из рибонуклеотидов (на уровне нуклеозиддифосфатов) путём прямого восстановления по 2-углеродному атому рибозы многоферментной системой, включающей белок тиоредоксин и восстановленный НАДФ; у нек-рых организмов происходит восстановление рибонуклеозидтрифосфатов при участии кобаламина (витамина B_{12}). Биосинтез тимидиловой к-ты происходит в результате метилирования дезоксиуридиловой к-ты. Синтез дезоксирибонуклеозидтрифосфатов — непосредств. предшественников ДНК — завершается в реакциях фосфорилирования дезоксирибонуклеозидмоно- и дифосфатов при участии АТФ.

ДЕЗОКСИСАХАРА́, моносахариды, в к-рых одна или неск. гидроксильных групп замещены атомами водорода, напр. дезоксирибоза.

ДЕЗО́РОВСКАЯ ЛИЧИ́НКА (по имени Э. Дезора), пелагическая или донная личинка нек-рых немертин, развивающихся без стадии *пилидия*. Метаморфоз Д. л. сопровождается образованием *имагинальных дисков*, из к-рых развиваются покровы и тело молодой немертины. Личиночные покровы отмирают.

ДЕЙНОЦЕФА́ЛЫ, диноцефалы (Deinocephalia), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. терапсид. Известны из поздней перми Юж. Африки, Вост. Европы, в СССР — ср. Волги и Приуралья. Дл. до 5 м. Череп сжатый и высокий с куполовидным утолщением костей крыши (пахиостоз), вторичного нёба



Скелет растительноядного дейноцефала *Moschops capensis* (реконструкция).

нет. Передние зубы обычно сильные, часто с пятками для пережёвывания пищи. Скелет массивный. 2 надсемейства: титанозухи и тапиноцефалы (Tapinocephaloidea). Более 60 видов. Большинство Д. — околоводные и амфибиотич. животные; подвижные хищники, напр. титанофонеус (*Titanophoneus*) и др., а также неуклюжие растительноядные — эстемменозух (*Estemmenosuchus*) и др. Д. представляют промежуточное звено между пеликозаврами и высшими зверообразными (териодонтами и дицинодонтами). Руководящие ископаемые верхнепермских континентальных толщ.

● Чудинов П. К., Ранние терапсиды, М., 1983.

ДЕЙТАЛЛА́КС, дейталлаксис (от греч. déuteros — второй, последующий и állaxis — обмен), коррелятивное изменение органа животных в результате приспособления его к другим органам в процессе эволюции. Д. не связан непосредственно с влиянием внеш. среды. Термин «Д.» ввёл А. Н. Северцов (1912). Ср. *Проталлакс*.

ДЕКАРБОКСИЛА́ЗЫ, ферменты класса лиаз, катализирующие реакции отщепления CO_2 от карбоксильной группы аминокислот или α-кетокислот. Широко распространены в живых организмах и играют важную роль в обмене веществ. Д. аминокислот (коферментом служит преим. производное витамина B_6 — пиридоксальфосфат) в тканях животных участвуют в образовании биогенных аминов (гистамина, серотонина и др.). Окислит. декарбоксилирование пировиноградной к-ты под действием фермента пируватдекарбоксилазы в тканях животных и растений приводит к образованию ацетилкофермента А, вступающего в цикл трикарбоновых к-т. Эта реакция обеспечивает осн. кол-во энергии в живых клетках.

ДЕКАРБОКСИЛИ́РОВАНИЕ, отщепление CO_2 от карбоксильной группы карбоновых к-т. Ферментативное Д. может быть обратимым (напр., Д. оксалоацетата с образованием пирувата) и необратимым (напр., окислительное Д. аминокислот, катализируемое декарбоксилазами, коферментом к-рых является пиридоксальфосфат, и Д. α-кетокислот ферментами, содержащими тиаминпирофосфат). Особое значение в организме имеют реакции окислит. Д. пирувата с образованием ацетилкофермента А и α-кетоглутаровой к-ты с образованием сукцинилкофермента А (см. *Трикарбоновых кислот цикл*). Важнейшие реакции Д. включают также Д. фосфоглюконовой к-ты в пентозофосфатном цикле, малонилкофермента А при синтезе жирных к-т, пирувата в анаэробных условиях (напр., при спиртовом брожении) и др. Д. нек-рых аминокислот в тканях животных и человека приводит к образованию биогенных аминов и медиаторов (гистамина, серотонина, норадреналина и др.).

ДЕКСТРА́НЫ, полисахариды, построенные из остатков α-D-глюкозы с 1→6-гликозидными связями в цепях и 1→3 или 1→4 в разветвлениях. Резервные полисахариды дрожжей и некоторых бактерий. Мол. м. 10^7—10^8. Д. разного происхождения различаются степенью ветвления и соотношением типов связей. Образуют вязкие растворы. Частично гидролизованные Д. с молекулярной массой 40 000—80 000 применяют в качестве кровезаменителей. Поперечносшитые Д. — сефадексы — используют для гель-хроматографии.

ДЕКСТРИ́НЫ, продукты частичного расщепления полисахаридов (крахмала, гликогена). В организме образуются под действием амилаз и гликогенфосфорилазы. Обладают более высокой усвояемо-

стью по сравнению с полисахаридами, из к-рых образуются.

ДЕЛАМИНАЦИЯ (от позднелат. delamino — разделяю на слои), расслоение, один из способов *гаструляции*.

ДЕЛЕНИЕ, форма размножения нек-рых организмов и мн. клеток, входящих в состав тела многоклеточных. У бактерий Д. осуществляется путём образования поперечной перегородки, чему предшествует удвоение (репликация) нити ДНК нуклеоида. У одноклеточных организмов, обладающих типич. клеточным ядром, Д.— вместе с тем и бесполое размножение, протекающее обычно в форме *митоза*. Д. у них может осуществляться и в активном, и в покоящемся (инцистированном) состоянии. Наряду с Д. надвое у простейших часто после ряда последовательных Д. ядра цитоплазма распадается сразу на множество одноядерных клеток (*шизогония*). У многоклеточных организмов Д. клеток лежит в основе индивидуального развития (митоз) и полового размножения (*мейоз*). Часто наблюдаются т. н. вторичные формы размножения, осуществляющиеся путём Д. материнского организма на равновеликие или различающиеся по размерам части (см. *Вегетативное размножение*, *Почкование*) и сопровождающиеся регенерацией недостающих частей тела.

ДЕЛЕЦИЯ (от лат. deletio — уничтожение), тип хромосомной перестройки, в результате к-рой выпадает участок генетич. материала. Размер Д. от неск. нуклеотидных пар до фрагментов, содержащих ряд генов. Принято различать Д., или внутрихромосомные нехватки, и дефишенсии, или концевые нехватки хромосом. См. рис. при ст. *Хромосомные перестройки*.

ДЕЛЬФИНОВЫЕ (Delphinidae), семейство зубатых китов. Дл. большинства 1,2—3 м, нек-рые виды до 10 м. Горло без борозд, хвостовой плавник на заднем крае с глубокой вырезкой. Головной мозг шаровидной формы, с многочисл. извилинами. 2 подсем.: белухи (2 рода с 2 видами — белуха и нарвал), иногда выделяемые в отд. сем., и дельфины. 22 рода (св. 50 видов). В морях СССР 14 родов, 17 видов. Нек-рые виды Д.— объект промысла; в СССР промысел запрещён (с 1966), исключая промысел белухи. 6 видов и 1 подвид в Красных книгах МСОП и СССР.

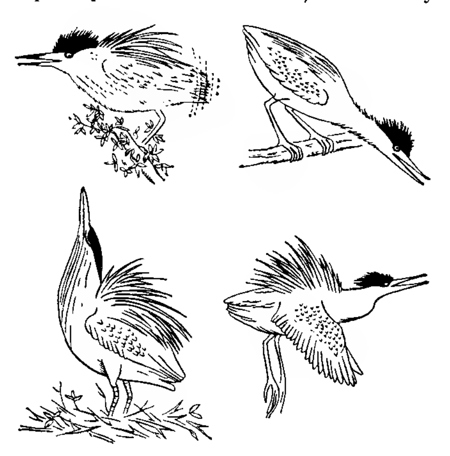
ДЕЛЬФИНЫ (Delphininae), подсемейство дельфиновых. У большинства есть спинной плавник, морда вытянута в «клюв», зубы многочисленны (более 70). 50 видов, 20 родов: соталии, стенеллы, белобочки (единств. вид), китовидные Д., короткоголовые Д., клювоголовые Д., афалины (2 вида), серые Д. (единств. вид), чёрные косатки (единств. вид), гринды, косатки (единств. вид), морские свиньи, белокрылые морские свиньи, беспёрые морские свиньи, гребнезубые Д. (*Steno*, единств. вид — *S. bredanensis*) и др. В морях СССР 15 видов. Распространены широко. Из всех зубатых китов у Д. лучше всего развита эхолокация и наиб. тонкий слух (воспринимают акустич. колебания с частотой от неск. десятков Гц до 150—196 кГц). Имеют голосовую сигнализацию и звукосигнальный (он же эхолокационный) орган, расположенный в воздухоносных полостях головы. Излучают сигналы до 170 кГц. Плавают со скоростью до 55 км/ч. Стадные животные. Грудные, спинной и хвостовой плавники имеют переменную упругость, к-рая регулируется комплексными кровеносными сосудами (гидроупругий эффект). Лактация 4—6 мес. а в неволе до 1 года. Половая зрелость в 3—5 лет. Крупные Д. живут до 50 лет, мелкие — до 30 лет. Способны к звукоподражанию (в т. ч. повторяют отд. слова). Д. переносят содержание в океанариумах (дельфинариях), где могут размножаться. Используются как лабораторные животные. Легко поддаются дрессировке. Предполагается, что Д. могут быть одомашнены. Нек-рые Д. служат объектом промысла. В СССР промысел запрещён с 1966. 4 вида и 1 подвид в Красной книге СССР и 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 11—19 в табл. 39.

● Томилин А. Г., Дельфины служат человеку, М., 1969; Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И., Киты и дельфины, М., 1972; Томилин А. Г., В мире китов и дельфинов, 2 изд., М., 1980.

ДЕМ (от греч. dēmos — народ, население), локальная популяция, небольшая (до неск. десятков экз.), относительно изолированная от других подобных внутривидовая группировка, для к-рой характерна повышенная по сравнению с популяцией, степень панмиксии. В отличие от популяции Д.— относительно кратковременная (существует неск. поколений) группировка особей. Отдельные Д. одной популяции могут отличаться друг от друга по к. л. морфофизиологич. признакам. Генетич. понятие Д. во многом соответствует экологич. понятию *парцелла*.

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ТАБЛИЦЫ, таблицы выживания, совокупность важнейших статистич. данных о популяции — доля особей, доживающих до каждого определ. возраста, и плодовитость каждого возраста. На основе этих первичных данных вычисляют ожидаемое число потомков и вероятную продолжительность дальнейшей жизни для особей каждого возраста, а также чистую скорость размножения и мгновенную удельную скорость роста популяции.

ДЕМОНСТРАЦИИ (от лат. demonstratio — показывание) у животных, в классич. этологии — стереотипные акты поведения, играющие роль главных или единств. сигналов общения. Набор характерных телодвижений, поз и звуков, используемых особями данного вида в качестве сигналов угрозы, умиротворения, приветствия, приглашения к спариванию и т. д., иногда выделяется в особую категорию демонстративного (или демонстрационного) поведения. Однако каждый из сигналов в разных ситуациях может быть источником разл. информации и не иметь жёстко фиксированного значения (сигнала угрозы, умиротворения и т. д.). Этологич. концепции Д. противопоставляется представление о непрерывной, градуальной коммуникации, при к-рой и наиб. стереотипные, и предельно изменчивые элементы поведения выполняют одинаково важные сигнальные функции. Каталог описаний или графических изображений Д., свойственных данному виду, называется этограммой. См. *Ритуал*.



Четыре типа демонстрации поведения у зелёной кваквы (*Butorides striatus*). Вверху: агрессивная демонстрация «полный вперёд» (слева), «щёлканье клювом», производимое самцом во время ухаживания (справа); внизу: поза вытягивания шеи (слева), машущий полёт (справа).

ДЕМОНСТРАЦИЯ, окраска животных, делающая их заметными на фоне окружающей среды; один из типов *покровительственной окраски и формы*. Способствует успеху в борьбе за существование — выживанию и воспроизведению. Предупреждающая окраска (ПО) — яркая окраска, сочетающаяся с защитными приспособлениями. Такая окраска даёт возможность хищникам, у к-рых вырабатывается условный рефлекс на яркое зрительное впечатление, распознать несъедобное или опасное животное и спасает последнее от нападения. Примеры ПО — контрастное сочетание красного и чёрного у божьих коровок, жуков-нарывников, листоедов, бабочек-пестрянок, обладающих ядовитой гемолимфой; чередование чёрных и жёлтых полос на теле у жалящих насекомых (ос, пчёл, шмелей); яркая окраска нек-рых рыб, саламандр, жаб, птиц (дронго), млекопитающих (скунс) с ядовитыми или пахучими железами. Угрожающая окраска и форма животных (УО), апосематическая, или отпугивающая, контрастна с фоном окружающей среды, демонстрируется внезапно; часто сопровождается угрожающей позой и звуками. Защитный эффект УО основан на том, что хищник принимает съедобное животное за опасное. Напр., гусеница винного бражника, отпугивая птиц, приподнимает передний конец тела, раздувает грудь и становится похожей на змею. Птицы могут пугаться бабочек с глазчатыми пятнами. Ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus*) с криптич. окраской тела при опасности принимает позу угрозы, приподнимая тело и открывая широко рот; при этом она демонстрирует красную окраску крупных ротовых складок кожи и издаёт шипение. Привлекающая окраска — яркая окраска животных, способствующая привлечению особей др. пола этого же вида. Нередко сочетается с привлекающими запахами, звуками, ритуальным поведением. Такая окраска обеспечивает надёжность оплодотворения и успех в размножении, препятствует межвидовому скрещиванию. Наблюдается у обоих полов, а в случае полового диморфизма — у одного из полов. Характерна, как правило, для видов с высокой подвижностью (бабочки, птицы), т. к. привлекает не только особей своего вида, но и хищников, от к-рых они легко спасаются.

Все виды Д. имеют важное биол. значение при сложных внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях животных в биоценозах. См. рис. в табл. 50, 51.

ДЕНАТУРАЦИЯ (от лат. de- — приставка, означающая удаление, утрату, и natura — природные свойства), утрата при-

родной (нативной) конфигурации молекулами белков, нуклеиновых к-т и др. биополимеров в результате нагревания, химич. обработки и т. п. Обусловлена разрывом нековалентных (слабых) связей в молекулах биополимеров (слабыми связями поддерживается пространственная структура биополимеров). Обычно сопровождается потерей биол. активности — ферментативной, гормональной и др. Может быть полной и частичной, обратимой и необратимой. Д. не нарушает прочных ковалентных химич. связей, но в связи с развёртыванием глобулярной структуры делает доступными для растворителей и химич. реагентов радикалы, находящиеся внутри молекулы. В частности, Д. облегчает действие протеолитич. ферментов, открывая им доступ ко всем частям молекулы белка. Обратный процесс наз. ренатурацией. Обратимую Д. нуклеиновых к-т используют для их молекулярной гибридизации.

ДЕНДРИ́Т (от греч. déndron — дерево), короткий ветвящийся цитоплазматич. отросток нейрона (дл. до 700 мкм), проводящий нервные импульсы к телу нейрона (перикариону). От тела большинства нейронов отходит неск. Д., ветви к-рых локализуются около него. Д. не имеют миелиновой оболочки и синаптич. пузырьков. С рецепторной мембраной Д. контактирует множество окончаний аксонов др. нейронов (конвергенция). Поверхность Д. центр. нейронов значительно увеличена за счёт протоплазматич. выростов — шипиков, с к-рыми также контактируют приходящие аксоны. В филогенетически молодых отделах нервной системы шипики более многочисленны (напр., крупная пирамидная клетка содержит их ок. 4000); у клеток Пуркине площадь Д. достигает 250 000 мкм². Д. рецепторных нейронов способны трансформировать энергию внеш. раздражения в локальную импульсную активность. На мембране Д. центр. нейронов происходит пространственно-временнáя суммация возбуждающих и тормозных постсинаптич. потенциалов. В результате такой интеграции в нейсмекерной зоне формируются нервные импульсы. См. рис. при ст. *Нейрон*.

ДЕНДРОЛО́ГИЯ (от греч. déndron — дерево и *...логия*), раздел ботаники, изучающий древесные растения — деревья, кустарники и кустарнички.

ДЕНДРОХРОНОЛО́ГИЯ (от греч. déndron — дерево, chrónos — время и *...логия*), науч. дисциплина о методах датировки историч. событий и природных явлений путём анализа годичных колец древесины. Раздел Д., занимающийся реконструкцией и прогнозированием климатич. условий по годичным кольцам древесины, наз. дендроклиматологией.

● Шведов Ф., Дерево как летопись засух, «Метеорологический вестник», 1892, № 5; Шиятов С. Г., Дендрохронология, ее принципы и методы, в кн.: Проблемы ботаники на Урале, Свердловск, 1973; Битвинскас Т. Т., Дендроклиматические исследования, Л., 1974.

ДЕНИТРИФИКА́ЦИЯ [от лат. de- — приставка, означающая здесь завершение действия, nitr(ogenium) — азот и facio — делаю], микробиол. процесс восстановления окисленных соединений азота (нитратов, нитритов) до газообразных азотистых продуктов (обычно до N_2, иногда закиси азота, редко — окиси азота). Происходит в результате жизнедеятельности бактерий родов *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Paracoccus*, *Thiobacillus* и нек-рых др. факультативных анаэробов, использующих в отсутствие кислорода нитраты и нитриты в качестве конечных акцепторов электронов (анаэробное дыхание). Процесс сопряжён с окислением органич. или неорганич. веществ и катализируется редуктазами. В ходе Д. связанный азот удаляется из почвы и воды с освобождением газообразного N_2 в атмосферу. Д. активно протекает во влажных, плохо аэрируемых или затопляемых почвах, эвтрофных водоёмах, при pH 7—8, достаточном кол ве нитратов и легко доступного органич. вещества. Д. считают главной причиной потерь азота в земледелии (при определ. условиях удобрения могут утрачивать в результате Д. до 50% связанного азота). Д. замыкает цикл азота и препятствует накоплению окислов азота, к-рые в высоких концентрациях токсичны.

● Кузнецов С. И., Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность, Л., 1970; Payne W. J., Denitrification, N. Y., 1984.

ДЕНТИ́Н (от лат. dens, род. падеж dentis — зуб), разновидность костной ткани, входящая в состав плакоидной чешуи рыб и составляющая гл. массу зуба млекопитающих. В области коронки зуба Д. покрыт зубной эмалью, а в области шейки — зубным цементом. Осн. вещество Д. млекопитающих, в отличие от др. видов кости, не содержит полостей с клетками, а пронизано канальцами, в к-рых находятся лишь отростки вырабатывающих Д. клеток — одонтобластов, располагающихся в периферич. слое пульпы. Образование Д. не прекращается и в сформированных зубах. Такой Д. наз. вторичным, или заместительным, его отложение усиливается при повышенной стираемости эмали, возникновении кариеса и др. состояниях. В Д. костистых рыб могут находиться тела одонтобластов — т. н. клеточный Д. В Д. зуба взрослого человека содержится ок. 64% минер. солей, 28% составляют органич. вещества и 8% вода.

ДЕПЕРЕ́ ПРА́ВИЛО, закон филогенетического роста, эмпирич. обобщение данных о характере историч. развития отд. систематич. групп. Сформулировано Ш. Депере в 1907; утверждает, что в каждой филогенетич. линии наблюдается тенденция к увеличению размеров тела организмов, т. е. развитие идёт от мелких предковых групп ко всё более крупным. После достижения критич. размеров и нарушения осн. пропорций тела происходит вымирание группы. Д. п. возводит отд. филогенетич. явления в ранг общей эволюц. закономерности и основано на признании некоей независимой от материальных взаимодействий внутр. тенденции развития. Д. п. иногда называют также закон прогрессирующей специализации (сформулированный Депере), согласно к-рому группа организмов, вступившая в процессе эволюции на путь специализации, неизбежно должна идти ко всё более глубокой и узкой специализациии, вследствие чего вымирает (ср. *Копа правило*).

● Депере Ш., Превращения животного мира, [пер. с франц.], 2 изд., П., 1921.

ДЕПОЛЯРИЗА́ЦИЯ мембраны, уменьшение разности потенциалов у находящейся в состоянии физиол. покоя клетки между её цитоплазмой и внеклеточной жидкостью, т. е. понижение *потенциала покоя*. Пассивная Д. возникает при прохождении через мембрану слабого электрич. тока выходящего направления (анод — внутри, катод — снаружи), не вызывающего изменений ионной проницаемости мембраны. Активная Д. развивается при повышении проницаемости мембраны для ионов Na^+ или при её снижении для ионов K^+. При возникновении *потенциала действия* активная Д., связанная с преходящим повышением натриевой проницаемости мембраны, приобретает регенеративный характер: Д. повышает натриевую проницаемость, что в свою очередь ведёт к увеличению Д., и т. д. Длительная Д. мембраны ведёт к инактивации натриевых каналов и повышению калиевой проницаемости, в результате чего происходит падение или полное исчезновение возбудимости клетки (волокна).

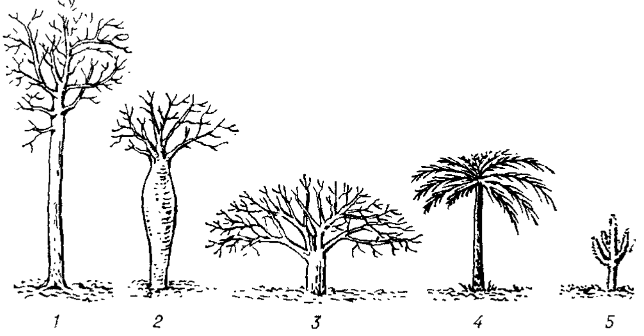
ДЕРБЕ́ННИК (*Lythrum*), род многолетних или однолетних трав, иногда кустарников сем. дербенниковых. Цветки розовые или пурпуровые, в колосовидном соцветии или одиночные, пазушные; плод — коробочка. Ок. 35 видов, по всему земному шару; в СССР 14—16 видов. Д. иволистный, или плакун-трава (*L. salicaria*), растёт по влажным лугам, берегам водоёмов, среди сырых кустарников и как сорняк на рисовых полях. Семена распространяются водой и животными. Хороший медонос; содержит дубильные вещества. Для нек-рых видов характерны триморфная гетеростилия и триморфные пыльцевые зёрна (приспособление к перекрёстному опылению). Нек-рые Д. разводят как декоративные.

ДЕРБЕ́ННИКОВЫЕ (Lythraceae), семейство двудольных растений порядка миртовых. Травы, полукустарники, кустарники или деревья б.ч. с супротивными листьями. Цветки 4—6-членные, одиночные или в соцветиях. Чашечка трубчатая, часто с внутр. и наруж. зубцами. Завязь верхняя. Плод б. ч. коробочка. Нек-рым видам свойственна триморфная гетеростилия. Ок. 550 видов (25 родов), гл. обр. в тропич. и умеренных поясах, особенно в тропиках Америки. В СССР — ок. 25 видов, 5 родов, в т. ч. дербенник, бутерлак (*Peplis*), сорняки рисовых полей аммания (*Ammania*) и ротала (*Rotala*). В культуре как декор. дерево или кустарник — лагерстрёмия индийская (*Lagerstroemia indica*). Тропические Д. (бразильское розовое дерево — *Physocalymma scaberrima*, виды лагерстрёмии) дают ценную древесину. К Д. принадлежит лавсония (*Lawsonia inermis*), из листьев к-рой получают хну.

ДЕ́РБНИК [*Falco* (*Aesalon*) *columbarius*], птица сем. соколиных. Дл. ок. 30 см. Распространён на С. Евразии и Сев. Америки, в Центр. Азии, в СССР — в тундре, лесной зоне, степях Казахстана, горах Ср. Азии и на Ю. Сибири. Гнездится на деревьях или на земле. Осн. пища — мелкие птицы, реже грызуны. Охотясь, летает низко над землёй или лавирует, как ястреб, между деревьями, иногда нападает из засады. Ранее ценился как ловчая птица.

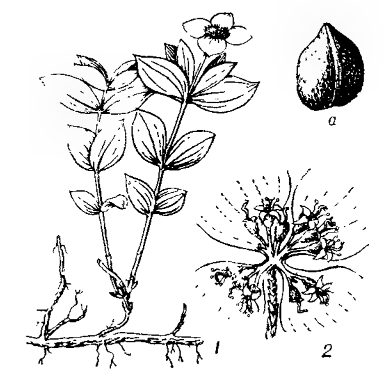
ДЕРЕВЕ́НСКАЯ ЛА́СТОЧКА, касатка (*Hirundo rustica*), птица сем. ласточковых. Дл. ок. 20 см. Спинная сторона и полоска на груди чёрные с синим отливом, лоб и горло рыжие, брюшко белое или ржавчатое. Крайние рулевые перья образуют тонкие и упругие косицы (отсюда второе назв.). Распространена в Евразии, Сев. Африке и Сев. Америке; в СССР — всюду к Ю. от лесотундры. Гнездится только на строениях в небольших населённых пунктах. Чашевидное гнездо под навесом. Птенцов выводит за лето, на Ю. ареала дважды, на С. — один раз. См. рис. 3 при ст. *Ласточковые*.

ДЕ́РЕВО (arbor), растение с многолетним, в разл. степени одревесневающим, разветвлённым или неветвящимся главным стеблем — стволом, сохраняющимся в течение всей жизни растения, и кроной. Типичная крона из ветвей образуется у хвойных (из голосеменных) и двудольных (из покрытосеменных) деревьев. Их стволы утолщаются ежегодно за счёт камбия. Древовидные формы однодольных своеобразны: их крона образована пучком (розеткой) крупных листьев, а ствол или не имеет вторичного утолщения (пальмы, агавы, алоэ), или утолщается за счёт особой меристемы (драцена). Подобную же древовидную форму имеют крупные тропич. папоротники, саговники (из голосеменных), а иногда и двудольные покрытосеменные в тропич. высокогорьях (крестовники, лобелии). У мн. фикусов, начинающих развитие как эпифиты, мощный ствол образуется впоследствии из спускающихся к земле и срастающихся между собой корней. Д. очень разнообразны по форме стволов, крон, направлению роста, особенностям корней (досковидные, ходульные, пневматофоры и т. д.). Наиб. разнообразны и многочисленны во влажных тропиках. Высота Д. от 2—2,5 до 100 м и более (секвойя, эвкалипт и др.). Отд. виды живут до 3—5 тыс. лет. Жизненная форма — *фанерофиты*.



Деревья: *1* — дерево обычного типа; *2* — дерево с водозапасающим стволом («бутылочное»); *3* — дерево с зонтиковидной кроной; *4* — розеточное дерево (пальма); *5* — суккулентно - стеблевое дерево (кактус).

ДЁРЕН (*Chamaepericlymenum*), род растений сем. кизиловых. Полукустарники или полукустарнички выс. 6—25 см, с ползучим корневищем. Цветки пурпурово-чёрные или желтовато-зеленоватые, в головчато-зонтиковидном соцветии, окружённом обёрткой из 4 (редко 6) белых лепестковидных листочков. Плод — красноватая костянка. 3 вида, в Европе, на Д. Востоке и в Сев. Америке. Все виды встречаются в СССР: Д. шведский (*C. suecicum*) — на С. Европ. части и на Д. Востоке, Д. канадский (*C. canadense*) и Д. уналашский (*C. unalaschkense*) — на Д. Востоке. Д. большими группами или чистыми зарослями растёт на опушках и полянах сырых лесов, на болотистых лугах. Мн. виды используют как декоративные.



1 — дёрен шведский, *а* — плод; *2* — дёрен канадский (соцветие).

ДЕ́РМА (от греч. dérma — кожа), к о р и у м (лат. corium — кожа, от греч. chórion — оболочка), к у т и с (лат. cutis — кожа), с о б с т в е н н о к о ж а, соединительнотканная часть кожи у позвоночных животных, расположенная под эпидермисом. Развивается из мезодермы. Обычно Д. б. или м. подвижно соединена с нижележащими органами посредством подкожной рыхлой соединит. ткани, часто богатой жировыми отложениями. Поверхностный слой Д.— губчатый, или сосочковый, обильно снабжён сосудами, осуществляет питание эпидермиса и его производных. Под ним находится компактный, или сетчатый, слой, выполняющий преим. опорную функцию. См. рис. при ст. *Кожа*.

ДЕРМАТОГЕ́Н (от греч. dérma, род. падеж dérmatos — кожа и -genés — рождающий, рождённый), поверхностный слой меристемы конуса нарастания у корня покрытосеменных растений; возникает из инициальных клеток апекса. Образует эпиблему с корневыми волосками. У двудольных вместе с калиптрогеном участвует в формировании корневого чехлика. На верхушках воздушных корней орхидных и ароидных Д. образует многослойную водонакапливающую ткань — веламен. У голосеменных функцию Д. выполняет п р о т о д е р м а.

ДЕРМАТОГЛИ́ФИКА (от греч. dérma, род. падеж dérmatos — кожа и glýphō — вырезаю, гравирую), раздел морфологии животных и человека, изучающий *папиллярные линии и узоры*. Данные Д. широко применяются в антропологии, генетике, криминалистике (дактилоскопия).

ДЕРМАТОКРА́НИУМ (от греч. dérma, род. падеж dérmatos — кожа и ср.-век. лат. cranium, от греч. kraníon — череп), костный покров головы позвоночных, образованный кожными по происхождению (дермальными, покровными, или накладными) костями, покрывающими снаружи мозговой череп, а также челюстную и, частично, задние висцеральные дуги. О костях, составляющих Д., см. в ст. *Череп*.

ДЕРМАТО́М (от *дерма* и греч. tomé — отрезок), зачаток соединительнотканного слоя кожи, наруж. часть сомита у зародышей хордовых. Д. распадаются на отд. мезенхимные клетки, к-рые подстилают покровный эпителий и образуют вместе с ним кожу и её производные.

ДЕРЯ́БА, д р о з д - д е р я б а (*Turdus viscivorus*), птица рода дроздовых. Дл. в среднем 27 см. Распространена в Европе, Сев.-Зап. Африке и в Азии (к Ю. до Гималаев); в СССР — преим. в хвойных лесах на В., примерно до Красноярска, в Крыму, на Кавказе, в Ср. Азии и Юж. Сибири, в горных лесах на выс. до 3000 м. Пение — флейтовый свист. См. рис. 1 при ст. *Дрозды*.

ДЕСМО́ДОВЫЕ, в а м п и р ы, к р о в о с о с ы (Desmodontidae), семейство летучих мышей. Связаны происхождением с сем. листоносов, в к-рое Д. иногда включают как подсемейство. Дл. тела 6,5—9 см. Резцы верх. челюсти увеличены и имеют острый, как бритва, режущий край, развиты клыки, задние зубы мелкие и частично редуцированы. Кишечник короткий, желудок растяжимый, имеет вид длинного рукава и приспособлен к единовременному приёму большого объёма жидкой пищи. 3 монотипич. рода, в Юж. и Центр. Америке. Питаются только кровью млекопитающих (главным образом копытных) и птиц, известны случаи нападения на человека. Д. нечувствительно для жертвы, молниеносно срезают резцами участок кожи на глуб. до 4 мм и пьют сочащуюся из ранки кровь. Единовременно выпивают 20—40 мл крови; ранка долго кровоточит из-за наличия в слюне антикоагулирующего фермента. Могут переносить и быть хранителями возбудителя бешенства и др. опасных заболеваний человека и домашних животных; нанесённые ими ранки нередко воспаляются, что служит причиной гибели скота. Многочисленный большой десмодус, или обыкновенный вампир (*Desmodus rotundus*), может наносить серьёзный ущерб животноводству.

ДЕСМОЗИ́Н, аминокислота, входящая в состав фибриллярного белка эластина. Обеспечивает поперечную сшивку молекул белка, образуя ковалентные мостики между полипептидными цепями, что обусловливает эластичность, а также нерастворимость эластина в воде и щёлочи. Аналогичную роль играет и з о д е с м о з и н. Образуется в результате ферментативной модификации включённого в полипептидную цепь лизина.

ДЕСМОСО́МЫ (от греч. desmós — связь и *сома*), специализир. контактные участки между животными клетками. Наиб. распространены в эпителиальных тканях. Плазматич. мембраны двух контактирующих клеток в Д. идут параллельно друг другу и разделены пространством шир. ок. 30 нм, в к-ром располагается тонкая пластинка плотного вещества. В ряде случаев межмембранное пространство пронизано поперечными перегородками, соединяющими две мембраны (т. н. перегородчатые и сотовидные Д. у беспозвоночных). К внутр. слою каждой мембраны в Д. прилегает электронноплотное вещество толщиной ок. 0,1 мкм, в к-рое, описывая дугу, входят из цитоплазмы филаменты из прекератина. Диам. Д. в плоскости поверхности клеток ок. 0,2 × 0,5 мкм.

ДЁСНЫ (gingivae), мягкие ткани, покрывающие у млекопитающих альвеолярный (луночковый) край челюстей от щек зубов до переходной складки губ спереди, а позади переходящие в слизистую оболочку нёба (с верх. челюсти) и дна ротовой полости (с ниж. челюсти). Д. состоят из богатой кровеносными сосудами плотной соединительнотканной основы, сросшейся с надкостницей челюстей и покрытой эпителием. В межзубных промежутках образуют т. н. десневые сосочки. Свободный край Д. несколь-

ко выступает над местом их прикрепления к зубам, образуя т. н. десневые карманы, у человека глуб. 1—2 мм.

ДЕСТАБИЛИЗИ́РУЮЩИЙ ОТБО́Р, одна из форм отбора. Понятие Д. о. ввёл и обосновал Д. К. Беляев (1970) при изучении биол. основ доместикации. Отбор становится дестабилизирующим тогда, когда под его давление попадают системы нейроэндокринной регуляции онтогенеза, что случается, по-видимому, всегда при встрече с новыми, не освоенными видом стрессорными факторами или при повышении интенсивности уже освоенных видом стрессоров. В условиях одомашнивания, т. е. при искусств. отборе, дестабилизирующий эффект возникает потому, что доместицируемые виды сталкиваются с целым комплексом принципиально новых стрессирующих и отбирающих факторов, главным из к-рых является человек. Д. о., будучи формально *движущим отбором*, по существу ведёт к резкому нарушению систем, регулирующих развитие организмов, и к повышению их изменчивости, к-рая в естеств. условиях становится исходным материалом для осуществления в дальнейшем движущей или стабилизирующей форм отбора. Д. о.— важный фактор эволюции, значительно ускоряющий её темпы.

● Беляев Д. К., Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации, в кн.: Генетика и благосостояние человечества, М., 1981, с. 53—66.

ДЕСЯТИНО́ГИЕ (Decapoda), отряд высших раков. Известны с перми. Дл. тела мадагаскарского речного рака (род *Astacoides*) до 80 см, а размах клешней гигантского японского краба (род *Macrocheira*) достигает 3 м. Для Д. характерны первичная голова (протоцефалон), срастание трёх грудных сегментов с челюстными (гнатоторакс) и превращение их конечностей в ногочелюсти; 5 пар задних грудных ног ходильные (отсюда назв.). Голова и гнатоторакс покрыты карапаксом, обычно имеющим рострум. Глаза фасеточные, на подвижных стебельках. Жабры целиком прикрыты боковыми крышками карапакса. Строение брюшка и его конечностей различно в разных группах и связано с образом жизни. 2 подотряда — Natantia (креветки) и Reptantia (речные раки, омары, лангусты, крабы, раки-отшельники). Св. 8500 видов. Обитают преим. в морях, а также в пресных водоёмах; есть и наземные. Особенно много видов на мелководьях тропиков. В СССР — ок. 280 видов. Самки вынашивают яйца на брюшных ножках, лишь примитивные креветки вымётывают их в воду. Личинки резко отличаются от взрослых. Стадии науплиуса и метанауплиуса известны только для примитивных креветок, у большинства же Д. первая стадия — зоеа, к-рая переходит в стадию мизис, затем после ряда линек — во взрослого рака. У мн. пресноводных и глубоководных мор. видов развитие прямое. Нек-рые Д.— объект промысла и разведения. См. рис. 16—18 при ст. *Ракообразные*.

ДЕТЕРМИНА́ЦИЯ (от лат. determinatio — ограничение, определение), латентная дифференцировка, возникновение качеств. различий между частями развивающегося организма на стадиях, предшествующих появлению морфологически различимых закладок органов и тканей. Термин «Д.» (предложен К. Гайдером в 1900) употребляется как для оценки морфогенетич. свойств клеточного материала, так и для обозначения процессов, в результате к-рых он достигает состояния Д. Клеточный материал считают детерминированным начиная со стадии, на к-рой он впервые обнаруживает способность при пересадке в чуждое место дифференцироваться в орган, к-рый из него образуется в норме. В опытах на живых зародышах (удаление и пересадка частей зародыша в необычное место, а также культивирование их в солевых растворах со стадии, предшествующей возникновению в них морфологически различимых признаков) получены данные о стадиях Д. зачатков разных органов и тканей и о детерминирующих факторах в эмбриогенезе и при регенерации. Процесс Д. включает как автономные изменения свойств клеток на основе ооплазматической сегрегации и взаимодействия ядер с цитоплазмой, качественно различающейся в разных бластомерах, так и влияние отд. групп клеток друг на друга (см. *Индукция*). У беспозвоночных сильнее выражена ооплазматич. сегрегация и Д. частей тела у них выявляется уже на стадиях дробления, а у хордовых большее значение имеют взаимодействия частей зародыша и Д. проявляется на стадиях органогенеза. По этому признаку условно различают животных с детерминир. типом развития, имеющих мозаичные яйца, и животных с недетерминир. типом развития, яйца к-рых наз. регуляционными. При нормальном развитии в компетентном (см. *Компетенция*) материале под влиянием индуктора происходит сначала неустойчивая (лабильная) Д., а позднее — необратимая, стабильная Д. Только после этого наступает морфологически обнаруживаемая *дифференцировка*, т. е. возникает зачаток ткани или органа и начинается его дальнейшее расчленение. На последовательных стадиях дифференцировки включаются новые системы взаимодействий и новые процессы Д., в ходе к-рых одновременно с определением судьбы клеточного материала происходит ограничение его морфологич. потенций. В основе Д. лежит, по-видимому, активация тех или иных генов и синтез разных мРНК, а возможно и белков.

● Иберт Дж., Взаимодействующие системы в развитии, пер. с англ., М., 1968.

ДЕТРИ́Т (от лат. detritus — истёртый), мелкие органич. частицы (остатки разложившихся животных, растений и грибов вместе с содержащимися в них бактериями), осевшие на дно водоёма или взвешенные в толще воды. Д. играет важную роль в круговороте органич. вещества (детритная пищ. цепь) и служит пищей мн. пелагич. и донным животным — фильтраторам и детритофагам. Иногда Д. (триптоном) наз. все взвешенные в толще воды органич. и неорганич. частицы.

ДЕТРИТОФА́ГИ (от *детрит* и *...фаг*), водные и сухопутные животные, питающиеся детритом вместе с содержащимися в нём микроорганизмами. К водным Д. относятся *грунтоеды* и отчасти *сестонофаги*. Сухопутные Д. (дождевые черви, мн. двупарноногие многоножки, личинки нек-рых насекомых) питаются органич. веществами почвы и живыми микроорганизмами, населяющими её. Д. относятся к сапрофагам.

ДЕФОСФОРИЛИ́РОВАНИЕ, отщепление остатка фосфорной к-ты от молекулы фосфорсодержащего соединения. В живых клетках ферментативное Д. осуществляется гл. обр. фосфатазами (фосфоамилазами), при действии к-рых образуется свободная фосфорная к-та. В результате Д. богатого энергией АТФ аденозинтрифосфатазами энергия макроэргических связей АТФ используется для активного транспорта ионов через мембрану, мышечного сокращения и др. физиол. функций. Д. нуклеозидтрифосфатов с переносом фосфорильной группы на др. соединения (низкомолекулярные вещества или белки) осуществляется киназами, относящимися к классу трансфераз. Являясь процессом, обратным фосфорилированию, Д. играет важную роль в обмене веществ и энергетике живого организма.

ДЖЕЙРА́Н (*Gazella subgutturosa*), млекопитающее рода газелей. Дл. тела 94—115 см, высота в холке 60—75 см. Рога только у самцов, лировидные (дл. 25—41 см). Распространён в Передней, Ср. и Центр. Азии, в СССР — на Ю.-В. Закавказья, в Туркмении, Узбекистане и в юж. Казахстане. Обитает в пустынях и полупустынях. В весенне-летний период держится небольшими группами, в осенне-зимний — стадами до неск. сотен особей. Беременность 5,5—6 мес. Детёнышей в помёте 1—2. В неволе хорошо размножается, но живёт недолго. В Узбекистане создан питомник для разведения Д. В Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 14 при ст. *Полорогие*.

ДЖО́НСТОНОВ О́РГАН (по имени К. Джонстона), орган чувств у большинства насекомых; специализир. форма *хордотональных органов*. Осн. функция — восприятие направления движения воздуха (или воды), а также контакта с твёрдым субстратом (механорецепция). Наиб. сложно Д. о. устроен у комаров и их личинок, жуков вертячек, у к-рых служит также органом слуха. Располагается во 2-м членике антенн. Самцы комара *Aedes aegypti* воспринимают частоты в области 150—550 кГц (звук, издаваемый самкой при полёте). Стимуляция Д. о. происходит при активном ощупывании антеннами разл. предметов и во время движения насекомого.

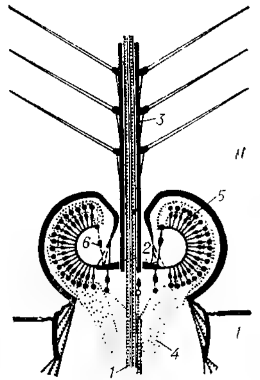


Схема строения джонстонова органа комара семейства Culicidae: первый (*I*) и второй (*II*) членики антенны; *1* — антеннальный нерв; *2* — базальная пластинка; *3* — жгутик антенны с волосками; *4* — нерв джонстонова органа; *5* и *6* — наружные и внутренние хордотональные сенсиллы.

ДЖО́РДАНА ПРА́ВИЛО, правило викариата, одно из осн. положений теории геогр. (аллопатрич.) видообразования. Согласно Д. п., ареалы близкородств. форм животных (видов или подвидов) обычно занимают смежные территории и существенно не перекрываются; родств. формы, как правило, викарируют, т. е. географически замещают друг друга. Биол. значение такой изоляции установлено ещё в 1868 М. Вагнером, предложившим теорию геогр. видообразования. Названо в 1906 Дж. Алленом по имени Д. Джордана, к-рый подчёркивал особую важность этого положения для проблемы видообразования (хотя

правильнее было бы наз. «правилом Вагнера»).

ДЖУЗГУ́Н, жузгун (*Calligonum*), род растений сем. гречишных. Сильно ветвистые кустарники или небольшие деревья. Листья очень мелкие, от линейных до шиловидных, рано опадающие; фотосинтез осуществляют молодые побеги. Цветки обоеполые, в пазушных пучках. Плоды с крыловидными или щетиновидными выростами, нередко шаровидные, приспособленные к переносу ветром по поверхности земли. Ок. 80 видов, в Сев. Африке, в Азии, 1 вид — в Европе (Ю.-В. Европ. части СССР). В СССР — ок. 30 видов, гл. обр. в Ср. Азии. Растут в пустынях, полупустынях и степях, б. ч. на слабо закреплённых, иногда сыпучих песках, глинистых склонах, каменистых местах. Нек-рые, напр. Д. древовидный (*C. arborescens*), используют для закрепления песков. Молодые побеги служат кормом для верблюдов и овец, древесина идёт на топливо. Д. бакинский (*C. bakuensis*) и Д. печальный, или кандым (*C. triste*),— в Красной книге СССР. См. рис. 5 при ст. *Гречишные*.

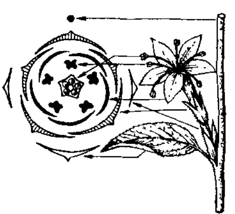
ДЖУ́НГЛИ (англ. jungle, от джангал, на языке хинди — лес, заросли), густые древесно-кустарниковые сообщества с участием высоких грубостебельных злаков. Распространены в муссонных областях тропиков, в осн. в Индии и Юго-Вост. Азии (Индокитай, Зондские о-ва и др.). Обилие бамбука, салового дерева, акаций, стеркулий, стволы к-рых переплетены лианами (преим. ротанговая пальма), делает Д. труднопроходимыми. В травяном покрове — дикий сахарный тростник (*Saccharum spontaneum*), эриантус и др. Д. имеют антропогенное происхождение — они развились на быв. пашнях, на местах вырубленных и выжженных лесов. Часто Д. неправильно наз. густые, перевитые лианами участки заболоченных тропич. лесов.

ДЖУТ (*Corchorus*), род растений сем. липовых порядка мальвовых. Кустарники, полукустарники и травы с очередными цельными листьями. Цветки мелкие, обоеполые, плод — коробочка. Ок. 100 видов, в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Однолетние виды — Д. короткоплодный (*C. capsularis*) и Д. длинноплодный (*C. olitorius*) — волокнистые растения выс. до 3 м; в диком виде неизвестны, возделываются с древнейших времён, гл. обр. в Индии и Пакистане, в СССР — в Ср. Азии на небольших площадях. Дают очень крепкое волокно, идущее на технич., упаковочные, мебельные и др. ткани, ковры, верёвки и т. п. Листья и молодые побеги употребляют как овощ.

ДЗЕ́ЛЬКВА, зельква (*Zelkova*), род древесных растений сем. ильмовых. 5—7 видов, гл. обр. в Вост. Азии, 1 — в Сев. Иране и 1 — на о. Крит. В СССР 1 вид в Закавказье — Д. граболистная (*Z. carpinofolia*) — дерево выс. 15—25 (до 40) м, диам. до 2 м. Живёт 400 лет и более. Цветки обоеполые и тычиночные. Плоды обычно опадают с частью годовалой веточки, к-рая планирует и ветром относится на значит. расстояние. Древесина гибкая, плотная, прочная, декоративна, устойчива к гниению. Д. граболистная — реликтовый вид третичной флоры; ареал из-за рубок сильно сокращается; в Красной книге СССР.

ДЗЕРЕ́НЫ, дзэрэны (*Procapra*), род полорогих. Дл. тела 95—148 см, высота в холке 54—84 см, масса 20—40 кг. У самцов лировидные рога (дл. до 28 см), 2—3 вида, в Азии (МНР, Китай, Индия, Непал). На терр. СССР до сер. 20 в. один вид (*P. gutturosa*) встречался в Чуйской степи, на Ю. Тувы и в Вост. Забайкалье; до недавнего времени заходил в Вост. Забайкалье. Д. обитают в степях, полустепях и пустынях. Бегают со скоростью до 65 км/ч. Детёнышей в помёте 1, иногда 2. Хорошо переносят неволю. Сохранились преим. в нац. парках. В Красной книге СССР.

ДИАГРА́ММА ЦВЕТКА́ (от греч. diágramma — рисунок, чертёж), условное схематич. изображение строения цветка, в к-ром отражаются число, относит. размеры и взаимное расположение частей цветка, наличие и отсутствие срастаний,



Построение диаграммы цветка.

строение завязи. Д. ц. составляется гл. обр. на основании поперечных разрезов бутона; иногда на Д. ц. показываются также (пунктиром) недоразвитые и исчезнувшие в процессе эволюции элементы цветка. На Д. ц. чашелистики обозначаются скобками с килем, лепестки — круглыми скобками, тычинки в виде разреза через пыльник (при большом числе тычинок — затушёванный эллипс). На Д. ц. изображаются также прицветники и прицветнички и ось соцветия (в виде точек).

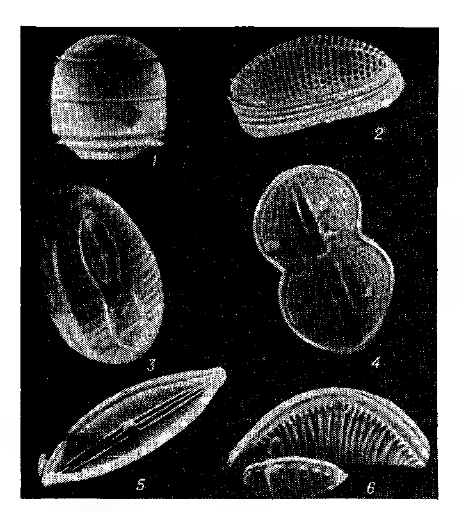
ДИАПА́УЗА (от греч. diápausis — перерыв, остановка), период временного физиол. покоя в развитии и размножении животных. Характеризуется резким снижением интенсивности метаболизма и остановкой формообразоват. процессов. Д. свойственна представителям мн. классов животных, но наиб. детально изучена у насекомых и млекопитающих. В сев. широтах для животных характерна зимняя Д. (гибернация), в р-нах с тёплым засушливым климатом — летняя (эстивация). Начало и окончание Д. регулируются гормонами (переход к ней сопряжён с повышением устойчивости организмов к экстремальным воздействиям внеш. среды), а также длиной светового дня (фотопериодизм), темп-рой и влажностью среды, качеством пищи. Она может продолжаться от неск. часов до неск. лет, как правило, длится неск. месяцев. Окончание Д., в частности у насекомых, происходит обычно в результате действия низких зимних темп-р, стимулирующих деятельность нейросекреторных клеток головного мозга, к-рые начинают выделять гормон, активирующий обмен веществ, в г. ч. деятельность проторакальных желёз, выделяющих гормон экдизон, способствующий завершению цикла развития. В др. случаях окончание Д. может быть обусловлено весенним повышением темп-ры окружающей среды или (летняя Д.) наступлением периода дождей. У каждого вида организмов Д. приурочена к определ. периоду жизненного цикла: эмбриональная Д. (на стадии яйца) свойственна коловраткам, низшим ракообразным, саранчовым, нек-рым млекопитающим — грызунам, ряду хищных (напр., соболю, норке) и др.; личиночная (ларвальная) — мн. двукрылым и пилильщикам; куколочная Д. преобладает у чешуекрылых; имагинальная — у жесткокрылых, комаров, нек-рых чешуекрылых (напр., лугового мотылька). Во время имагинальной Д. прекращается развитие гонад и половых продуктов, резко сокращается подвижность особей, хотя у нек-рых видов в начальном периоде наблюдаются дальние миграции. В состоянии Д. животные, в частности насекомые, клещи, становятся устойчивыми к действию пестицидов, повышается их морозостойкость и стойкость к высыханию. Один и тот же вид животных может иметь неск. форм Д., наступающих облигатно или факультативно. Это обеспечивает виду наиб. выгодную синхронизацию жизненного цикла особей с сезонными условиями среды и повышает его экологич. пластичность.

ДИАСПО́РА (от греч. diasporá — рассеивание, разбрасывание), диссемин у л а, часть растения разл. морфологич. природы, естественно отделяющаяся от материнского растения и служащая для размножения и расселения. Различают вегетативные Д. (клубни, луковицы, выводковые почки) и генеративные (споры, семена, плоды, части плода, соплодия).

ДИАСТЕ́МА (от греч. diástēma — расстояние, промежуток), промежуток между зубами, возникающий в результате частичной редукции зубной системы у млекопитающих. У большинства травоядных Д. возникает из-за редукции клыков, части предкоренных зубов, а иногда и резцов (обычно в верх. и ниж. челюстях, у жвачных — лишь в ниж. челюсти). У хищных Д. образуется в связи с увеличением клыков: в верх. челюсти Д. находится между клыком и резцом и в неё входит клык ниж. челюсти, в нижней — между клыком и передним ложнокоренным зубом и в неё входит клык верх. челюсти. Т. о., при смыкании челюстей у хищных клыки заходят один за другой и образуют прочный замок, способствующий удержанию добычи.

ДИА́СТОЛА (от греч. diastolḗ — растяжение, расширение), расширение полостей сердца, вызванное последоват. расслаблением мышц предсердий и желудочков, во время к-рого оно заполняется кровью. Последовательные систола и Д. предсердий и желудочков составляют цикл сердечной деятельности. У человека при ритме 75 сокращений в 1 мин Д. предсердий длится 0,7 сек, Д. желудочков — ок. 0,5 сек.

ДИАТО́МОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Diatomeae), кремнистые водоросли (Bacillariophyta), отдел водорослей. Одноклеточные, микроскопич. (от 4 до 2000 мкм), одиночные или колониальные организмы. Характерная особенность — наличие твёрдой двустворчатой кремнезёмной оболочки — панциря. Хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *c* и фукоксантин, придающий Д. в. бурый цвет. Запасные вещества — масло, волютин и хризоламинарин. Размножаются делением и половым путём (изогамия безжгутиковых гамет, конъюгация, автогамия или оогамия). Преим. фотоавтотрофные организмы. 2 класса: пеннатные диатомеи (Pennatophyceae), напр. навикулы, с двусторонне-симметричными створками, у мн. форм на центр. оси — щелевидное отверстие (шов); центрические диатомеи (Centrophyceae), напр. мелозира, циклотелла, с радиально-симметричными створками, без шва. Ок. 300 родов, св. 12 тыс. совр. и ископаемых видов. Широко распространены в континентальных водоёмах, морях, почве; в Антарктике образуют плотный коричневый налёт на ниж. стороне льдов. Д. в.— важнейшие продуценты



Диатомовые водоросли: *1 — Melosira nummuloides; 2 — Achnanthes brevipes; 3 — Navicula brachium; 4 — Diploneis didyma; 5 — Mastogloia braunii; 6 — Rhopalodia musculus.*

органич. вещества (ок. 25% мировой первичной продукции, создаваемой растениями). Известны с юрского периода. Массовые скопления створок Д. в. образуют горную породу — диатомит, имеющий пром. значение, а на дне совр. морей — диатомовые илы. Произошли, вероятно, от предков общих с золотистыми и желтозелёными водорослями. Иногда Д. в. относят к простейшим. На определении таксономич. принадлежности ископаемых Д. в. основан диатомовый анализ, применяемый в палеонтологии.

● Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные, т. 1, Л., 1974; Глезер З. И., Таксономическая значимость признаков у диатомовых водорослей в свете разработки новой классификации Bacillariophyta, «Ботанич. журнал», 1983, т. 68, № 8.

ДИАТРОПИ́ЗМ (от греч. diá — через, поперёк и *тропизм*), изгибы органов растений, при к-рых они стремятся занять положение, перпендикулярное направлению действующего раздражителя. Свойствен органам с дорсовентральным строением, особенно листьям, располагающимся б. ч. перпендикулярно действующей на них силе тяжести или направлению падающего света.

ДИАФРА́ГМА (позднелат. diaphragma, от греч. diáphragma — перегородка), грудобрюшная преграда, мышечная перегородка, полностью отделяющая у млекопитающих грудную полость от брюшной. Мышечные волокна Д. отходят от последних рёбер, конца грудины и поясничных позвонков и сходятся к сухожильному центру Д. (отсутствует у сирен и китообразных). Через отверстия в Д. проходят пищевод, крупные сосуды и нервы. Д. — важная дыхат. мышца: при вдохе купол её уплощается и объём грудной полости увеличивается. Произошла от соединительнотканной септы, отделяющей у нек-рых пресмыкающихся грудную полость от брюшной. Закладывается у зародыша в шейной области позади сердца и в процессе развития сдвигается каудально; её мускулатура иннервируется шейными нервами. См. рис. при ст. *Дыхания органы*.

ДИВЕРГЕ́НЦИЯ (от ср.-век. лат. divergo — отклоняюсь, отхожу), в эволюционном учении — расхождение признаков организмов в ходе эволюции разных филетич. линий, возникших от общего предка. Часто говорят о Д. самих групп организмов. Термин «дивергенция признаков» введён Ч. Дарвином (1859), к-рый осн. причиной Д. считал внутривидовую конкуренцию (наиб. острая конкуренция должна иметь место между наиб. сходными особями в силу сходства их жизненных потребностей) и естеств. отбор, к-рый должен способствовать преим. выживанию и оставлению потомства наиб. уклонившимися от ср. состояния особями первоначального вида; промежуточные формы, оказавшиеся в условиях особенно жестокой конкуренции, вымирают. Дарвин использовал принцип Д. для объяснения возрастающего разнообразия форм в эволюции организмов. По совр. представлениям, Д. возникает в результате *дизруптивного отбора*, а также *изоляции* и не обязательно связана с острой внутривидовой конкуренцией. Концепция Д. получила дальнейшее развитие в концепции *адаптивной радиации*. Ср. *Конвергенция, Параллелизм*. См. рис. при ст. *Видообразование*.

● Егоров Ю. Е., Механизмы дивергенции, М., 1983.

В физиологии Д. — расхождение импульсации, идущей с одного нервного волокна к разл. нейронам и даже отделам головного мозга. Структурная основа Д., или мультипликации, — широкое разветвление аксонных окончаний и установление синаптич. контактов сразу с множеством нервных элементов. Д. вместе с конвергенцией обеспечивает интегративную деятельность нервной системы в организме.

ДИЗЕНТЕРИ́ЙНАЯ АМЁБА (*Entamoeba histolytica*), паразитич. простейшее класса амёб. Мельче обыкновенной амёбы (*Amoeba proteus*), очень подвижна, эктоплазма чётко отграничена от эндоплазмы, псевдоподии короткие и широкие. Возбудитель амёбного колита человека (амёбиаза). Живёт обычно в просвете толстого кишечника (просветная форма, дл. до 20 мкм), питается его содержимым и бактериями, не вызывает болезненных явлений. Внедряясь в слизистую кишечника и размножаясь в ней (тканевая форма, дл. до 25 мкм), вызывает изъязвления и тяжёлую форму колита. Тканевые формы, попадающие в просвет кишки из язв, увеличиваются в размерах (до 30 мкм) и способны фагопитировать эритроциты (превращаются в крупную вегетативную форму — эритрофагов). Во внеш. среде эритрофаги быстро гибнут. При затухании острой фазы амёбиаза оставшиеся в кишечнике эритрофаги уменьшаются в размерах и переходят в просветную форму, а затем инцистируются. Четырёхъядерные цисты Д. а., выходя с фекалиями во внеш. среду, служат источником нового заражения.

ДИЗРУПТИ́ВНЫЙ ОТБО́Р (от лат. disruptus — разорванный), разрывающий отбор, одна из форм естеств. отбора, благоприятствующая двум или нескольким направлениям изменчивости (классам фенотипов), но не благоприятствующая среднему (промежуточному) состоянию признака (фенотипа). При действии Д. о. внутри популяции обычно возникает полиморфизм — неск. отчётливо различающихся фенотипич. форм. Если же разные направления Д. о. обусловлены различиями условий внеш. среды в разных частях ареала данного вида, то населяющие их аллопатрич. популяции приобретают устойчивые фенотипич. и генотипич. различия, имеющие приспособит. значение. При снижении возможности скрещивания между такими популяциями в результате изоляции друг от друга происходит их дальнейшая дивергенция, вплоть до обособления в качестве новых видов. Один из примеров действия Д. о. — развитие индустриального *меланизма*, описанного более чем у 70 видов бабочек в Европе и Сев. Америке. Иногда Д. о. рассматривают как частный случай *движущего отбора*, поскольку обе эти формы отбора приводят к изменению фенотипич. облика популяции в противоположность *стабилизирующему отбору*.

ДИКА́РИОН (от греч. di- — приставка, означающая дважды, двойной, и káryon — орех, ядро ореха), клетка гриба, содержащая сближенные, но не слившиеся гаплоидные мужское и женское ядра. Возникает при половом процессе у аскомицетов и базидиальных грибов.

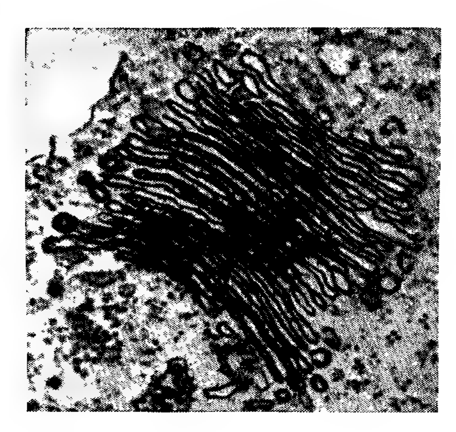
ДИ́КАЯ КО́ШКА (*Felis silvestris*), млекопитающее рода кошек. Иногда выделяют 2 вида: лесная кошка (*F. silvestris*) и степная кошка (*F. libyca*). Неск. крупнее домашней К.; дл. тела 40—90 см, хвоста до 40 см. Мех пышный, особенно на хвосте. Окраска жёлто-серая, с неясными тёмными поперечными полосами. Распространена в Африке и Евразии, в СССР — на Ю.-З. Европ. части, на Кавказе, в Казахстане и в Ср. Азии. Обитатель буковых лесов и камышей. Хорошо лазает по деревьям. Мех малоценный. Североафриканский подвид Д. к. — ливийская кошка (*F. s. libyca*) — родоначальник домашних пород кошек. Среднеевропейская Д. к. (*F. s. silvestris*) — в Красной книге СССР.

ДИКДИ́КИ (*Madoqua*), род полорогих. Самые маленькие представители сем.: дл. тела 45—80 см, высота в холке 30—45 см, масса 2—6,5 кг. Самки крупнее самцов. Конец морды удлинён и подвижен. На голове хохолок из жёстких волос. Рога у самцов дл. до 11 см. 4—6 видов (иногда 2 из них выделяют в род *Rhynchotragus*), в Вост. и Юго-Зап. Африке, в кустарниковых саваннах и на каменистых равнинах. Активны днём и в сумерках. Держатся постоянными парами. Беременность ок. 6 мес. В помёте обычно 1 детёныш. В год, как правило, 2 помёта. Объект охоты. См. рис. 3 при ст. *Полорогие*.

ДИКОБРА́ЗЫ (*Hystrix*), род грызунов сем. дикобразовых (Hystricidae). Дл. тела 60—90 см, хвоста 12—15 см, масса до 27 кг. Тело покрыто иглами, на брюшной стороне — игловидной щетиной. 4—6 видов, в горных, предгорных и пустынных р-нах преим. субтропич. и тропич. Евразии и Африки. В СССР 1 вид — индийский Д. (*H. indica*), от Закавказья и Ю. Устюрта по всей Ср. Азии, к В. от юж. Казахстана; в горах до выс. 3900 м. Образ жизни одиночный, ночной. Детёнышей в помёте 2 (иногда 5). Питаются плодами, подземными частями растений, корой. См. рис. 28 при ст. *Грызуны*.

ДИКТИОСО́МА (от греч. díktyon — сеть и сома), структурно-функциональная единица комплекса Гольджи; в растит. клетках Д. обособлены. Представлена стопкой из 5—20 параллельных плоских мембранных мешочков (цистерн); расстояние между ними 20—25 нм. Внутр. пространства мешочков не сообщаются друг с другом. По периферии Д. мешочки могут образовывать вздутия, канальцы. К проксимальной части Д. часто примыкают элементы эндоплазматич. сети, от дистальной — отделяются секреторные гранулы. См. рис. на стр. 178.

ДИКТИОСТЕ́ЛА (от греч. díktyon — сеть и *стела*), один из типов центр. цилиндра (стелы) стебля высших растений.



Микрофотография диктиосомы эвглены.

Проводящие пучки Д. (концентрические, флоэма окружает ксилему) образуют сетчатый цилиндр. Д.— разновидность трубчатой стелы; образовалась в результате возникновения листовых прорывов (лакун). Характерна для папоротников, лишённых камбия. См. рис. при ст. *Стелярная теория*.

ДИКУ́ША (*Falcipennis falcipennis*), птица сем. тетеревиных. Дл. ок. 40 см. Оперение тёмное, с белыми пятнами на спине и боках. Спорадически распространена на Ю.-В. Сибири и Д. Востоке. Обитает в темнохвойной тайге среди насаждений аянской ели, хвоя к-рой — осн. зимний корм Д. В Красной книге СССР.

ДИЛЛЕ́НИЕВЫЕ, порядок (Dilleniales) и семейство (Dilleniaceae) двудольных растений. Порядок Д.— важное звено филогенетич. отношений двудольных растений: связывает магнолиевые с чайными и фиалковыми. Деревья и кустарники, преим. вечнозелёные, иногда лианы, редко многолетние травы. Листья очередные, б. ч. цельные. Цветки чаще обоеполые, правильные, с двойным спироциклическим б. ч. 5-членным околоцветником и многочисл. (до 200—500) тычинками. Гинецей обычно апокарпный, завязь верхняя. Плод — многолистовка, реже — многоорешек или ягодообразный. Семена, как правило, с ариллусом; зародыш прямой, крайне маленький, эндосперм обильный. 2 сем.: Д. и кроссосомовые (Crossosomataceae). Сем. Д.— одно из самых примитивных среди покрытосеменных. Ок. 400 видов (12 родов), в тропиках и отчасти в субтропиках (Гималаи, Австралия) обоих полушарий. Растут б. ч. в тропич. лесах и саваннах, мн. виды — ксерофиты. Цветки опыляются насекомыми, иногда птицами. Плоды и семена распространяются млекопитающими, птицами, водой. Древесина мн. видов используется в стр-ве, для изготовления мебели, лодок. Похожие на яблоко плоды диллении индийской (*Dillenia indica*) и нек-рых др. видов употребляют в пищу. Кора Д. содержит дубильные вещества. Мн. виды декоративны.

ДИ́НГО (*Canis dingo*), собака, заселившая Австралию, вероятно, вместе с проникновением туда человека. Окраска чаще рыжая, встречаются Д. других мастей, а также пятнистые. Преим. ночное и сумеречное животное. В помёте 4—6 (до 8) щенков. Вредит овцеводству, поэтому интенсивно истребляется. Скрещивается с домашними собаками. Нек-рые учёные рассматривают Д. как подвид домашней собаки.

ДИНО́БРИОН (*Dinobryon*), род хризомонадовых водорослей. Двужгутиковые одноклеточные организмы, формирующие кустистые свободноплавающие колонии, состоящие из трубчатых или бокаловидных «домиков» с одиночной золотистой клеткой в верх. части каждого из них (напоминают канделябры). Размножаются продольным делением. Ок. 20 видов, в пресных и слабосолёных водоёмах, наиб. распространённые представители пресноводного планктона. Нек-рые виды служат показателями степени чистоты воды.

ДИНОЗА́ВРЫ (Dinosauria), самая многочисл. группа вымерших пресмыкающихся подкласса архозавров. Дл. от 20 см до 30 м. Известны из триаса —мела всех материков, кроме Антарктиды, в СССР осн. находки гл. обр. на терр. Казахстана и Ср. Азии. Доминировали в наземных биоценозах юрского периода, последние Д. вымерли в конце мелового (ок. 65 млн. лет назад). Одни учёные связывают вымирание Д. с глобальной катастрофой (падение астероида и др.), другие — с постепенной сменой растительного покрова, климатических факторов (напр., аридизацией) и др. неблагоприятными изменениями условий их обитания. Ок. 600 видов Д. объединяют в 2 отряда: ящеротазовые и птицетазовые. Предполагают, что оба отряда произошли независимо, от разных псевдозухий, унаследовав от них способность к передвижению на двух задних ногах (бипедализм), усилившуюся у одних (хищные Д. и орнитоподы) и утраченную у других (зауроподы, стегозавры, анкилозавры и рогатые Д.). Д. отличались морфологич. и экологич. многообразием. Предками Д. были наземные хищники. Птицетазовые Д. перешли к растительноядности. Среди ящеротазовых растительноядными стали гигантские зауроподы, адаптировавшиеся к обитанию в крупных внутриматериковых водоёмах или в прибрежной зоне морей. У большинства птицетазовых Д. (кроме орнитопод) развились защитные приспособления против хищных Д. (шипы и костные панцири у стегозавров и анкилозавров, рога — у рогатых Д.). Размножались откладывая яйца. Нек-рые авторы полагают, что Д. были теплокровными животными, однако термоизолирующих покровов они не имели. Широкое распространение и быстрая смена видов Д. сделали их ценными руководящими ископаемыми. См. рис. 2, 3 в табл. 5 и рис. 1—3 в табл. 6.

● Charig A., A new book at the dinosaurs, N. Y., 1983.

ДИНО́РНИС, моа (*Dinornis*), вымерший род птиц отр. моаобразных. Известны с плиоцена на о вах Нов. Зеландии. Д. включал 4(8) вида (наиб. крупные в отряде — выс. до 3 м). Последние представители Д. вымерли 250—300 лет назад. См. рис. при ст. *Моаобразные*.

ДИНОФИ́ТОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Dinophyta), отдел водорослей. Объединяет представителей нескольких морфологич. типов, из к-рых доминирует монадный — одноклеточные двужгутиковые организмы (часто наз. динофлагеллатами). Расположенный вдоль продольной оси клетки жгутик сообщает ей поступат. движение, второй, перпендикулярный первому,— вращат. движение. Хлоропласты бурые, содержат хлорофилл *а* и *с* и ксантофиллы. Наряду с фототрофным у нек-рых Д. в. питание гетеротрофное (осмо- и фаготрофное). Есть бесцветные формы; нек-рые паразитируют на водных организмах. Запасные вещества — крахмал и жир. Размножаются делением, реже зооспорами (с таким же расположением жгутиков, как у вегетативной клетки); половой процесс известен у единичных представителей. При неблагоприятных условиях образуют цисты. Ок. 120 родов, 1200 видов; в СССР — ок. 50 родов (в г. ч. перидиниум, церациум и др. из класса перидинеи), 500 видов. Составляют значит. часть планктона пресных водоёмов и морей. Массовое развитие Д. в. вызывает «цветение» воды (г. н. красные приливы), приводящее к отравлению моллюсков и рыб (выделяют токсичное вещество — сакситоксин). Нек-рые Д. в.— симбионты простейших и кишечнополостных. Прежнее назв. отдела — пирофитовые водоросли. В совр. зоол. систематике Д. в. рассматриваются как класс простейших — растительные жгутиконосцы (Phytomastigophorea).

● Киселев И. А., Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР, М. — Л., 1950; Sarjeant W. A. S. Fossil and living dinoflagellates, L.— N. Y., 1974.

ДИНОФЛАГЕЛЛА́ТЫ (Dinoflagellata), 1) в ботанике — название нек-рых (монадных) форм динофитовых водорослей; 2) в зоологии — то же, что *перидинеи*, или панцирные жгутиконосцы.

ДИНОЦЕРА́ТЫ (Dinocerata), отряд вымерших копытных. Известны из палеоцена — эоцена Сев. Америки и Азии. Крупные животные, наиб. поздние формы — с небольшого слона. Череп низкий, с маленькой мозговой коробкой; у ряда форм имелись 2—3 пары костных рогообразных выступов. Зубы гребенчатые, плохо приспособленные к перетиранию растит. пищи; клыки крупные, кинжаловидные. Конечности стопоходящие, пятипалые, с копытами. 3 семейства, ок. 10 родов (ок. 15 видов). Вымерли, не дав начала каким-либо группам.

ДИОКСИАЦЕТО́Н, моносахарид из группы триоз. В живых клетках существует в виде диоксиацетонфосфата — промежуточного продукта распада моносахаридов при гликолизе и брожении из фруктозо-1,6-дифосфата. Накапливается в тканях при нек-рых видах брожения.

ДИОНЕ́Я (*Dionaea*), род многолетних насекомоядных растений сем. росянковых с единств. видом — венерина мухоловка (*D. muscipula*). Стебель короткий, с розеткой листьев. Цветки белые, собраны в щитки на высоком цветоносе. Листья с крылатыми черешками и двулопастными овальными пластинками с длинными зубцами по краям. На верх. стороне каждой половинки листа находятся 3 чувствительных к прикосновению волоска. Если насекомое касается одного из них, лист захлопывается, подобно книге, а зубцы заходят друг за друга. Желёзки, расположенные на поверхности листа, выделяют пищеварит. жидкость. Переваривание жертвы длится неск. дней, затем лист раскрывается. Д.— эндемик прибрежной части штатов Сев. и Юж. Каролина в США. См. рис. 6 в табл. 15.

ДИОСКОРЕ́Я (*Dioscorea*), род растений сем. смилаксовых. Двудомные многолетние вьющиеся травы (реже полукустарники) с клубнями или корневищами. Цветки мелкие, однополые, в кистях или колосьях; плод — коробочка. Св. 600 видов, в тропиках и субтропиках, редко в умеренных поясах, в СССР — 2 вида. Д. кавказская (*D. caucasica*) — травянистая лиана дубовых и дубово-грабовых лесов, реликтовый эндемик колхидской флоры, в Красной книге СССР.

На юге Д. Востока — Д. японская (*D. nipponica*), приуроченная к осветлённым вторичным растит. сообществам из низкорослых зарослей дуба монгольского. Оба вида — лекарств. растения. Ряд видов, более известных под назв. ямс, культивируют как декоративные.

ДИПЛЕ́УРУЛА (от греч. di- — приставка, означающая дважды, двойной и pleurá — сторона, бок), двусторонне-симметричная ранняя пелагическая личинка иглокожих и кишечнодышащих. Тело овальное, с выпуклой спинной и вогнутой брюшной сторонами. Имеет околоротовой венчик ресничек, изогнутый зачаточный кишечник с ротовым и анальным отверстиями, 3 пары целомических мешочков. В процессе развития Д. у иглокожих разных классов формируются личинки: эхиноплутеус (у морских ежей), офиоплутеус (у офиур), бипиннария и затем брахиолярия (у морских звёзд), аурикулярия и долиолярия (у голотурий), бочонковидная личинка (у морских лилий), а у кишечнодышащих — торнария. См. рис. 33 при ст. *Личинка.*

ДИПЛОДО́КИ (*Diplodocus*), род вымерших пресмыкающихся подотряда зауропод. Известны из юры Сев. Америки. Дл. ок. 25 м. Стройные животные, с небольшой головой, тонкой длинной шеей и длинным хвостом. Зубы немногочисленные, слабые. Растительноядные. 3—4 вида.

ДИПЛО́ИД (от греч. diplóos — двойной и éidos — вид), организм, клетки к-рого несут два гомологичных набора хромосом. Термин «Д.» предложен Э. Страсбургером в 1905. Обычно Д. образуется в результате слияния двух гаплоидных гамет. Д. могут развиваться также из непрошедших редукционного деления диплоидных неоплодотворённых яйцеклеток. У большинства животных и высших растений Д. представляют осн. фазу жизненного цикла (диплофаза, спорофит), но для нек-рых одноклеточных диплоидной является только зигота, претерпевающая мейоз и образующая гаплоидные клетки. При эксперим. получении Д. за счёт нерасхождения хромосом у гаплоидов (напр., с помощью колхицина) получают организмы, гомозиготные практически по всем генам. Полагают, что диплоидность возникла в ходе эволюции на основе гаплоидных организмов и закрепилась благодаря определ. преимуществам по сравнению с гаплоидами. В частности, рецессивные мутации у Д. не проявляются в гетерозиготном состоянии и могут сохраняться в популяциях в скрытом виде. Это позволяет «накапливать» определ. резерв генотипич. изменчивости и даёт возможность образования гетерозиготных Д., имеющих, как правило, большую адаптивную ценность по сравнению с гомозиготами (см. *Гетерозигота, Гетерозис*).

ДИПЛО́НТ (от греч. diplóos — двойной и on — существо), организм, все клетки к-рого, кроме гамет, диплоидны. Развивается в большинстве случаев из зиготы (большинство животных и растений), реже из диплоидных спор (нек-рые водоросли и грибы), а также при апоспории цветковых растений, при вегетативном размножении. Д. не синоним спорофита, как это иногда считают, т. к. в ряде случаев и гаметофит может быть Д. Иногда как синоним Д. используют термин «диплобионт»; однако последним термином чаще обозначают организм, в жизненном цикле к-рого бывает два цитологич. типа — гаплоидный и диплоидный.

ДИ́ПТЕРУСЫ (*Dipterus*), род вымерших двоякодышащих рыб. Известны из среднего и позднего девона Европы, Сев. Америки, Австралии. Дл. 7—30 см. Веретенообразное тело с уплощённой головой и тупым крылом покрыто космоидной чешуёй, голова — сплошным щитом. Характерны нижнечелюстные и верх., птеригоидные (крыловидные) зубные пластинки с веерообразно расходящимися 10—12 бугорчатыми гребнями. Хвостовой плавник гетероцеркный, спинных плавников 2, анальный — отдельно. Д. приспособились к «лёгочному» дыханию и к жизни в условиях засушливого климата. Д. напоминали примитивных кистепёрых рыб. Много видов, преим. склерофаги. Руководящие ископаемые. См. рис. 7 в табл. 3Б.

ДИСАХАРИ́ДЫ, биозы, олигосахариды, молекулы к-рых построены из двух моносахаридных остатков, связанных гликозидной связью. В невосстанавливающих Д. (сахароза, трегалоза) в образовании связи между моносахаридами заняты оба гликозидных гидроксила, в восстанавливающих (мальтоза, лактоза) — связь осуществляется между гликозидным гидроксилом одного остатка и спиртовым гидроксилом другого остатка; в последнем случае в молекуле сохраняется одна полуацетальная группировка, и такие вещества по реакционной способности во многом напоминают моносахариды. Д. встречаются в природе в свободном виде, а также являются структурными компонентами молекул гликозидов, олиго- и полисахаридов.

ДИСКОБЛА́СТУЛА (от греч. dískos — диск и *бластула*), тип бластулы, характерный для зародышевого развития животных с телолецитальными мегобластич. яйцами — скорпионов, головоногих моллюсков, нек-рых оболочников, хрящевых и костистых рыб, пресмыкающихся, птиц, низших млекопитающих. Образуется в результате дискоидального дробления. Верх. стенка, или крыша, Д. отделена от нижней, или дна, щелевидной полостью и представлена дисковидным скоплением клеток, иногда наз. бластодермой, а нижняя — нераздробившимся желтком. См. рис. при ст. *Бластула.*

ДИСКОМЕДУ́ЗЫ (Discomedusae, или Semalostomeae), отряд сцифоидных. Зонтик медуз блюдцевидный или колоколообразный с 8 (или более) краевыми лопастями, не разделён на две части кольцевой перетяжкой, пронизан радиальными каналами. Обычно имеется 8 или 16 ропалий, лежащих между лопастями. На краю зонтика — многочисл. щупальца, иногда расположенные 8 пучками. Полипы без хитиновой трубочки, постоянных колоний не образуют. У нек-рых видов полипоидное поколение утрачено, из яйца развивается личинка эфира, а из неё — медуза. В морях СССР — 11 видов, в т. ч. из родов цианей, аурелий, пелагий.

ДИСКОМИЦЕ́ТЫ (Discomycetiidae), группа порядков грибов подкласса эуаскомицетов. Плодовые тела — апотеции, б. ч. блюдцевидные (диам. от 0,1 мм до 26 см), часто ярко окрашенные (красные, жёлтые, оранжевые), с ножкой или без неё, с открытым гимением; образуются на мицелии или на стромах, могут формироваться погружённо под эпидермисом листьев и ветвей. Аски эутуникатные. Морфологич. особенности апотециев — важный таксономич. признак. 5 порядков: фацидиевые (Phacidiales), гелоциевые (Helotiales), циттариевые (Cyttariales), пецицевые (Pezizales), трюфелевые (Tuberales). Ок. 6000 видов, распространены широко. Большинство сапротрофы (напр., сморчок, строчок, трюфель), немногие — паразиты растений (напр., склеротиния).

ДИССЕМИНА́ЦИЯ (от лат. disseminatio — сеяние, распространение), дисперсия, процесс распространения *диаспор.*

ДИССОГО́НИЯ (от греч. dissós — двойной и *...гония*), способность нек-рых гребневиков к половому размножению сначала в личиночной стадии, затем во взрослом состоянии. Напр., личинки *Bolina hydatina* образуют способные к оплодотворению половые продукты (яйца и сперматозоиды), в дальнейшем их половые железы редуцируются. Взрослые гребневики, у к-рых половые железы развиваются вторично, также дают потомство.

ДИСТА́ЛЬНЫЙ (от лат. disto — отстою), расположенный дальше от центра тела или его медианной плоскости. Первоначально термин был введён только по отношению к конечностям, напр. кисть — Д. отдел по отношению к предплечью. Затем он стал применяться к связкам, сосудам, мышцам. Напр., Д. конец сосуда — отдел, удалённый от места отхождения сосуда. Ср. *Проксимальный.*

ДИСУЛЬФИ́ДНАЯ СВЯЗЬ, —S—S-связь, ковалентная связь между двумя атомами серы, входящими в состав остатков цистеина, расположенных в разных местах полипептидной цепи. Играет важную роль в формировании третичной структуры белковой молекулы: поддерживает жёсткую форму одиночной полипептидной цепи или удерживает вместе разл. полипептидные цепи (напр., в молекулах антител 4 полипептидные цепи удерживаются Д. с.).

ДИУРЕ́З (от греч. diuréō — выделяю мочу), у млекопитающих — мочеотделение. Скорость Д. обычно выражают в мл/мин по отношению к стандартной величине поверхности тела (у человека 1,73 м², у собак 1,0 м²) или на 100 г массы тела. При т. н. водном Д. выделяются большие объёмы гипотонической по отношению к крови мочи из-за уменьшения проницаемости для воды стенки канальцев, клетки к-рой всасывают ионы; при осмотич. Д. увеличение мочеотделения обусловлено сниженной реабсорбцией осмотически активных веществ; при антидиурезе резко ограничено выделение мочи, напр. при обезвоживании или избыточной секреции антидиуретич. гормона. См. также *Мочеобразование.*

ДИФФЕРЕНЦИА́ЦИЯ (франц. différentiation, от лат. differentia — разность, различие), расчленение системы, первоначально единой или состоящей из одинаковых элементов, на более или менее обособленные разнокачественные части. Д. связана с расширением и интенсификацией функций данной системы и разделением их между её частями, что делает более эффективной работу системы в целом при условии развития соотв. механизмов интеграции. Д. рассматривается в неск. аспектах. Филогенетич. Д.— расчленение единого таксона на два или несколько (напр., адаптивная радиация, видообразование). Д. вида на популяции ведёт к оптимальному использованию природных ресурсов видом в целом. Морфофизиол. Д.— развитие в процессе эволюции у организма разнокачеств. структур, выполняющих разл. функции; последоват. этапы такой Д. соответствуют осн. уровням биол. организации; эта Д.— один из критериев морфофизиол. прогресса. См. также *Дифференцировка.*

ДИФФЕРЕНЦИРО́ВКА, возникновение различий между однородными клетками и тканями, изменения их в ходе развития особи, приводящие к формированию специализир. клеток, органов и тканей. Д. лежит в основе *морфогенеза* и происходит в осн. в процессе зародышевого развития, а также в постэмбриональном развитии и в нек-рых органах взрослого организма, напр. в кроветворных органах тотипотентные стволовые кроветворные клетки дифференцируются в разл. клетки крови, а в гонадах первичные половые клетки — в гаметы. Д. выражается в изменении строения и функц. свойств (нервные клетки приобретают способность передавать нервные импульсы, железистые — секретировать соответств. вещества и т. д.). Гл. факторы Д.— различия цитоплазмы ранних эмбриональных клеток, обусловленные неоднородностью цитоплазмы яйца, и специфич. влияния соседних клеток — *индукция*. На ход Д. оказывают влияние гормоны. Мн. факторы, определяющие Д., ещё не известны. Под действием к.-л. фактора Д. сначала происходит *детерминация*, когда внеш. признаки Д. ещё не проявляются, но дальнейшее развитие ткани уже может происходить независимо от фактора, вызывающего Д. Обычно Д. необратима. Однако в условиях повреждения ткани, способной к *регенерации*, а также при злокачеств. перерождении клетки происходит частичная дедифференцировка, при этом возможны случаи приобретения дедифференцир. клетками способности к Д. в ином направлении (*метаплазия*). Молекулярно-генетич. основа Д.— активность специфических для каждой ткани генов. Хотя все соматич. клетки организма обладают одинаковым набором генов, в каждой ткани активна лишь часть генов, ответственных за данную Д. Роль факторов Д. сводится, т. о., к избират. активации (включению) этих генов. Активность определ. генов приводит к синтезу соотв. белков, определяющих Д. Полагают, что решающую роль в определении формы клеток, их способности к соединению друг с другом (см. *Адгезия*), их движениях в ходе Д. играют цитоскелет и гликопротеидный комплекс клеточной мембраны — гликокаликс.

● Нейфах А. А. и Лозовская Е. Р., Гены и развитие организма, М., 1984.

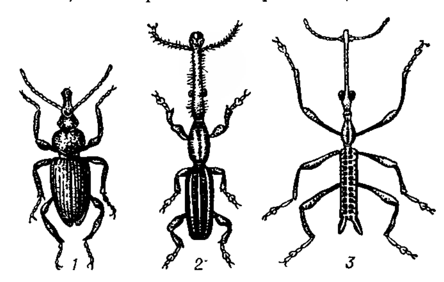
ДИХА́ЗИЙ (от греч. dicházō — делю надвое, разделяю), полузонтик, простое цимозное соцветие, гл. ось в к-ром заканчивается одним верхушечным цветком; из пазух 2 листьев под этим цветком развиваются 2 боковые ветви, к-рые перерастают главную ось и тоже заканчиваются цветками. Если такое ветвление повторяется, то образуется сложный дихазий. Д. характерны для многих растений сем. гвоздичных, розовых и др. Иногда при дальнейшем ветвлении Д. переходит в монохазий и образуется т. н. двойной завиток (у мн. пасленовых). Т. н. ложные мутовки в сложных соцветиях губоцветных — укороченные Д., или двойные завитки. См. рис. 13, 14 в табл. 18.

ДИХОГА́МИЯ (от греч. dícha — отдельно, врозь и *...гамия*), разновременное созревание пыльников и рыльца цветка или органов разного пола (у споровых растений). У одних растений пыльники вскрываются раньше, чем созревает рыльце (протандрия), напр. у мн. гвоздичных, гераниевых, мальвовых и др., у других — раньше созревает рыльце (протогиния), что встречается реже (у мн. крестоцветных, розовых и др.). Тип Д. иногда зависит от погодных условий, напр., обычно протогиничным осоковым в жаркую весну иногда свойственна протандрия. Д.— один из механизмов, препятствующих самоопылению и способствующих перекрёстному опылению.

ДИЦИНОДО́НТЫ (Dicynodontia), подотряд вымерших пресмыкающихся отряда терапсид. Наиболее многочисл. группа в отряде. Известны с поздней перми до позднего триаса всех материков (осн. находки в Юж. Африке). Дл. от 20 см до 4 м. Череп массивный, с мощными разрастаниями костей крыши. Вторичное нёбо зачаточное. Зубы замещались роговым клювом, у большинства сохранялись 2 увеличенных верхнечелюстных клыка, у архаичных представителей — также задние челюстные зубы. Скелет массивный, сильные пятипалые конечности с большими плоскими когтями. 6 семейств, более 100 видов. Гидро- и амфибионты, возможно, и роющие формы. Большинство Д. были растительноядными, мелкие формы — всеядными.

ДЛИННОКРЫ́ЛЫ (*Miniopterus*), род гладконосых летучих мышей. Крылья длинные и острые, приспособленные к скоростному полёту. Ок. 10 видов, в Африке, на Мадагаскаре, в Юж. Европе, Южной и Юго-Вост. Азии, Австралии, на Нов. Гвинее и Нов. Гебридах. Обитают в пещерах, держатся большими, иногда многотысячными, колониями. В СССР 1 вид — обыкновенный Д. (*M. schreibersi*), в Закарпатье, Крыму (ныне исчез), на Кавказе, в Копетдаге и на Ю. Приморья. В Красной книге СССР. См. рис. 4 при ст. *Гладконосые летучие мыши*.

ДЛИННОТЕ́ЛЫ (Brenthidae), семейство жуков подотр. разноядных, близкое к долгоносикам. Тело сильно удлинённое, голова вытянута в головотрубку, усики нитевидные или чётковидные. Личинки белые, цилиндрические. До 1300 видов, гл. обр. в лесах тропиков; в СССР 1 вид — пустынный длиннотел (*Eremoxenus chan*), в тугаях Ср. Азии; живёт в сообществе с крупными муравьями-древоточцами. Д. развиваются под корой, в древесине, нек-рые вредят тропич. культурам (чай, кофе), есть хищники.



Длиннотелы: *1* — пустынный; *2* — гватемальский (*Nematocephalus guatemalensis*); *3* — лепторинхус (*Leptorrhynchus linearis*).

ДЛИННОУ́СЫЕ, комары (Nematocera), подотряд наиболее примитивных двукрылых насекомых. Усики длинные, многочлениковые (от 7 до 65). Тело обычно тонкое, ноги длинные. Личинки б. ч. с хорошо развитой головной капсулой, мандибулы и максиллы не слиты. Куколка покрытая, шкурка её при выходе взрослого насекомого разрывается продольной щелью. Подотр. Д. включает сем.: галлицы, грибные комары, долгоножки, комары-звонцы, кровососущие комары, мокрецы, москиты, мошки и др.

ДОБА́ВОЧНЫЙ НЕРВ (nervus accessorius), XI пара *черепномозговых нервов*; двигательный нерв.

ДОЖДЕВИКО́ВЫЕ (Lycoperdales), порядок гастеромицетов. Плодовые тела округлые, сидячие или с ножкой, диам. от 1 до 30 см; перидий двуслойный. Спороносная часть состоит из многочисл. камер, покрытых гимениальным слоем; при созревании распадается в порошковидную массу, состоящую из базидиоспор и нитей капиллиция. 48 родов, ок. 270 видов; в СССР — 17 родов, 90 видов. Почвенные сапротрофы. Растут на лугах, пастбищах, в лесах. Наиболее крупный род — дождевики (*Lycoperdon*), включающий ок. 20 видов. Космополиты. Молодые плодовые тела съедобны. Следует отличать Д. от несъедобных ложнодождевиков (*Scleroderma*) — молодые плодовые тела у тех и других сначала внутри белые, затем у Д.— жёлтые и, наконец, бурые, а у ложнодождевиков — чёрные или фиолетовые.

ДОЖДЕВЫ́Е ЧЕ́РВИ, земляные черви, группа семейств малощетинковых червей, включающая преим. крупные почвенные виды. Длина крупных тропич. видов до 2,5 м (в СССР — до 45 см). Число сегментов тела от 80 до 450. На каждом сегменте от 8 до нескольких десятков щетинок, служащих опорой при ползании. Органы чувств отсутствуют, но кожа богата чувствит. клетками. Дыхание кожное. Имеется замкнутая кровеносная система (кровь красная, содержит гемоглобин). Нервная система состоит из крупного надглоточного узла и более мелких узлов, образующих брюшную нервную цепочку. Хорошо развита способность к регенерации. Ок. 1500 видов, в осн. в тропиках; в СССР — ок. 100 видов, гл. обр. из сем. люмбрицид (Lumbricidae). Живут в почве, крупные виды делают ходы глубиной до 8 м. Мн. Д. ч. выходят на поверхность преим. ночью, днём — только после дождей (отсюда назв.). Питаются разлагающимися органич. остатками. Гермафродиты. Коконы с яйцами откладывают в землю. Пронизывая почву ходами, Д. ч. рыхлят её, способствуют аэрации и увлажнению на глубине, перемешивают почвенные слои, ускоряют разложение растит. остатков и таким образом повышают плодородие почв. Численность Д. ч. особенно высока в зоне смешанных и широколиств. лесов и в лесостепи (св. 300 экземпляров на 1 $м^2$ поверхности почвы). Д. ч.— пища мн. диких и нек-рых домашних животных и промежуточные хозяева нек-рых паразитов свиней и домашних птиц. 11 видов в Красной книге СССР.

● Чекановская О. В., Дождевые черви и почвообразование, М.— Л., 1960; Перель Т. С., Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР, М., 1979.

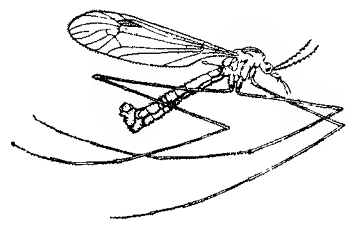
ДОЖДЁВКИ (*Haematopota*), род слепней. Ок. 400 видов, гл. обр. в Африке и Евразии, отсутствуют в Австралии; в СССР — 17 видов, обычны на влажных лугах. Д., в отличие от др. слепней, летают и в пасмурную погоду, особенно перед дождём, нападают на человека. Личинки в почве, прибрежных частях водоёмов, листовой подстилке; хищники. Наиб. обычна Д. обыкновенная (*H. pluvialis*), в СССР почти повсюду, кроме Ср. Азии, может переносить возбудителей сиб. язвы и туляремии.

ДОКЕ́МБРИЙ, время в истории Земли, предшествующее палеозою. В совр. палеонтол. лит-ре вместо Д. употребляют также термин «криптозой». Включает два первых геол. документирован-

ных эона — архей и протерозой. Конец по абс. исчислению 570 ± 20 млн. лет назад, длительность более 3 млрд. лет.

ДОЛГОНО́Г (*Pedetes cafer*), млекопитающее отр. грызунов. Единств. вид сем. долгоноговых (Pedetidae). Дл. тела до 60 см, хвоста до 50 см, масса до 4 кг. В пустынях и полупустынях Центр. и Юж. Африки. Внешне напоминает маленького кенгуру — прыгает на задних конечностях (прыжки до 5 м в длину). Активен ночью. Живёт в норах семьями. Растительноядный. В помёте 1, редко 2 детёныша. Может повреждать с.-х. культуры. Второстепенный носитель возбудителя чумы. Мясо съедобно. См. рис. 10 при ст. *Грызуны*.

ДОЛГОНО́ЖКИ (Tipulidae), семейство двукрылых подотр. длинноусых. Дл. 12—30 мм. Ноги длинные; грудь сверху с V-образным швом. Крылья у самок нек-рых видов редуцированы. Ок. 1500 видов, в СССР — ок. 400 видов. Взрослые Д. обычно не питаются. Летают медленно, б. ч. в сумерках, в сырых лесах, на лугах, болотах, по берегам водоёмов. Личинки почвенные, водные или полуводные, на заднем конце с парой дыхалец; питаются перегноем, водорослями, мхом, гнилой древесиной, иногда корнями и ниж. листьями растений, к-рым вредят, напр., вредная Д. (*Tipula paludosa*) повреждает огородные культуры.



Долгоножка *Tipula paludosa*.

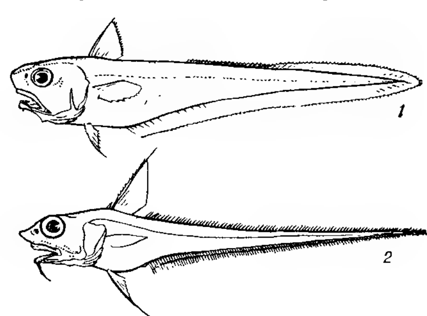
● Савченко Е. Н., Комары-долгоножки (сем. Tipulidae), в кн.: Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 2, в. 1—2, Л., 1983, в. 3, Л., 1961, в. 4, Л., 1964, в. 5, Л., 1973.

ДОЛГОНО́СИКИ, слоники (Curculionidae), семейство подотр. разноядных жуков. Голова вытянута в головотрубу (неправильно наз. хоботком), оканчивающуюся грызущими ротовыми частями, усики булавовидные, обычно коленчатые. Личинки безногие, чаще белые, С-образно изогнутые, реже окрашенные, гусеницеобразные (у открыто живущих видов); развиваются в почве или тканях растений. До 45 тыс. видов, в СССР — св. 4 тыс. По строению головотрубки делятся на короткохоботных и длиннохоботных. Все растительноядные. Большинство Д. может развиваться только на растениях, относящихся к определ. семействам, родам, иногда видам (олигофаги и монофаги); нек-рые многоядные (полифаги). Мн. Д. повреждают с.-х. культуры и лесные породы: свекловичный долгоносик обыкновенный, скосари, фрачники, дубовый плодожил, яблоневый цветоед (*Anthonomus pomorum*), семяеды (род *Apion*), хвойные долгоносики (род *Hylobius*), смолёвки и др. К Д. близки трубковёрты. См. рис. 18, 25—31 в табл. 29.

● Тер-Минасян М. Е., Долгоносики-трубковерты (Attelabidae), М.—Л., 1950 (Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, т. 27, в. 2).

ДОЛГОПЯ́ТОВЫЕ (Tarsiidae), семейство полуобезьян, иногда выделяют в секцию или отд. подотряд приматов. Известны из палеоцена и эоцена Сев. Америки и Европы. Большинство Д. вымерло. Ныне живущие Д. — «живые ископаемые» представлены одним родом — долгопяты (*Tarsius*) с 3 видами: филиппинский долгопят (*T. syrichta*), западный долгопят (*T. bancanus*), долгопят-привидение, или восточный долгопят (*T. spectrum*). Дл. тела 8—16 см. Хвост (дл. 13—27 см) голый, с кисточкой на конце. Нек-рые анатомич. черты (строение глазниц и ноздрей, кишечный тракт) сближают Д. с обезьянами. Голова крупная, может поворачиваться на 180°. Глаза очень большие, ярко-жёлтые, светятся. Уши оголённые, подвижные. Задние конечности значительно длиннее передних за счёт удлинения пяточной кости (отсюда назв.). Пальцы длинные, с расширенными подушечками на концах. Распространены на о-вах Малайского арх. Живут в тропич. дождевых лесах, зарослях кустарников на низменных участках и по берегам рек. Передвигаются прыжками. Образ жизни ночной, древесный. Держатся парами и в одиночку (реже группами в 3—4 особи). Питаются насекомыми, пауками, ящерицами. Рождают 1 детёныша. В неволе выживают с трудом, не размножаются. Все 3 вида в Красной книге МСОП. См. рис. 12 в табл. 55.

ДОЛГОХВО́СТОВЫЕ, макрурусы (Macrouridae), семейство рыб отр. трескообразных. Тело удлинённое, от 40 см до 1 м и более, переходящее в нить к заднему концу. Спинных плавников 2, первый — короткий, с 2 колючками. Глаза большие. Обычно есть подбородочный усик. У нек-рых есть бактериальные светящиеся органы, расположенные на брюхе. Ок. 20 родов, более 250 видов, во всех океанах от Арктики до Антарктики. Наиб. разнообразны в тропич. водах Индийского и Тихого океанов. Живут на глуб. 150—5000 м, у дна, немногие — в толще воды, обычны на материковом склоне (250—2500 м). Питаются макропланктоном и бентосом. В СССР — в Баренцевом, Беринговом, Охотском морях и прилегающих водах Тихого ок., до 15 видов, в т. ч. малоглазый долгохвост (*Coryphaenoides pectoralis*). Тупорылый макрурус (*C. rupestris*) — важный объект океанич. промысла в Сев. Атлантике.



Долгохвостовые: *1* — тупорылый макрурус; *2* — чёрный долгохвост (*Coryphaenoides acrolepis*).

ДОЛИХОМО́РФНОСТЬ (от греч. dolichós — длинный и morphḗ — форма) в антропологии, тип тела человека, характеризующийся узким туловищем и длинными конечностями. См. *Пропорции тела*.

ДО́ЛИХОС (*Dolichos*), род растений сем. бобовых. Лианы. Ок. 70 видов, преим. в тропиках и субтропиках Азии и Африки. Самоопылители. 2 вида возделывают как пищевые и кормовые растения (в СССР — на Кавказе и в Крыму). Д. обыкновенный, или гиацинтовые бобы, египетские бобы, лобия (*D. lablab*) — абориген предгорий Килиманджаро, откуда проник в Египет и Азию как однолетняя и многолетняя культура. Д. двуцветковый (*D. biflorus*) — однолетник из Индии, получил распространение в Юж. Америке. Иногда эти виды выделяют в самостоятельный род *Lablab*.

ДОМА́ШНИЕ ЖИВО́ТНЫЕ, животные, разводимые человеком для удовлетворения разл. потребностей, в первую очередь для получения продуктов питания и пром. сырья, как транспортное средство. С ростом осёдлости и увеличением народонаселения, в особенности в связи с переходом человека от охоты и собирательства к земледелию, Д. ж. стали наиб. надёжным источником пищи. В разл. периоды человеком были одомашнены мн. животные (см. табл.), из к-рых наибольшее хоз. значение имеют кр. рог. скот, овцы, свиньи, куры, утки и т. д. Предки Д. ж. обладали особым специфич. типом нервной деятельности, отличались высокой степенью морфофизиол. и экологич. пластичности. Не случайно почти все Д. ж. (кроме тутового и китайского дубового шелкопрядов, пчёл и нек-рых др.) относятся к позвоночным, причём многие из них — стадные копытные или стайные птицы. Подавляющее большинство Д. ж. было одомашнено ещё в раннем и ср. голоцене. Кроме совр. Д. ж., в определ. периоды содержались и др. животные (напр., разл. антилопы, гепард, страус, журавли, крокодилы), но степень их доместикации неизвестна.

Древнейший способ доместикации основывался, по-видимому, на *импринтинге*, позднее получило распространение насильственное приручение с помощью голода. В ходе доместикации изменялись морфофизиол. характеристики животных — окраска, волосяной покров, размеры и масса, особенности скелета, мускулатуры и жироотложения, плодовитость, продуктивность и др. Особенно показательно уменьшение головного мозга (один из универсальных доместикац. признаков), а также изменение поведения. Первичная доместикация происходила обычно в относительно узких ареалах.

В ряде стран, в т. ч. в СССР, продолжается доместикация новых видов (антилопы, лось, норки, нутрия, серебристо-чёрная лисица, голубой песец, соболь, марал, пятнистый олень). Известны случаи и обратного процесса — одичания Д. ж. (напр., лошадь в Америке, верблюд и собака динго в Австралии).

Интенсивное разведение Д. ж. (особенно кр. рог. скота, коз и овец) существенно изменило природную среду в ряде р-нов мира. Так, непомерное использование пастбищ и сведение под них лесов привело к разрушению естеств. биоценозов — расширению зоны пустынь (Сахара), обезлесению склонов (Греция), увеличению степных площадей (евразийская степная зона). а также сокращению числа видов, численности и ареалов ряда диких животных. См. также *Искусственный отбор*. См. табл. на стр. 182.

● Боголюбский С. Н., Происхождение и преобразование домашних животных, М., 1959; Проблемы доместикации животных и растений, М., 1972; Цалкин В. И., Древнейшие домашние животные Восточной Европы, М., 1970; Шнирельман В. А., Происхождение скотоводства, М., 1980; Zeuner F. E., A history of domesticated animals, L., 1963; Evolution of domesticated animals, L., 1984.

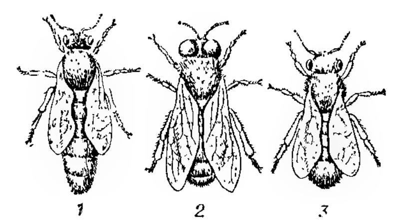
ДОМА́ШНЯЯ КО́ШКА (*Felis silvestris forma catus*), млекопитающее рода кошек.

Происхождение основных домашних животных

Вид	Дикий предок	Первичный центр доместикации	Время доместикации (тыс. лет назад)
Собака	Волк	Европа, Передняя Азия, Сев. Азия (Сибирь), Вост. Азия	15—10
Овца	Азиатский муфлон	Передняя Азия	10—9
Коза	Безоаровый козёл	Передняя Азия	10—9
Крупный рогатый скот	Тур	М. Азия, Европа	8—6
		Сев. Африка	8—7
Буйвол	Дикий буйвол	Юж. Азия (Пакистан, Индия)	7,5—5
		Юго-Вост. Азия, Юж. Китай	6—5
Балийский скот	Бантенг	Юго-Вост. Азия	6—5
Як	Дикий як	Центр. Азия	4—3
Свинья	Дикий кабан	Передняя Азия	9—8
		Европа	8—6
		Вост. Азия	7—6
		Юго-Вост. Азия	6—5
		Юж. Азия (Индия)	5—4
Осёл	Дикий осёл	Передняя Азия, сев.-вост. Африка	6—5
Лошадь	Тарпан	Евразийские степи	6—5
Верблюдовые:			
дромедар	Дикий одногорбый верблюд	Аравийский п-ов	5,5—5
бактриан	Дикий двугорбый верблюд	Зап. Азия (Иран), Ср. Азия	5,5—5
лама, альпака	Гуанако	Центр. Анды	6—5
Северный олень	Дикий северный олень	Саяны—Алтай	3
Морская свинка	Дикая морская свинка	Центр. Анды	7,5—7
Кошка	Дикая кошка	Сев. Африка (Египет), Ближний и Ср. Восток	Не менее 5 тыс.
Кролик	Дикий кролик	Европа	3
Куры	Банкивские и красные куры	Южная и Юго-Вост. Азия	6—5
Цесарки	Дикая цесарка	Зап. Африка	3
Индюк	Дикий индюк	Сев. Мексика	2
Гусь	Серый гусь	Европа, сев.-вост. Африка, Азия	5—4
Утка обыкновенная	Дикая утка	Европа, Азия (Китай)	4—3
Голубь	Дикий голубь	Европа, Передняя Азия, Юж. Азия, Центр. и Вост. Азия (Китай)	?
Тутовый шелкопряд	Дикий тутовый шелкопряд	Азия (Юж. Китай, Юго-Вост. Азия)	5,5—5
Пчёлы	Дикие пчёлы	Многие тропические и субтропические районы	Не менее 5 тыс.

Происходит, по-видимому, от североафр. подвида дикой кошки — ливийской кошки (*Felis silvestris libyca*). Одомашнена от Сев. Африки до Ср. Востока не менее 5 тыс. лет назад. Ок. 20 пород Д. к., объединяемых по длине и окраске шерсти в две группы; длинношёрстные — ангорская, персидская, сибирская; короткошёрстные — сиамская, бесхвостая и др.

ДОМА́ШНЯЯ ПЧЕЛА́, медоносная пчела (*Apis mellifera*), жалящее насекомое из группы обществ. пчёл. Распространена (расселена человеком) всесветно. Живёт семьями до 80 тыс. особей. В каждой семье одна яйцекладущая крупная (дл. 20—25 мм) самка (матка), живёт ок. 5 лет, но на 3-м году снижает яйцекладку, поэтому маток старше 2 лет пчеловоды заменяют молодыми. Рабочие самки (дл. 12—14 мм) живут 26—40 сут, яиц не откладывают, большинство из них заготавливает нектар цветков (перерабатываемый ими в мёд для питания



Особи пчелиной семьи: *1* — матка; *2* — трутень; *3* — рабочая самка.

семьи в зимнее время) и пыльцу (для кормления в смеси с мёдом личинок). Обнаружив новый обильный источник пищи, рабочая пчела сообщает об этом другим рабочим, мобилизуя их лететь к нему: совершает определ. движения (отражающие расстояние до источника пищи и направление), к-рые повторяют вслед за ней другие рабочие (т. н. танцы пчёл), при этом воспринимается и запах источника пищи. Часть рабочих пчёл выкармливает личинок. Самцы (трутни) дл. 15—17 мм появляются осенью, совершают брачный полёт, оплодотворяя самок (будущих маток), по окончании периода медосбора рабочие пчёлы изгоняют их из гнезда (улья). Гнёзда в природе находятся в дуплах деревьев, у одомашненных пчёл — в ульях; состоят из неск. восковых вертикальных сотов с многочисл. шестигранными ячейками. В одних ячейках размещаются запасы пищи, в других — расплод (личинки). Зимуют матка и рабочие особи. Способность к перезимовке пчелиной семьи на заготовленных запасах пищи — биол. особенность Д. п., отличающая её от др. обществ. пчёл и ос, у к-рых рабочие особи осенью вымирают и матка перезимовывает в одиночку. Человек издревле использует пчелиный мёд, воск, маточное молочко, прополис, яд. Сильная пчелиная семья может заготовить за сезон 130—150 кг мёда, иногда до 300 кг, и от 16 до 24 кг пыльцы. Велика роль Д. п. в опылении культурных растений. Существует неск. подвидов и рас (пород) медоносной пчелы.

● Таранов Г. Ф., Анатомия и физиология медоносных пчёл, М., 1968; Фриш К., Из жизни пчел, пер. с нем., М., 1980.

ДОМА́ШНЯЯ СОБА́КА (*Canis familiaris*, или *C. lupus familiaris*), млекопитающее рода волков. Одно из древнейших домашних животных. Произошла от волка, одомашненного, очевидно, 15—10 тыс. лет назад. Первые ископаемые остатки (определены как одомашненный волк) известны в Азии. Д. с.— наиб. сильно изменённая форма по сравнению со своим диким предком. Высота тела от 18 см (левретка) до 95 см (дог). Внеш. вид также разнообразен. Ок. 400 пород, по всему земному шару, в нек-рых местностях вновь одичали (напр., динго в Австралии). Д. с. делят на 4 группы пород: охотничьи собаки — лайки, гончие, легавые (сеттеры, пойнтеры и др.), спаниели, борзые, норные (такса, терьеры); служебные собаки, используемые как сторожевые, ездовые, пастушеские и т. п.,— овчарки, эрдельтерьеры и др.; спортивно-служебные — доберман-пинчер, доги и др., а также декоративные, или комнатные, собаки. Широко используются как лабораторные животные (в Колтушах, под Ленинградом, у Ин-та эксперим. медицины поставлен памятник собаке).

ДОМЕСТИКА́ЦИЯ (от лат. domesticus — домашний), одомашнивание, превращение диких животных в домашних (путём отбора, приручения, содержания и разведения в созданных человеком искусственных условиях), а также диких растений в культурные. См. *Домашние животные*, *Культурные растения*.

ДОМИНА́НТА (от лат. dominans, род. падеж dominantis — господствующий) (физиол.), преобладающая (доминирующая) система связанных между собой нервных центров, временно определяющая характер ответной реакции организма на любые внеш. или внутр. раздражители. Осн. положения учения о Д., как общем принципе работы нервных центров, сформулировал А. А. Ухтомский в 1911—1923. Он выдвинул представление о «доминирующей центральной констелляции», создающей скрытую готовность организма к определ. деятельности при одновременном торможении посторонних рефлекторных актов. Д. возникает на основе господствующего мотивационного возбуждения. В связи с этим выделяют пищевую, половую, оборонит. и др. виды Д. Напр., у самцов лягушек в весенний период в связи с повышением концентрации половых гормонов в крови наблюдается сильный «обнимательный рефлекс» и раздражение поверхности их тела в это время вместо того, чтобы вызвать соответств. оборонит. рефлекс, усиливает напряжение мышц-сгибателей передних конечностей. Д. как вектор поведения служит физиол. основой ряда сложных психич. явлений.

● Ухтомский А. А., Доминанта, М.— Л., 1966; его же, Избр. труды, Л., 1978; Русинов В. С., Доминанта, М., 1969.

ДОМИНА́НТНОСТЬ, участие только одного аллеля в определении признака у гетерозиготной особи. Явление Д. открыто ещё в первых классич. опытах Г. Менделя. Доминантные аллели обозначают прописными буквами *A*, *B* и т. д. Когда нет доминирования в строгом смысле этого слова, т. е. когда признак, исследуемый у гибрида, не повторяет признака, обусловленного любым из сочетаемых аллелей, обычно различают проявление следующих вариантов фенотипа: промежуточный (неполное доминирование), более функциональный по данному признаку (*сверхдоминирование*) и

фенотип, обусловленный обоими аллелями (*кодоминантность*). В случае когда гены кодируют ферменты, практически всегда проявляется (доминантен) аллель дикого типа и не проявляется (рецессивен) мутантный аллель, т. е. «присутствие» доминирует над «отсутствием». Это является следствием 10—100-кратного избытка большинства ферментов клетки, т. к. на фоне такого избытка различие между гомозиготой по доминантному аллелю и гетерозиготой не проявляется на уровне признака. Явление Д. используется для классификации регуляторных мутаций (см. *Оперон*) и часто позволяет делать важные выводы о механизме действия генов-регуляторов, затронутых мутациями. Знание особенностей доминирования необходимо для правильного планирования селекц. работы. См. также *Рецессивность*.

ДОМИНА́НТЫ растительного покрова, виды растений, преобладающие в разл. ярусах фитоценозов. Выделяются либо по кол-ву фитомассы, либо по величине проективного покрытия. Так, в ельнике Д. являются ель, черника, зелёный мох. Различают монодоминантные фитоценозы, когда в господствующем ярусе единств. Д., и полидоминантные, когда их несколько.

ДОМО́ВАЯ МЫШЬ (*Mus musculus*), млекопитающее рода мышей. Дл. тела до 11 см; хвост часто немного короче. Исходный ареал — Сев. Африка, тропики и субтропики Евразии; вслед за человеком распространилась всесветно, кроме высокогорий и высоких широт. 15 подвидов (иногда их относят к 2 видам), в СССР — повсеместно. В последние десятилетия активно заселяет С. и В. Сибири, а в Африке — тропич. районы. К С. от зоны степей обитает только в жилищах человека. Живёт большими семьями со строгой иерархией. Активна ночью и в сумерки. В естеств. условиях питается семенами; в жилищах всеядна. Размножается неск. раз в год, в помёте 5—7 детёнышей. Может быть носителем возбудителей ряда инфекций. В «мышиные годы» — массовый вредитель зерновых, а также др. продуктов и непищевых материалов. Лабораторное животное (особенно белая Д. м.— альбинос); для биол. экспериментов выведены чистые линии Д. м. разнообразной окраски.

ДОМО́ВЫЕ ГРИБЫ́, кониофоровые грибы (Coniophoraceae), семейство афиллофоровых грибов. Плодовые тела распростёртые, плёнчатые, кожистые, иногда б. или м. мясистые, жёлто-коричневые, бурые. Гименофор, расположенный на верх. стороне плодового тела, гладкий, бугорчатый или складчатый или образован короткими трубочками. 8 родов, 50 видов. Распространены в Сев. полушарии. Наиболее известны кониофора обыкновенная (*Coniophora puteana*, или *C. cerebella*), распространённая в таёжной зоне на пнях и валеже хвойных, реже листв. деревьев, повреждающая также деловую древесину и стены деревянных построек, и настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*), встречающийся только в постройках. Вызывают гниение древесины, разрушают целлюлозу, оставляя лигнин. Гриб распространяется по древесине мицелиальными тяжами. Полное загнивание и разрушение происходит за полгода — один год.

ДО́ННИК (*Melilotus*), род растений сем. бобовых. Двулетние, реже однолетние травы выс. до 3 м. Ок. 25 видов, в Европе, умеренном и субтропич. поясах Азии, Сев. Африки, интродуцированы в Сев. Америку и Австралию. В СССР — 12 видов, в осн. на Кавказе. В культуре 2 вида — Д. белый (*M. albus*) с белыми цветками и Д. лекарственный, или жёлтый (*M. officinalis*), с жёлтыми цветками. Насекомоопыляемые. Возделываются как кормовые, медоносные и лекарств. растения. Почти все виды Д. содержат ароматич. вещество кумарин. Сухие цветки и листья используются для ароматизации табака, в ликёро-водочной пром сти, при произ-ве зелёного сыра. Д. использовался человеком уже в 1-м тыс. до н. э.

● Суворов В. В., Донник, Л.— М., 1962; Артюков Н. В., Донник, М., 1973.

ДОРО́ЖНЫЕ О́СЫ, помпилиды (Pompilidae), семейство ос надсем. Pompiloidea. Дл. 3—25 мм, в тропиках — более крупные формы. Ок. 3000 видов распространены широко, в СССР — ок. 350 видов. Охотятся на пауков. Могут использовать норки пауков, их жертв или др. готовые полости, но чаще роют в земле гнёзда, состоящие из одной или неск. ячеек; в каждую самка приносит паука и, отложив яйцо (или яйца), заделывает вход в гнездо. К Д. о. близки церопалиды (Ceropalidae) — паразиты Д. о. Самка церопалиды, преследуя Д. о., несущую паука, откладывает яйцо в отверстие его лёгкого; вышедшая из яйца в гнезде Д. о. личинка паразита уничтожает её яйцо, затем поедает паука. См. рис. 8 в табл. 25.

ДОРСА́ЛЬНЫЙ, дорзальный (лат. dorsualis, dorsalis, от dorsum — спина), спинной, обращённый к спине, относящийся к спине, расположенный на спине. Напр., Д. корешок спинномозгового нерва — находящийся ближе к спинной стороне, чем вентральный, или брюшной, корешок; Д. плавник — спинной плавник. Ср. *Вентральный*. См. рис. при ст. *Тело*.

ДОРСОВЕНТРА́ЛЬНЫЙ, дорзовентральный (от лат. dorsum — спина и venter — живот), 1) в анатомии животных и человека направление от спинной поверхности к брюшной. 2) В морфологии растений дорсивентральный — термин, употребляемый применительно к строению талломных растений (напр., печёночные мхи, лишайники, заростки папоротников и др.), а также плоских органов высших растений (напр., листья), у к-рых можно различить вентральную (у листьев — верхняя внутренняя, у таллома — нижняя, обращённая к субстрату) и дорсальную (у листьев — нижняя наружная, у таллома — верхняя) стороны. См. рис. при ст. *Тело*.

ДО́ФА, производное фенилаланина, природная аминокислота. В белках не встречается. Образуется в тканях животных, растений и в микроорганизмах в результате ферментативного окисления тирозина. Предшественник в биосинтезе меланинов. При декарбоксилировании Д. в организме образуется *дофамин*.

ДОФАМИ́Н, медиатор нервной системы из группы катехоламинов, нейрогормон. У мн. беспозвоночных (нематоды, аннелиды, моллюски и др.) нейроны, использующие Д. в качестве медиатора (дофаминергические), часто концентрируются в периферич. чувствит. образованиях и, по-видимому, сочетают свойства механочувствит. и двигат. нейронов; у эволюционно продвинутых представителей тех

$$\mathrm{(HO)_2C_6H_3{-}CH_2{-}CH_2{-}NH_2}$$

же групп нейроны этого типа включаются в состав центр. ганглиев (интернейроны). Дофаминергич. нейроны позвоночных также являются интернейронами и образуют неск. скоплений, преим. в среднем мозге и гипоталамусе, представлены в обонятельных луковицах и сетчатке. Интернейронами вегетативных ганглиев считают т. н. СИФ-клетки (от англ. SIF — small intensely fluorescent — мелкие, интенсивно флуоресцирующие) — нейронный вариант секретирующих Д. хромаффинных клеток. Д. продуцируется и нек-рыми др. хромаффинными клетками (напр., клетками каротидного тела), реже клетками иного происхождения (напр., тучными клетками соединит. ткани у жвачных). Функция Д. в межклеточных взаимодействиях реализуется благодаря существованию особых дофаминовых рецепторов.

ДРАКО́НОВО ДЕ́РЕВО (*Dracaena draco*), древовидное растение из рода драцена. Ствол выс. до 20 м, диам. в основании до 4 м, обладает вторичным ростом в толщину. Листья линейные, длинные, расположены пучками на концах ветвей.

Драконово дерево: *а* — ветвь с цветками; *б* — цветок; *в* — плод в разрезе.

Нек-рые деревья живут до 5—6 тыс. лет. Растёт на Канарских о-вах, в Сомали, Эфиопии. Из надрезов коры вытекает красная смола, т. н. драконова кровь, из к-рой получают лак. Волокна листьев используют для плетения. Д. д. наз. также неск. др. видов драцены, стволы к-рых выделяют кроваво-красную смолу, — *D. cinnabari*, растущую на о. Сокотра, *D. ombet*, или африканское Д. д.

ДРАКО́НЫ (*Draco*), род ящериц сем. агамовых. Дл. до 40 см. Туловище узкое и приплюснутое, часто ярко и пёстро окрашенное. Хвост тонкий и длинный. По бокам тела — широкие, поддерживаемые рёбрами кожные складки, способные расправляться в виде крыльев, благодаря чему Д. могут планировать на расстояние св. 20 м. У самцов на горле — мешковидная кожная складка, способная выдвигаться вперёд. 22 вида, в Юго-Вост. Азии. Живут преим. в кронах деревьев. Питаются гл. обр. муравьями. См. рис. 10 в табл. 42.

ДРАЦЕ́НА (*Dracaena*), род древовидных растений или кустарников сем. агавовых. Стволы ветвистые, листья линейные или ланцетовидные, кожистые; цветки обоеполые, белые или жёлтые, обычно в метёлках. Плод — ягода. 80 (по др. данным, до 150) видов, в тропиках и субтропиках Вост. полушария. Кора нек-рых видов (*драконово дерево* и др.) выделяет красную смолу, используемую для изготовления лаков. Мн. виды, особенно пестролистые (*D. godseffiana*, *D. deremensis* и др.), разводят в оранжереях и комнатах.

ДРЕВЕСИ́НА, вторичная ксилема. Характеризуется ежегодными приростами. В каждом приросте различают раннюю (весеннюю) и позднюю (летнюю) Д. У листв. пород Д. может быть рассеянно-сосудистой, если сосуды распределены более или менее равномерно по всему годичному приросту (липа, яблоня, тополь), и кольцесосудистой, если широкопросветные сосуды находятся в ранней Д., а немногочисленные, очень мелкие сосуды приурочены к поздней Д. (дуб, ясень). См. также *Ксилема.*

ДРЕВЕСИ́ННИКИ (*Trypodendron*), род жуков сем. короедов. Дл. 2,8—4 мм, тело чёрное или бурое, часто с жёлтыми полосами. До 30 видов, в умеренных областях Евразии и Сев. Америки; в СССР — 8 видов. Могут повреждать хвойные и листв. деревья, технич. древесину, прокладывая ходы дл. до 6—7 см, от к-рых отходят короткие личиночные ходы. Переносчики спор грибов, вызывающих гнили древесины.

ДРЕВЕ́СНИЦА ВЪЕ́ДЛИВАЯ (*Zeuzera pyrina*), бабочка сем. древоточцев. Крылья у самцов в размахе 40—75 мм, самки крупнее. Окраска атласно-белая с многочисл. сине-стальными пятнами. Распространена широко, в СССР — на Ю. Европ. части (редко в средней полосе), на Кавказе, Д. Востоке. Лёт в июне — августе, яйца откладывает, как правило, одиночно в почки, листовые рубцы, на верхушки побегов. Гусеницы зимуют в тонких веточках, на след. лето переселяются в более толстые ветви. Окукливание после второй зимовки. В лесах чётко выражены лётные годы. Повреждает св. 70 лиственных, в т. ч. плодовых, пород деревьев, предпочитая ясень и яблоню.

ДРЕВЕ́СНЫЕ УДО́ДЫ (Phoeniculidae), семейство ракшеобразных. Дл. 22—38 см. Оперение тёмное, клюв и лапы красные. Крылья короткие, хвост длинный, когти сильно загнуты. Тонким длинным клювом извлекают из щелей коры насекомых и пауков. 3 рода, 6 видов, в Центр. и Юж. Африке. Обитают в саваннах, зарослях кустарников, реже на вырубках и опушках лесов. Помимо насекомых, поедают мелкие плоды. Гнёзда в дуплах. В кладке 3 яйца. Насиживает самка.

ДРЕВНЕНЁБНЫЕ ПТИ́ЦЫ, палеогнаты (Palaeognathae), надотряд птиц, иногда выделяемый на основе сходства в строении костного нёба (сплошная крыша нёба образована широкими сошниками, сросшимися с крыловидными костями, к-рые, в свою очередь, срастаются с нёбными; парасфеноид имеет большие базиптеригоидные отростки). 8 отр.: все бескилевые (вымершие и совр.), гесперорнисообразные (вымершие) и тинамуобразные, а также килевые Д. п. из палеогена Сев. Америки. Нек-рые новонёбные птицы (неогнаты) проходят в эмбриогенезе стадию Д. п.

ДРЕВОВИ́ДНЫЕ ПА́ПОРОТНИКИ, растения сем. циатейных (Cyatheaceae) отдела папоротниковидных. Ствол выс. до 20 м, увенчанный кроной из крупных перистых листьев, состоит из относительно тонкой внутр. части (собственно стебля) и густого покрова из воздушных придаточных корней и оснований черешков опавших листьев. Покров придаёт стволу устойчивость. Обитают в тропиках и субтропиках, гл. обр. во влажных горных лесах, в подлеске и на осветлённых местах. Большинство совр. Д. п. относится к родам циатея (*Cyathea*), диксония (*Dicksonia*), циботиум (*Cybotium*). Древовидный облик имеют и нек-рые папоротники др. семейств.

ДРЕВОГРЫ́ЗЫ (Lyctidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 2,5—5 мм. Тело продолговатое, уплощённое, усики с булавой. Менее 100 видов, повсеместно, кроме полярных областей; в СССР — 6—7 видов. Развиваются в сухой древесине (к-рой питаются и личинки, и жуки). Виды рода *Lyctus* могут сильно повреждать постройки, телеграфные столбы, деревянные изделия.

ДРЕВОЛА́ЗОВЫЕ (Dendrocolaptidae), семейство тиранновых. Близки к птицам-печникам, с к-рыми иногда объединяются в одно семейство. Дл. 15—37 см. Клюв у нек-рых длинный, изогнутый (для извлечения насекомых из трещин коры). Хвост длинный, жёсткий, служит опорой при лазании по деревьям. 13 родов, 48 видов, в Америке (от Мексики до Сев. Аргентины). Древесные птицы, сходные по повадкам с пищухами и дятлами. Гнёзда в дуплах или трещинах стволов. В кладке 2—3 яйца. Питаются животной пищей. 1 подвид в Красной книге МСОП.

ДРЕВОЛА́ЗЫ (Dendrobatidae), семейство бесхвостых земноводных. Дл. от 18 мм до 4 см. Зубов нет, язык сзади свободный, цельнокрайный. Задние ноги тонкие, относительно короткие, без плават. перепонок. Концы пальцев расширены в диски — своеобразные присоски, облегчающие передвижение по ветвям и листьям деревьев. Ярко окрашены, по разнообразию цветовых вариаций сходны с квакшами. 3 рода, 95 видов, в Центр. и Юж. Америке (сев. часть). Обитают преим. в лесах, обычно по берегам водоёмов. Активны днём. Питаются мелкими насекомыми. Размножаются на суше, самка откладывает яйца во влажную почву. Кладку охраняет самец. Головастики, выйдя из яиц, присасываются к спине самца, к-рый переносит их в воду, где они и заканчивают развитие. Выделения кожных желёз ядовиты. См. рис. 22, 26 в табл. 41.

ДРЕВОТО́ЧЕЦ ПАХУ́ЧИЙ (*Cossus cossus*), бабочка сем. древоточцев. Крылья в размахе 75—104 мм. Распространён широко, в СССР — в лесной зоне. Лёт в мае — августе, яйца откладывают кучками (по 20—70) в щели коры, чаще ивы, тополя и плодовых деревьев. Молодые гусеницы выгрызают под корой общую камеру, где и зимуют; взрослые (дл. до 100—120 мм) выделяют из мандибулярных желёз пахнущий древесным спиртом секрет (отсюда назв.). Живут поодиночке, прокладывая в древесине ходы, направленные обычно вверх. Окукливание после второй (иногда и третьей) зимовки в стволах или почве. Особенно вредит, когда образует устойчивые многолетние очаги. В Др. Риме гусеницы Д. п. считались деликатесом. См. рис. 17, 17а в табл. 27.

ДРЕВОТО́ЧЦЫ (Cossidae), семейство ночных бабочек. Крылья в размахе у Д., обитающих в Австралии, до 220 мм, в фауне СССР — до 100 мм. Хоботок редуцирован. Окраска разнообразна; в Сев. полушарии Д. часто серые или буроватые, с сетчатым рисунком. Ок. 800 видов, преим. в тропиках Азии и Африки; в СССР — св. 60 видов, гл. обр. в Ср. Азии. Гусеницы голые, мясистые, протачивают длинные ходы в древесине (отсюда назв.), реже живут в корнях, луковицах и стеблях травянистых растений. Развитие Д. обычно продолжается 2 или 3 года; зимует гусеница. В садах и листв. лесах обычны Д. пахучий, древесница въедливая, в пустынях и тугаях — Д. саксауловый (*Holcocerus campicola*).

ДРЕЙССЕ́НЫ (*Dreissena*), род двустворчатых моллюсков сем. Dreissenidae. Известен с неогена, из верхнего миоцена. Раковина (дл. 0,8—5 см) клиновидная, зеленоватых и коричневатых оттенков, часто с рисунком из тёмных зигзагообразных линий. Замок без зубов. Личинка (велигер) короткое время плавает, затем оседает на дно и прикрепляется биссусом к субстрату. Св. 10 видов, в солоноватых и пресных водах обоих побережий тропич. части Атлантич. ок., Европы, М. Азии, а также в Чёрном, Каспийском и Аральском морях. В СССР — 6 видов. Наиб. известна речная Д. (*D. polymorpha*), на части ареала была уничтожена ледником, но с нач. 19 в. по рекам и речным системам (прикрепляясь к днищам судов) расселяется в Европе (с З. на С.-В.). Быстро заселяет новые водохранилища. Д.— активные фильтраторы, осаждают взвесь, способствуя биол. очистке воды. Образуют большие скопления на дне водоёмов, обрастания на гидротехнич. сооружениях. Молодь Д.— пища рыб. См. рис. 1 при ст. *Двустворчатые моллюски.*

● Биология дрейссены и борьба с ней, М.—Л., 1964.

ДРЕ́ЙФ ГЕ́НОВ, генетико-автоматические процессы, изменение частоты генов в популяции в ряду поколений под действием случайных (стохастических) факторов, приводящее, как правило, к снижению наследств. изменчивости популяций. Наиб. отчётливо проявляется при резком сокращении численности популяции в результате стихийных бедствий (лесной пожар, наводнение и др.), массового распространения вредителей, развития эпизоотий и т. д. Характерная особенность динамики генотипич. структуры популяций под действием Д. г. состоит в усилении процесса гомозиготизации, к-рая нарастает с уменьшением численности популяции. Это нарастание обусловлено тем, что в популяциях ограниченного размера увеличивается частота близкородств. скрещиваний, и в результате заметных случайных колебаний частот отдельных генов происходит закрепление одних аллелей при одновременной утрате других. Нек-рые из выщепившихся гомозиготных форм в новых условиях среды могут оказаться приспособительно ценными. Они будут подхвачены отбором и смогут получить широкое распространение при последующем увеличении численности популяций.

Теория Д. г. разработана в нач. 40-х гг. 20 в. амер. генетиком С. Райтом и независимо от него Д. Д. Ромашовым и Н. П. Дубининым (случайные колебания частоты генов были названы ими генетико-автоматич. процессами). Эксперименты, осуществлённые позднее, показали, что даже в популяциях ограниченного размера определяющая роль в динамике частоты генов принадлежит естеств. отбору. Обнаружение широкого полиморфизма по белкам дало основание ряду авторов снова утверждать, что на скорость генетич. преобразований популяций преим. влияют случайные факторы, а не естеств. отбор. Этот вопрос нельзя считать окончательно решённым, т. к. совокупность фактов, накопленных популяционной и эволюционной генетикой, по-прежнему позволяет считать отбор ведущим фактором эволюции на всех уровнях организации жизни.

● Меттлер Л., Грегг Т., Генетика популяций и эволюция, пер. с англ., М., 1972; Физиологическая генетика, Л., 1976.

ДРЁМА (*Melandrium*), род многолетних, реже одно- или двулетних трав сем. гвоз-

дичных. Цветки в рыхлых дихазиях, обоеполые или однополые (растения в этом случае двудомные). Ок. 100 видов, в Северном и Южном (Анды, горы тропич. Африки и Юж. Африки) полушариях. В СССР — 6 видов; растут на лугах, скалах, сухих склонах и как сорные в огородах, садах, на полях. Д. белая (*M. album*) — двудомное растение; белые цветки открываются вечером, испуская лёгкий аромат; опыляются ночными бабочками; верхняя часть стебля, цветоносы и чашечка липкие от железистых волосков, что служит, по-видимому, защитой от ползающих насекомых. Размножается семенами. Нек-рые виды декоративные. Д. иногда объединяют с родом смолёвка. Д. астраханская (*M. astrachanicum*) — в Красной книге СССР.

ДРИА́ДА, куропаточья трава (*Dryas*), род растений сем. розовых. Стелющиеся вечнозелёные кустарнички.

Дриада восьмилепестная.

Листья простые, кожистые, сверху блестящие, снизу беловойлочные; цветки одиночные, крупные, белые, редко жёлтые, на прямостоячих цветоносах. Плод — многоорешек. Св. 10 видов, в арктич. и субарктич. р-нах и высокогорьях на С. умеренного пояса; в СССР — ок. 10 видов, в тундрах и на гольцах. Опыляются насекомыми, размножаются семенами, к-рые распространяются ветром. На корнях эктотрофная микориза. Д. восьмилепестная (*D. octopetala*) и нек-рые др. виды декоративные, выращиваются на альп. горках.

ДРИИНИ́ДЫ (Dryinidae), семейство ос надсем. Bethyloidea. Дл. обычно 2—4 мм. Самцы крылатые, самки часто бескрылые, с сильно вытянутым муравьевидным телом и крупными передними ногами, один из коготков к-рых очень велик (в виде клешни) и служит для удержания личинки цикадки, к-рую самка Д. временно парализует и откладывает в неё яйцо. Ок. 700 видов, распространены широко, но изучены слабо; в СССР — ок. 50 видов. Личинка Д. развивается в капсуле из линочных шкурок, наполовину погружённой в тело цикадки. См. рис. 17 в табл. 25.

ДРИОПИТЕ́КИ (Dryopithecinae), подсемейство вымерших человекообразных обезьян. Один род с тремя подродами (собственно дриопитеки, сивапитеки и проконсулы) и неск. видами. Многочисл. костные остатки Д. (гл. обр. зубы и обломки челюстей, реже — черепа и кости конечностей) известны из миоценовых и раннеплиоценовых отложений Зап. Европы, Юж. Азии и Вост. Африки. У нек-рых уже появились черты, напоминающие горилл и шимпанзе. По мнению большинства учёных, Д.— мало специализированные полудревесно-полуназемные обезьяны, к-рых можно рассматривать как исходную общую предковую группу для совр. африканских человекообразных обезьян и человека. Ближе других к людям стоит дарвиновский дриопитек (*Dryopithecus darvini*), остатки к-рого обнаружены в среднемиоценовых отложениях Европы (Австрия).

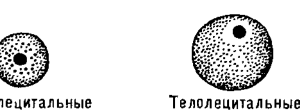
ДРОБЛЕ́НИЕ яйца, ряд последовательных митотич. делений оплодотворённого яйца, в результате к-рых оно, не увеличиваясь в размерах, разделяется на всё более мелкие клетки — бластомеры. Д.— непременный период онтогенеза всех многоклеточных животных. Обычно начинается после сближения отцовского и материнского пронуклеусов (см. *Оплодотворение*) и объединения их хромосом на стадии веретена 1-го деления Д. У нек-рых животных Д. происходит без участия мужского пронуклеуса — после активации яйца (см. *Партеногенез*, *Гиногенез*). Иногда оплодотворённые яйца находятся нек-рое время в покое (см. *Диапауза*). В течение периода Д. происходит очень быстрое размножение бластомеров, при к-ром объём каждого из них после очередного деления уменьшается вдвое; при этом отношение содержания ДНК в ядре к объёму цитоплазмы соответственно увеличивается вдвое, а к окончанию Д. нормализуется. За период Д. число клеток достигает нескольких сотен или тысяч, образуя материал для последующего формирования тканей и органов. По окончании Д. зародыш достигает стадии бластулы.

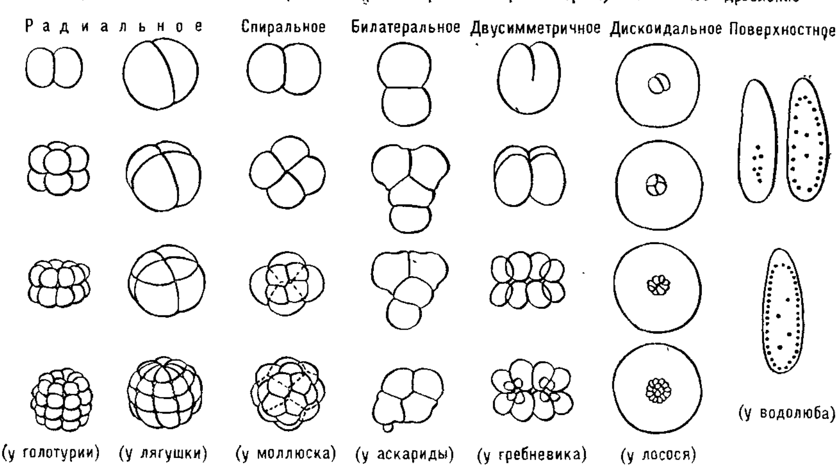
На характер Д. влияют кол-во и распределение желтка в яйце. Содержащие относительно мало равномерно распределённого в цитоплазме желтка (гомолецитальные яйца у мн. первичноротых, иглокожих, бесчерепных, высших млекопитающих) претерпевают полное равномерное Д. Чаще неравномерно распределённый желток образует анимально-вегетативный градиент (в телолецитальных яйцах нек-рых членистоногих, моллюсков, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, низших млекопитающих) или занимает всё яйцо, кроме тонкого поверхностного слоя цитоплазмы (в центролецитальных яйцах членистоногих). Область, содержащая больше желтка, в процессе Д. делится на более крупные бластомеры (при полном неравномерном Д.) или совсем не делится (неполное Д.). Яйца, претерпевающие полное Д., наз. голобластическими (гомолецитальные яйца и часть телолецитальных), неполное Д.,— меробластическими (часть телолецитальных с большим кол-вом желтка и центролецитальные яйца). В телолецитальных меробластич. яйцах только анимальная часть яйца, бедная желтком, делится последовательно на 2, 4, 8 и т. д. бластомеров, образующих дисковидное скопление клеток на поверхности неразделившегося желтка (дискоидальное Д.). Частичное Д. центролецитальных яиц начинается с неск. синхронных делений ядра, расположенного в центре яйца, после к-рых образующиеся ядра вместе с окружающей их цитоплазмой перемещаются по цитоплазматич. мостикам в поверхностный слой цитоплазмы и образуют клеточный слой — бластодерму, центр. часть яйца занята неразделившимся желтком с отд. клетками — вителлофагами (поверхностное Д.).

По признаку относит. положения бластомеров при полном Д. различают: радиальное (у мн. кишечнополостных, иглокожих, бесчерепных, земноводных); спиральное (у большинства турбеллярий, кольчецов, немертин, моллюсков и др.) — дексиотропное при смещении верх. бластомеров вправо или леотропное — при смещении их влево; билатеральное (у круглых червей, аспидий); двусимметричное (у гребневиков). Тот или иной тип Д. свойствен обычно большинству видов того или иного класса животных, но иногда в пределах класса (напр., земноводных, млекопитающих) наблюдаются разные типы Д.

В процессе Д. ядра клеток обычно сохраняют всю полноту генетич. информации, но их взаимодействие с качественно различающейся в разных бластомерах цитоплазмой (см. *Сегрегация* ооплазматическая) создаёт условия для дифферен-

СТРОЕНИЕ ЯИЦ И ТИПЫ ИХ ДРОБЛЕНИЯ





циальной реализации этой информации. В результате Д. устанавливается в осн. общий план строения зародыша (спинно-брюшная, переднезадняя оси и т. д.).

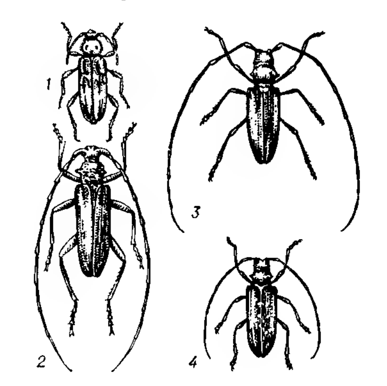
Характерная особенность периода Д.— ведущая роль цитоплазмы в развитии. Она определяет темп делений и скорость синтеза белка, к-рые не изменяются после удаления или инактивации ядра. Т. к. цитоплазма яйца получена зародышем от материнского организма, его развитие в период Д. идёт по материнскому типу и его особенности определяются генотипом матери (напр., леотропное или декстропное спиральное Д.).

Период Д. отчётливо разделяется на два подпериода — синхронных делений Д. и бластуляции. Для первого характерен своеобразный тип клеточных делений, к-рые отличаются максимальной для данного вида, постоянной в течение всего подпериода и одинаковой для всех клеток скоростью (последнее обстоятельство определяет строгую синхронность первых делений Д., к-рая затем постепенно нарушается); ядро в интерфазе сохраняет кариомерное строение, межклеточные контакты слабо развиты, синтез РНК не обнаруживается; деления не могут быть подавлены ингибиторами синтеза РНК и рядом ингибиторов синтеза ДНК, но подавляются ингибиторами синтеза белка. Все эти особенности исчезают при переходе к бластуляции. У млекопитающих клеточные циклы с самого начала Д. имеют черты, характерные для бластуляции, подпериод синхронных делений у них отсутствует.

ДРО́БНЫЙ ПЛОД (schizocarpium), синкарпный плод, распадающийся продольно по перегородкам на односемянные части — мерикарпии, соответствующие одному плодолистику. Д. п.— вислоплодник, двусемянка мареновых, двукрылатка, плоды мн. мальвовых и ряд других.

ДРОБЯ́НКИ (Mychotalia, или Mychota, от слова «михи», обозначавшего комочки хроматина, неспособного к митозу), часто употреблявшееся ранее назв. бактерий, включая цианобактерий. Ботаники классифицировали Д. как тип (Schizophyta) низших растений. В совр. систематике нек-рые учёные дробянками наз. единственное царство в надцарстве прокариот; по существу Д.— синоним *прокариот*.

ДРОВОСЕ́КИ, усачи (Cerambycidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. от 3 до 160 мм (у обитающего в СССР реликтового дровосека — *Callipogon relictus* — до 100 мм; самый крупный жук фауны СССР). Тело обычно продолговатое, усики часто длиннее тела; окраска мв. видов яркая. Ок. 25 тыс. видов, наиб. многочисленны в тропиках; в СССР — ок. 800 видов. Развиваются под корой и в древесине, протачивая в них ходы, реже в стеблях травянистых растений, нек-рые — в почве. Растительноядные. Многие, в т. ч. хвойные усачи (р. *Monochamus*), скрипуны, городской, или сартский, усач (*Aeolesthes sarta*) и др., повреждают лесные породы; нек-рые (домовый дровосек — *Hylotrupes bajulus* и др.)— технич. древесину, другие — плодовые деревья или с.-х. культуры, напр. подсолнечниковые усачи (р. *Agapanthia*), хлебные усачи (р. *Dorcadion*). 7 редких видов Д. в Красной книге СССР. См. также рис. 1, 3, 5, 20 в табл. 29.



Дровосеки: 1 — домовый; 2 — большой дубовый (*Cerambyx cerdo*); 3 и 4 — большой чёрный еловый (*Monochamus urussovi*), соответственно самец и самка.

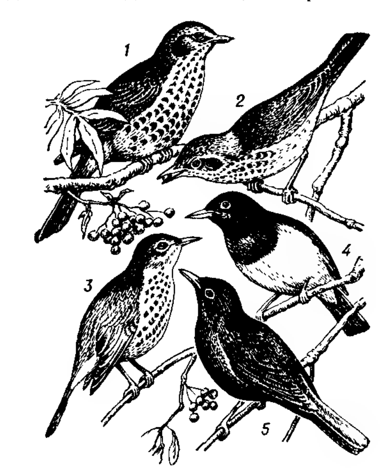
● Плавильщиков Н. Н., Жуки-дровосеки, ч. 1—3, М.— Л., 1936—58 (Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, т. 21—23, в. 1); Черепанов А. И., Усачи Северной Азии, т. 1—4, Новосиб., 1979—1983.

ДРО́ЖЖИ, сборная группа грибов, не имеющих типичного мицелия и существующих в виде отд. почкующихся или делящихся клеток и их колоний. Известно ок. 500 видов, относящихся к трём классам— аскомицетам, базидиомицетам и дейтеромицетам. Клетки Д. разнообразной формы, размеры их от 1,5—2,0 до 10—12 мкм, удлинённых — до 20 мкм и более. Образуют ограниченные бесцветные (большинство Д.), жёлтые или красные (нек-рые базидиомицетовые Д.) колонии. Все Д.— гетеротрофы с окислительным или бродильным типом обмена веществ. Нек-рые виды синтезируют мн. липидов или внеклеточных полисахаридов, аккумулируют витамины группы В. В природе Д. встречаются на поверхности растений, в нектаре цветков, в сокоистечениях деревьев, на плодах и ягодах, в почве (напр., олиготрофные Д. рода *Lipomyces*). Нек-рые Д.— патогены, вызывающие болезни растений, животных и человека (напр., *Cryptococcus* и *Candida* вызывают криптококкоз, кандидозы). Д. широко используются в науке как модели эукариотич. клеток (работы по биоэнергетике, радиобиологии, генетике), а также в пищевой (пивоварение, виноделие, спиртовая пром-сть, хлебопечение — гл. обр. *сахаромицеты*) и микробиол. пром-сти (Д.— осн. продуценты кормового белка, белково-витаминных концентратов, ферментов и др.).

● Phaff H. J., Miller M. W., Mrak E. M., The Life of Yeasts, 2 ed., Camb.— L., 1979.

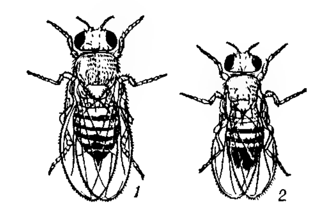
ДРОЗДО́ВЫЕ (Turdidae), семейство певчих воробьиных, иногда объединяемое вместе с мухоловковыми и славковыми в большое сем. мухоловковых. Дл. 12—33 см. Ноги у большинства сильные, передняя сторона цевки покрыта одним щитком. Птенцы пятнистые. 49 родов, 305 видов. Распространены широко, кроме полярных областей, Нов. Зеландии (есть только акклиматизированные виды) и нек-рых океанич. островов. В СССР — 53 вида (включая 2 залётных), 21 род: зарянки, соловьи, варакушки (единств. вид), горихвостки, каменки, чеканы, дрозды (неск. родов) и др. Обитатели лесов, зарослей кустарников, обрывов и скал. Питаются преим. насекомыми, осенью и зимой также ягодами. Гнёзда на деревьях, земле, в дуплах, строениях, норах и расселинах скал. В кладке 2—6 яиц. Мн. Д. хорошо поют. В Красных книгах МСОП (4 вида и 8 подвидов) и СССР (1 вид). См. рис. 7, 13 в табл. 46.

ДРОЗДЫ́ (*Turdus*), род дроздовых. Дл. 17—28 см. Стройного сложения птицы с крепкими ногами и сильным клювом. Самцы и самки обычно окрашены сходно. 62 вида, на всех континентах, кроме Антарктиды. В СССР — 13 видов: деряба, рябинник, чёрный Д., певчий Д., белобровик (*T. iliacus*), белозобый Д. (*T. torquatus*), оливковый Д. (*T. obscurus*), тёмнозобый Д. (*T. ruficollis*), рыжий, или Науманна, Д. (*T. naumanni*), эндемичный для СССР, и др. Лесные древесные птицы. Кормятся на деревьях и на земле, разрывая лесную подстилку. Д. способствуют расселению как полезных (рябина), так и вредных (омела) растений. В Бельгии, Италии и др. странах Д.— объект промысла, сейчас сильно ограниченного. 1 подвид в Красной книге МСОП. Д. наз. также птиц близких родов: *Zoothera*, *Catharus*, *Monticola* и др.



Дрозды: 1 — деряба (*Turdus viscivorus*); 2 — рябинник (*Turdus pilaris*); 3 — певчий (*Turdus philomelos*); 4 — темнозобый; 5 — чёрный (*Turdus merula*).

ДРОЗОФИ́ЛЫ (*Drosophila*), род мух сем. плодовых мушек. Дл. 2—3,5 мм. Св. 1000 видов. Распространены широко, более многочисленны в субтропиках и тропиках (только на Гавайских о-вах св. 300 видов). В СССР — не менее 25 видов. Мухи питаются соком растений, гниющими органич. веществами, личинки — микроорганизмами. Короткий жизненный цикл (в среднем 10 сут от яйца до мухи), высокая плодовитость, возможность развития на агарсодержащих средах делают Д. удобными экспериментальными животными. Для генетич. исследований важно свойственное Д. малое число хромосом ($2n = 8$), наличие гигантских политенных хромосом в клетках слюнных желёз личинок и разнообразие естеств. рас и мутантов. В лабораториях обычно разводят *D. melanogaster*, на к-рой начиная с классич. работ Т. Моргана и его школы (1910-е гг.) проведены многочисл. иссле-



Дрозофила *Drosophila melanogaster*: 1 — самка, 2 — самец.

дования по генетике, физиологии, экологии, этологии, цитологии, закономерностям эволюции. Результаты работ с Д. публикуются во многих спец. периодич. изданиях, а краткая текущая информация — в ежегоднике Drosophila Information Service (DIS).

● Проблемы генетики в исследованиях на дрозофиле, Новосиб., 1977; The genetics and biology of Drosophila, v. 1—3, L.— N. Y., 1976—83.

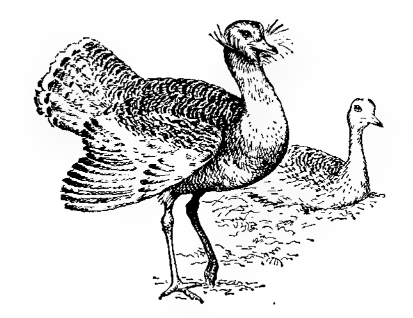
ДРОК (*Genista*), род растений сем. бобовых. Невысокие, обильно цветущие кустарники и полукустарники, преим. с цельными листьями. Цветки обычно жёлтые, б. ч. в кистевидных или головчатых соцветиях. Ок. 75 видов, в Европе, по всему Средиземноморью и в Зап. Азии; в СССР — 30 видов, гл. обр. на Кавказе. В Европ. части наиб. распространён Д. красильный (*G. tinctoria*), растущий по сухим светлым лесам, опушкам, степям. Перганос; красильное (из травы можно получить жёлтую краску для ткани) и лекарств. растение. Ядовит. Д. красильный и нек-рые др. виды разводят как декоративные. 3 вида, в т. ч. редкий среднеевроп. вид Д. крылатый (*G. sagittalis*),— в Красной книге СССР.

ДРОМЕДА́Р, дромадер, одногорбый верблюд (*Camelus dromedarius*), млекопитающее рода верблюдов. Дл. тела в среднем 220 см, выс. в холке 180—210 см; окраска красновато-серая. В диком состоянии не встречается, но ещё в голоцене дикий Д. жил в Сев. Африке, на Аравийском п-ове и в Закавказье. Домашних Д. разводят в Сев. Африке, Передней и Ср. Азии, Австралии.

ДРО́НГОВЫЕ (Dicruridae), семейство певчих воробьиных. Дл. 18—38 см (без удлинённых рулевых перьев). Клюв с небольшим крючком на вершине, ротовые щетинки, как и у др. птиц, ловящих насекомых на лету, хорошо развиты. Полёт быстрый, манёвренный. Оперение чёрное, с синим или зелёным блеском, реже серое. У нек-рых на голове хохол. Хвост вильчатый, крайние рулевые перья иногда сильно удлинены. 2 рода, 20 видов, в тропиках Африки, в Юго-Вост. Азии, Австралии и на прилежащих островах. В СССР в Приморский край залетали чёрный дронго (*Dicrurus macrocercus*) и индийский дронго (*D. hottentottus*). Д.— древесные птицы. Гнёзда в развилках ветвей. В кладке 2—4 яйца. Питаются преим. насекомыми.

ДРО́НТОВЫЕ (Raphidae), семейство голубеобразных. Известны с плейстоцена. Не летали (крылья недоразвиты). Масса до 20 кг. Клюв массивный. 3 вида. Обитали в лесах на Маскаренских о-вах (Индийский ок.). Вели наземный образ жизни. Растительноядные. Одно крупное белое яйцо откладывали на землю. Были истреблены в 17—18 вв., гл. обр. свиньями, завезёнными на острова. Додо (*Raphus cucullatus*) обитал на о. Маврикий. См. рис. 8 при ст. *Голубеобразные*.

ДРОФИ́НЫЕ (Otididae), семейство журавлеобразных. Филогенетически близки к журавлиным. Ископаемые Д. известны со среднего эоцена. Крупные, похожие на куриных, птицы с трёхпалыми ногами, приспособленными к ходьбе и бегу. 11 родов, 24 вида. Характерно сложное токовое поведение. Распространены в степях и полупустынях Старого Света. Самцы крупнее самок и ярче окрашены. В кладке 2—4 яйца. Насиживает и водит птенцов самка. Пища смешанная. В СССР — 3 вида: дрофа, стрепет и вихляй. Дрофа (*Otis tarda*) распространена в степях от Украины до Юж. Приморья. Масса до 16 кг. Численность везде невысока. Зимует в Крыму, Закавказье и Ср. Азии. Гнёзда на земле. Пища растительная. В результате распашки целины и браконьерства становится малочисленной. В Красных книгах МСОП (1 вид) и СССР (3 вида).

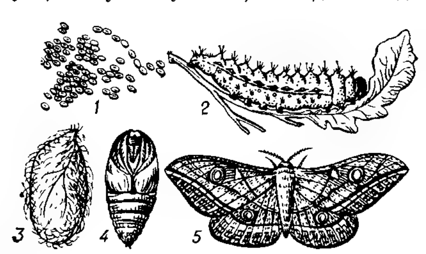


Дрофа: самец (слева) и самка.

ДУБ (*Quercus*), род растений сем. буковых. Листопадные или вечнозелёные деревья, реже кустарники. Тычиночные цветки в свисающих серёжках, пестичные — одиночные или по нескольку, сидячие или на цветоносе. Плод — жёлудь в чашеобразной плюске, семя с крупными семядолями, остающимися при прорастании в почве. Листопадные Д. цветут одновременно с распусканием листьев. Корневая система Д. глубокая (до 15 м), стержневая, что определяет их ветроустойчивость. Размножаются семенами и пневой порослью. Ок. 450 (по др. данным, 600) видов, гл. обр. в умеренном, отчасти в субтропич. и тропич. поясах Сев. полушария. В СССР — ок. 20 видов, в Европейской части, на Д. Востоке и Кавказе; в культуре св. 40 видов. Д. черешчатый, или обыкновенный (*Q. robur*),— дерево выс. до 40 м и диам. ствола 1,5 и более м; растёт в широколиственных лесах Зап. Европы, в СССР — в Европейской части и на Кавказе. Чистые дубовые леса (дубняки) образует гл. обр. в горах. Живёт до 500—600 (иногда до 1000 и более) лет. Д. монгольский (*Q. mongolica*) — засухо- и морозоустойчивый вид, важная лесообразующая порода Д. Востока. Древесина Д., отличающаяся прочностью и устойчивостью к воздействию внеш. среды, используется в стр-ве и мебельной пром-сти, в авиации и судостроении. Кора, древесина молодых побегов, плюски — богатый источник дубильных веществ — таннинов, используемых в медицине и кожевенной пром-сти. Кора Д. пробкового (*Q. suber*) — источник пром. пробки. Жёлуди — корм многих домашних животных, диких зверей и птиц, к-рые участвуют в распространении Д. (напр., сойки); идут на изготовление суррогата кофе. Мн. виды выращивают в парках как декоративные. 4 кавказских вида — Д. каштанолистный (*Q. castaneifolia*), третичный реликт, представитель гирканской флоры, Д. имеретинский (*Q. imeretina*), Д. понтийский (*Q. pontica*), Д. заражённый (*Q. infectoria*), а также растущие на Д. Востоке Д. зубчатый (*Q. dentata*) и Д. курчавый (*Q. crispula*) — редкие, исчезающие виды, в Красной книге СССР.

ДУБОВИ́К, поддубовик, группа видов грибов сем. болетовых. Характерный признак — жёлто-красная или оранжевая окраска трубчатого слоя. Ножка б. или м. клубневидная с сетчатым рисунком, чешуйчатая или гладкая. Распространены б. ч. в Европе, а также в Сев. Африке, Сев. Америке; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, встречается в Зап. Сибири и на юге Д. Востока. Растут в широколиств. лесах. Ок. 10 видов. Наиболее известен Д. оливково-бурый (*Boletus luridus*). Шляпка диам. 5—20 см, трубчатый слой оранжево-красный, от надавливания резко синеет. Ножка дл. 6—15 см, толщиной 3—6 см, с удлинённо-сетчатым рисунком. Образует микоризу и растёт в соседстве с дубом, буком, редко с др. породами. Д. крапчатый (*B. erytropus*) похож на предыдущий вид, но вместо сетчатого рисунка на ножке карминно-красные чешуйки. Ареал тот же. Оба вида съедобны. К этой же группе относят *сатанинский гриб*.

ДУБО́ВЫЕ ШЕЛКОПРЯ́ДЫ (*Antheraea*), род бабочек сем. павлиноглазок. Крылья светло-охристые, с мелким прозрачным «глазком» в центре. 2 вида. Китайский Д. ш. (*A. pernyi*) — крылья в размахе обычно 105—115 мм, иногда до 150 мм, гусеницы питаются листьями разл. видов дуба, зимуют куколки, в год даёт два поколения. В СССР завезён в 1924 и разводится (с целью получения шёлковой ткани — чесучи) в небольшом кол-ве (с 1937), в Красной книге СССР. Японский Д. ш. (*A. jamamai*) — крылья в размахе до 160 мм, зимуют яйца, отложенные на ветви. Одно поколение в год; в Японии живёт в лесах и разводится с той же целью, что и китайский Д. ш. В СССР в Приамурье и Юж. Приморье встречается его подвид уссурийский Д. ш. (*A.j. ussuriensis*) — крылья в размахе 100—130 мм, гусеницы живут на монгольском дубе, зимуют яйца на листьях, попадающих под снеговой покров.



Китайский дубовый шелкопряд: *1* — яйца (грена); *2* — гусеница; *3* — кокон; *4* — куколка; *5* — бабочка.

ДУБО́ВЫЙ ПЛОДОЖИ́Л, желудёвый долгоносик (*Curculio glandium*), жук сем. долгоносиков. Дл. 4—8 мм. Распространён в Европе, на Кавказе. Развивается в желудях. Самка прогрызает в молодом жёлуде канал и откладывает внутрь 1—5 яиц, в неурожайные годы — 11—20 яиц. Поражённые жёлуди быстро опадают. Местами наносит значит. вред дубовым насаждениям. См. рис. 28 в табл. 29.

ДУБОНО́СЫ, группа родов птиц сем. вьюрковых. Отличаются массивным клювом (отсюда назв.), способным легко дробить твёрдые семена и косточки плодовых. Распространены в Евразии и Сев. Америке. В СССР — 4 вида. Шире других распространён обыкновенный Д. (*Coccothraustes coccothraustes*), населяющий смешанные и листв. леса ср. и юж. полосы; в садах поедает плоды вишни и черешни. В горах Ср. Азии — арчовый Д. (*Mycerobas carnipes*), питающийся плодами арчи (съедает только твёрдые семена, отбрасывая мякоть). В лесах на юге Д. Востока обитают большой (*Eophona personata*) и малый (*E. migratoria*) чер-

ноголовые Д. См. рис. 9 при ст. *Вьюрковые*.

ДУ́ДНИК (*Angelica*), род растений сем. зонтичных. Дву- или многолетние, обычно высокие травы с полым цилиндрич. стеблем и перистыми листьями. Ок. 50 видов (по др. данным, до 80 видов), в Сев. полушарии, 4 вида в Нов. Зеландии. В СССР — ок. 30 видов, гл. обр. на Д. Востоке. Размножаются семенами и вегетативно. Д. лесной (*A. sylvestris*) распространён в Европ. части (кроме Арктики и крайнего юга) и в Сибири, по лесам, опушкам и травяным болотам. Молодые растения поедаются скотом, пригодны для силосования. Д. лекарственный (*A. archangelica*) — на заливных лугах в Европ. части и Зап. Сибири. Медонос, лекарств. растение. Этот и неск. др. видов (ок. 10) нередко выделяют в род дягиль (*Archangelica*). Плоды и корни мн. видов богаты кумаринами. Д. Сахокия (*A. sachokiana*), эндемик Вост. Кавказа,— в Красной книге СССР.

ДУ́КЕРЫ, хохлатые антилопы, два рода млекопитающих сем. полорогих. По внеш. виду и образу жизни очень сходны с антилопообразными животными третичного периода. Дл. тела 55—145 см, выс. в холке 30—85 см, масса 4—80 кг. Самки обычно крупнее самцов. На голове пучок удлинённых волос и пара коротких конич. рожек. Род хохлатых, или лесных, Д. (*Cephalophus*) включает 15 видов, род кустарниковых Д. (*Sylvicapra*) — 1 вид. Иногда объединяют в один род. Обитают в Африке (к Ю. от Сахары), в лесах и зарослях кустарников как на равнинах, так и в горах на выс. до 4000 м. Беременность ок. 4 мес. Детёныш в помёте обычно один. Питаются листвой, плодами, а при случае насекомыми, птицами и падалью. Объект промысла. Численность нек-рых видов сокращается. Чепрачный Д. (*C. jentinki*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 1 при ст. *Полорогие*.

ДУЛЬЦИ́Т, галактит, шестиатомный алифатич. спирт. Содержится в красных водорослях, дрожжах и нек-рых высших растениях. При окислении даёт галактозу и слизевую к-ту. Используется для приготовления бактериальных сред.

ДУМ-ПА́ЛЬМА, гифена фивийская (*Hyphaene thebaica*), растение сем. пальм. Ствол, как правило, разветвлённый, выс. до 12—15 м. Листья веерные, собранные на концах ветвей. Растения двудомные, с метельчатыми соцветиями дл. до 1,2 м. Плод — костянка. Растёт в сев.-вост. Африке, гл. обр. на песчаных почвах в долинах рек. Плоды съедобны, твёрдые семена используются на поделки (похожи на слоновую кость). Древесина тяжёлая, прочная. Выращивалась в Др. Египте. Известны и др. виды рода гифена (всего ок. 30 видов) с ветвящимся стеблем.

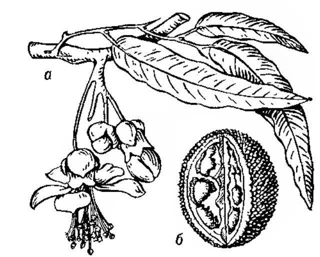
ДУОДЕНА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (новолат. duodenalis, от лат. duodeni — двенадцать, по двенадцати), железы двенадцатиперстной кишки (glandulae duodenalis), трубчатые ветвящиеся железы млекопитающих, расположенные в подслизистом слое двенадцатиперстной кишки; иногда проникают в пилорич. часть желудка и тощую кишку. Ранее наз. бруннеровыми железами. Разветвлённые концевые отделы Д. ж. образуют разл. формы и величины дольки, заполняющие весь подслизистый слой. Выводные протоки проходят через слизистый слой и открываются в межворсинчатые пространства, реже в кишечные крипты. Выделяют щелочной секрет (содержит гликопротеиды и пищеварит. ферменты), участвующий в нейтрализации кислого химуса, поступающего из желудка, и в переваривании белков и углеводов. Энтерохромаффинные клетки Д. ж., обычно располагающиеся в выводных протоках, вырабатывают гормоны, поступающие в кровь (см. *Гастроинтестинальные гормоны*). Д. ж. наиболее развиты у травоядных животных (у коров и лошадей они занимают 4—5 м длины тонкого отдела кишечника), наименее — у плотоядных (у собак — 1,5—2 см длины кишечника).

ДУ́ПЕЛЬ (*Gallinago media*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 28 см. Распространён в Европе и Азии (в Сибири — на восток до Енисея), от лесотундры до лесостепи. Гнездится на болотах. Самцы токуют на закате солнца на сухих площадках. Собравшись группами или в одиночку, они бегают по токовищу с непрерывным бормотанием, развернув хвост, как индюки, и щёлкая клювом. Объект спортивной охоты.

ДУПЛИКА́ЦИЯ (от лат. duplicatio — удвоение), тип хромосомной перестройки, в результате к-рой возникает повторение участка гена или хромосомы. Играет важную роль в возникновении новых генов.

ДУПЛЯКИ́ (Dynastinae), подсемейство жуков сем. пластинчатоусых. Дл. 9—150 мм, тело массивное, на голове и переднеспинке часто выросты и рога. Ок. 1400 видов, гл. обр. в тропиках; в СССР— ок. 30 видов, в т. ч. жуки-носороги. Личинки развиваются в гнилой древесине или в почве. Нек-рые виды вредят с.-х. культурам, напр. в степной полосе Европ. части СССР — кукурузный навозник (*Pentodon idiota*), дл. 14—26 мм. Среди Д. самые крупные по массе (100 г и несколько более) ныне живущие насекомые, напр. геркулес. См. рис. 25 в табл. 28.

ДУРИА́Н (*Durio*), род деревьев сем. бомбаксовых. 27 видов, в Юго-Вост. Азии. Д. обыкновенный (*D. zibethinus*) — вечнозелёное дерево выс. 27—45 м, с кожистыми, цельными продолговатыми листьями. Цветки беловатые, в небольших пучках, опыляются рукокрылыми. Плоды свисают вниз на длинных плодоножках, яйцевидные или почти шаровидные (диам. до 25 см), весят до 3 кг; усажены твёрдыми шипами. Крупные семена окружены сочными мясистыми ариллусами, образующими кремообразную сладкую мякоть плода с неприятным запахом; распространяются млекопитающими, поедающими мякоть плодов (слоны, кабаны, обезьяны и др.). Растёт на п-ове Малакка, Малайском архипелаге и Филиппинах. Из-за съедобных плодов Д. разводят в тропич. странах. В пищу употребляют также семена (подобно каштанам).



Дуриан: *а* — ветвь с цветками; *б* — плод в разрезе.

ДУРМА́Н (*Datura*), род растений сем. паслёновых. Травы, реже кустарники и древовидные формы. Цветки крупные, дл. иногда св. 25 см, с трубчато-воронковидным венчиком. Более 10 видов, преим. в тропиках и субтропиках; в СССР 1 вид — Д. обыкновенный, или вонючий (*D. stramonium*), в Европ. части (преим. в юж. половине), на Кавказе, в Зап. Сибири и Ср. Азии. Растёт на пустырях, у жилья, в огородах. Содержит алкалоиды (гиосциамин, атропин и др.), возделывается как лекарств. растение. Нек-рые виды Д. декоративны. См. рис. 1 при ст. *Паслёновые*.

ДУРНИ́ШНИК (*Xanthium*), род однолетних трав сем. сложноцветных. Соцветия однополые, однодомные; тычиночные — многоцветковые, пестичные — двуцветковые. Ок. 25 видов (по др. данным, неск. видов), по всему земному шару; в СССР — 7 видов. Наиб. обычны (особенно в юж. р-нах) Д. обыкновенный, или зобовидный (*X. strumarium*), и Д. колючий (*X. spinosum*).

ДУШИ́СТЫЙ КОЛОСО́К, пахучеколосник (*Anthoxanthum*), род злаков. Многолетние, редко однолетние травы выс. до 70 см. Колоски в густых колосовидных зеленовато-бурых метёлках. Ок. 20 близких видов, в Евразии и Африке, как заносные — на др. континентах. В СССР — 4 вида, в т. ч. Д. к. горький (*A. amarum*) — заносный. В лесной зоне на лугах и полянах часто встречается Д. к. обыкновенный (*A. odoratum*). Цветёт в начале лета, период вегетации короткий (до наступления сенокоса); размножается семенами, зерновки могут распространяться животными, цепляясь остями цветковых чешуй за их шерсть. Кормовое значение невелико. Содержит кумарины, придающие сену приятный запах. Используется в медицине, пищевой и парфюмерной пром-сти.

ДЫ́МЧАТЫЙ ЛЕОПА́РД (*Felis nebulosa*), млекопитающее рода кошек. Иногда Д. л. выделяют в самостоятельный род *Neofelis*. Дл. тела 62—106 см, хвоста 60—90 см. Туловище длинное, гибкое, конечности сравнительно короткие, толстые. На подошвах голые мозоли (приспособление к лазанью по деревьям). Окраска жёлто-серая с тёмными пятнами и полосами разной величины и формы. Распространён в джунглях Азии (от Китая до Суматры и Калимантана). Ведёт полудревесный образ жизни, но охотится и на земле. Детёнышей (2—5 в помёте) выводит в дуплах. На грани исчезновения, в Красной книге МСОП.

ДЫМЯ́НКА (*Fumaria*), род растений сем. маковых, выделяемый нередко вместе с хохлаткой и др. родами в сем. дымянковых (Fumariaceae). Однолетние травы с тонко рассечёнными листьями, к-рые у мн. видов цепляются посредством черешков за др. растения; млечного сока не содержит. Цветки неправильные, со шпорцем, розовые, пурпуровые, реже белые; опыление насекомыми, гл. обр. мухами-журчалками, или самоопыление. Плод орешковидный. Ок. 55 видов, гл. обр. в Средиземноморье, а также в умеренном поясе Евразии, 1 вид—в горах Вост. Африки. В СССР — 14 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии, на юге Зап. и отчасти Вост. Сибири. В лесной зоне на полях, залежах, огородах обычна Д. лекарственная (*F. officinalis*) с сизыми, как бы дымчатыми листьями и фиолетово-розовыми цветками.

ДЫ́НЯ (*Cucumis melo*), однолетнее растение рода огурец сем. тыквенных. Растения с обоеполыми цветками, часто встречаются растения с муж. цветками или с

теми и другими. Плоды очень разнообразной формы. В диком виде встречается преим. в Юго-Зап. Азии и Африке. Центры формирования культурных сортов — страны Малой и Ср. Азии. Опыление насекомыми (преим. пчёлами). Культура Д. известна в Ср. Азии более 2 тыс. лет. Иногда Д. выделяют в самостоят. род (*Melo*).

ДЫ́ХАЛЬЦА, стигмы (от греч. stígma — метка, пятно), наружные дыхат. отверстия лёгких или трахей у онихофор и наземных членистоногих. Через Д. воздух проникает в крупные трахейные стволы. У насекомых Д. нередко имеют б. или м. сложно устроенные замыкат. и фильтрующие аппараты. У большинства взрослых насекомых с неполным превращением 10 пар Д.— 2 пары грудных и 8 брюшных (голопнейстич. формы); нередко число Д. сокращается (гемипнейстич. формы). У мн. живущих в воде личинок развивается только одна (задняя) пара Д. (метапнейстич. формы), а у нек-рых водных личинок (мотыль) и у личинок нек-рых паразитич. насекомых Д. не развиваются (апнейстич. формы). Д. открываются согласованно с дыхат. движениями либо независимо от них. При большом числе Д. воздух входит через одни Д. (обычно передние), а выходит через другие.

ДЫХА́НИЕ, одна из основных жизненных функций, совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм O_2, использование его в окислительно-восстановительных процессах, а также удаление из организма CO_2 и нек-рых др. соединений, являющихся конечными продуктами обмена веществ.

Д. животных и человека. У простейших, губок, кишечнополостных и нек-рых др. организмов обмен газов между клетками и средой осуществляется путём диффузии через поверхность тела. С усложнением организации и увеличением размеров тела развиваются спец. структуры или органы, принимающие на себя дыхательные функции, а также система кровообращения, в к-рой циркулирует кровь или гемолимфа, способные связывать и переносить O_2 и CO_2. У позвоночных животных и человека процесс Д. включает внешнее Д., обеспечивающее обмен газов между внеш. средой и кровью в органах дыхания, перенос O_2 кровью от органов внешнего Д. ко всем органам и тканям, а от них — CO_2 в обратном направлении, и тканевое Д. У мн. водных животных внеш. Д. осуществляется поверхностью тела и жабрами. Тело наземных членистоногих пронизано густой сетью трубочек — трахей, подводящих воздух к тканям. Лёгочное Д., обеспечивающее наибольшую активность газообмена, развивается у земноводных (сочетается с кожным Д.), но доминирующее значение приобретает у птиц (существ. значение имеют воздушные мешки) и млекопитающих, у к-рых оно обеспечивается ритмич. работой дыхат. мышц (гл. обр. межрёберных и диафрагмы). У млекопитающих и человека газообмен происходит в основном в альвеолах лёгких и лишь ок. 2% O_2 поступает в кровь через кожу. Количество воздуха, вентилируемого лёгкими в 1 мин, наз. минутным объёмом дыхания (МОД). У человека в состоянии покоя он составляет 5—8 л/мин, во время физич. работы — до 100 и более л/мин. Обмен газов между альвеолярным воздухом и венозной кровью, поступающей в капилляры лёгких, осуществляется через альвеоло капиллярную мембрану благодаря разности парциального давления O_2 (60—70 мм рт. ст.) и CO_2 (7 мм рт. ст.), а транспорт O_2 кровью — в основном за счёт обратимого присоединения его к молекуле гемоглобина. Переход O_2 в ткани происходит при парциальном давлении его в артериальной крови, равном 100 мм рт. ст., а в тканях — 0—40 мм рт. ст. CO_2 переходит из тканей в кровь и из крови в альвеолы также благодаря перепадам его парциального давления: в тканях — ок. 60, в венозной крови — ок. 47, в альвеолах — ок. 35 мм рт. ст. Около 80% CO_2 переносится кровью в виде соединений с ионами щелочных металлов (бикарбонатов) и частично в связанной с гемоглобином форме (карбгемоглобин). Интенсивность газообмена характеризуется величиной *дыхательного коэффициента.*

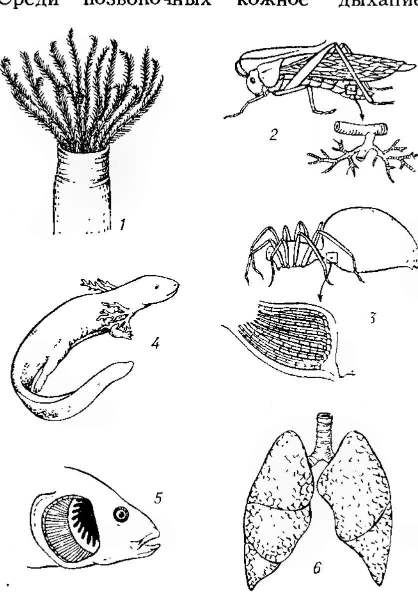
Потребление O_2 клетками и тканями лежит в основе тканевого Д., представляющего собой совокупность окислительно-восстановит. процессов и приводящего к распаду разл. органич. соединений с образованием конечных продуктов обмена веществ и высвобождением энергии, используемой организмом для осуществления физиол. функций (см. *Окисление биологическое*).

Регуляция Д. осуществляется ЦНС. Рефлекторные сокращения дыхат. мускулатуры обеспечиваются двигательными нервами, ядра к-рых расположены в передних рогах серого вещества спинного мозга. Ритмичную смену вдоха и выдоха, координацию деятельности спинно-мозговых нервов обеспечивает дыхательный центр (ДЦ), расположенный в продолговатом мозге. В варолиевом мосту находится пневмотаксический центр, к-рый совместно с ДЦ служит регулятором ритма Д. В регуляции ритма Д., его частоты и глубины большое значение имеют лёгочные рецепторы, импульсация от которых по блуждающим нервам поступает в ДЦ. Главным фактором, регулирующим Д., является концентрация CO_2 в крови (повышение его содержания ведёт к усиленным сокращениям дыхательной мускулатуры и увеличению МОД) и сопровождается удалением избыточного CO_2 из организма. Гомеостатический механизм регуляции содержания O_2 и CO_2 в крови связан с наличием в сонных артериях рецепторов, чувствительных к изменениям химич. состава крови и обеспечивающих быстрые реакции ДЦ на изменения напряжения O_2 и CO_2 в крови. Центральные хеморецепторы, расположенные на поверхности продолговатого мозга, реагируют на изменения CO_2 в ликворе. Регуляция Д. направлена не только на автоматич. поддержание гомеостатич. констант парциального давления O_2 и CO_2, но и на предупреждение возможных отклонений. При нарушениях Д. и механизмов его регуляции возникают изменения газового состава крови.

Д. растений присуще всем органам, тканям и клеткам; осуществляется гл. обр. за счёт углеводов. Интенсивность Д., определяемая по кол-ву поглощённого O_2 или выделенного CO_2, у разных частей растений неодинакова. Самой высокой интенсивностью Д. отличаются молодые, быстро растущие органы и ткани. У целого растения наиболее активно дышат репродуктивные органы, затем листья, слабее— стебли и корни. Повышенная интенсивность Д. присуща светолюбивым растениям (по сравнению с теневыносливыми), а также высокогорным растениям, адаптированным к пониженному парциальному давлению O_2. Д. усиливается с повышением темп-ры окруж. среды, возрастая в 2—3 раза при потеплении на каждые 10°. Однако, достигнув определ. максимума, Д. начинает ослабевать и при темп-ре 45—50° практически прекращается. При низких значениях темп-ры Д. растений резко снижается, но в тканях их зимующих органов (почки лиственных деревьев, иглы хвойных) слабое Д. обнаруживается и при значит. морозах. Д. стимулируется механич. и химич. раздражением растений (поранение, нек-рые яды и т. п.). В ходе развития растения и его органов закономерно меняется интенсивность Д. Сухие (покоящиеся) семена дышат очень слабо; при набухании и последующем прорастании семян Д. усиливается в сотни и тысячи раз. С окончанием периода активного роста растений Д. их тканей ослабевает, что связано с процессами старения протоплазмы.

● Физиология дыхания, Л., 1973; Дыхательный центр, М., 1975; West J. B., Respiratory physiology, Oxf., 1974.

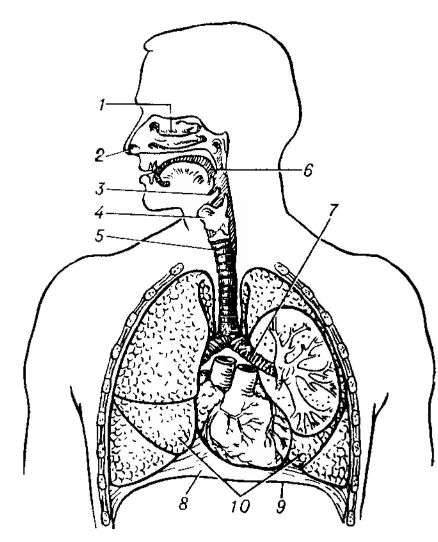
ДЫХА́НИЯ О́РГАНЫ, специализированные органы для газообмена между организмом и окружающей средой — водной или воздушной. Развиваются как впячивания или выпячивания наруж. покровов или стенки кишечного тракта. У мн. беспозвоночных (губки, кишечнополостные, мн. черви, низшие ракообразные, мн. иглокожие) Д. о. отсутствуют и газообмен осуществляется через покровы тела — т. н. кожное дыхание. Среди позвоночных кожное дыхание



Схематическое изображение органов дыхания у различных животных: *1* — наружные жабры кольчатого червя; *2* — трахеи насекомых; *3* — лёгкие типа книжки у паука; *4* — наружные жабры тритона; *5* — внутренние жабры рыбы; *6* — лёгкие человека.

свойственно, как правило, небольшим и малоподвижным животным — нек-рым рыбам и земноводным (у нек-рых саламандр — только кожное), но обычно у них есть и Д. о. Впервые Д. о. возникли у кольчатых червей в виде жабр. Для газообмена в воде, кроме жабр, служат ктенидии. У нек-рых рыб (обитающих в бедных кислородом, непроточных, заиленных или тёплых водоёмах) наряду с жабрами развиваются дополнительные Д. о. для дыхания атмосферным воздухом —

лёгкие, лабиринтовый аппарат, наджаберный орган; газообмен может происходить в отд. участках задней кишки — т. н. кишечное дыхание (вьюны, нек-рые сомообразные). У нек-рых рыб и земноводных для дыхания служит также снабжённая богатой кровеносной сетью поверхность ротовой полости или глотки. Осн. Д. о. наземных животных — трахеи и лёгкие. В онтогенезе, как у беспозвоночных, так и у позвоночных, Д. о. могут сменяться. Так, эмбрионы мн. рыб сначала дышат всей поверхностью тела, затем появляется желточная дыхательная система — богатая сосудистая сеть, развивающаяся на желточном мешке, а также дыхат. система плавников — анального, спинного, хвостового; у личинок возникают наруж. жабры и затем развивается жаберный аппарат. У эмбрионов амниот дыхание сначала осуществляется желточным мешком, затем алантоисом. См. также *Жабры*, *Лёгкие*.



Дыхательная система человека: *1* — носовая полость; *2* — ноздри; *3* — надгортанник; *4* — гортань; *5* — трахея; *6* — глотка; *7* — бронхи; *8* — плевральная полость; *9* — диафрагма; *10* — лёгкие.

ДЫХА́ТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕ́НТ, отношение объёма CO_2, выделяемого из организма при дыхании, к объёму поглощаемого за то же время O_2; характеризует особенности газообмена и обмена веществ живых организмов. Д. к. зависит от химич. природы дыхат. субстрата, содержания CO_2 и O_2 в атмосфере и нек-рых др. факторов, характеризуя таким образом специфику и условия дыхания. При окислении углеводов в организме хищных животных (и свободном доступе O_2) Д. к. равен 1, жиров — 0,7, белков — 0,8. У растительноядных животных он составляет ок. 0,7. У человека в норме в состоянии покоя Д. к. равен 0,85, при умеренной работе — ок. 1. При интенсивной работе и гипервентиляции лёгких Д. к. может возрастать до 2. При длит. работе, а также при голодании Д. к. постепенно снижается (примерно до 0,7). У растений Д. к. равен 1 (напр., в листьях, богатых углеводами); больше 1 — при неполном окислении в условиях анаэробиоза (в семенах с твёрдой оболочкой, напр. льна) или при использовании субстрата более богатого O_2, чем углеводы, — органич. к т (напр., в яблоках после зимней лёжки) и др.; меньше 1 — при окислении субстрата с меньшим относит. содержанием кислорода, чем в углеводах, — липидов или белков (напр., в прорастающих семенах пшеницы, бобовых).

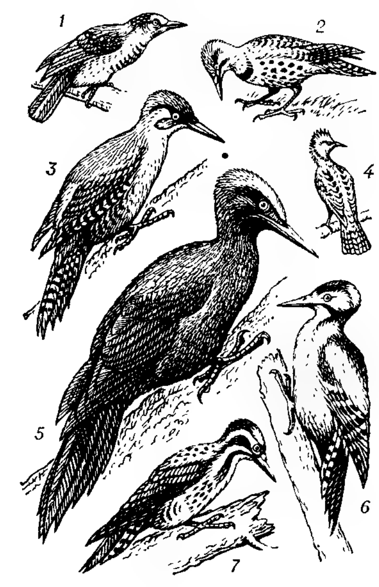
ДЮГО́НЕВЫЕ (Dugongidae), семейство сирен. 2 монотипич. рода: дюгони и морские коровы.

ДЮГО́НЬ (*Dugong dugon*), млекопитающее сем. дюгоневых. Хвостовой плавник двулопастный. В каждой челюсти 1 пара резцов и 2 пары коренных зубов. У самцов верх. резцы превратились в небольшие бивни. Дл. тела до 3 м, масса до 170 кг, ранее достигали дл. 6 м при массе до 600 кг. Распространён в прибрежных водах Индийского и юго-вост. части Тихого океанов — от Вост. Африки к востоку до Вост. Австралии, о-вов Рюкю, Маршалловых и Соломоновых. Держится в одиночку или парами. Беременность 11 мес. Был объектом промысла. Численность резко сокращается, в Красной книге МСОП.

ДЮНАЛИЕ́ЛЛА (*Dunaliella*), род вольвоксовых водорослей. Одноклеточные, дл. до 40 мкм, двужгутиковые организмы, покрытые тонким перипластом. Клетки желтовато-розового или кирпично-красного цвета, содержат большое кол-во каротиноидов. Размножаются делением, половой процесс — гологамия. 29 видов, в пресных и солёных (до 280‰) водоёмах; в СССР — 11 видов. Д. солевая (*D. salina*) — одна из наиболее распространённых водорослей водоёмов с высокой концентрацией солей. Во время массового развития вызывают «красное цветение», окрашивают солевой раствор (рапу) в красный цвет. Используется для получения каротина.

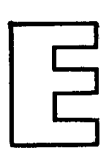
ДЯ́ГИЛЬ (*Archangelica*), род растений сем. зонтичных, часто включаемый в род *дудник*.

ДЯ́ТЛОВЫЕ, настоящие дятловые (Picidae), семейство дятлообразных. Дл. 9—56 см. Большинство Д. хорошо приспособлены к жизни на деревьях. Долотообразный клюв, прочный череп и мощные мышцы шеи позволяют Д. долбить древесину в поисках насекомых и выдалбливать дупла для гнёзд; короткие ноги с крепкими когтями и жёсткий хвост создают при этом надёжную опору. Немногие Д., имеющие слабый клюв и мягкий хвост, не могут долбить древесину (вертишейки) или долбят лишь гнилую древесину. Слюнные железы сильно развиты. Язык длинный, тонкий и благодаря длинным подъязычным костям может далеко выдвигаться для захвата пищи. Насекомые прилипают к языку или прокалываются его концом; нек-рые подбирают насекомых языком с земли. Полёт волнистый. 38 родов, 213 видов. Распространены широко, кроме полярных областей, Мадагаскара, Австралии и Нов. Гвинеи; наиболее разнообразны в Юж. Америке. В СССР — 15 видов, в т. ч. 14 гнездящихся из 5 родов: вертишейки (1 вид), чёрные дятлы (1 вид), зелёные дятлы (*Picus*) — 3 вида, пёстрые дятлы (*Dendrocopos*) — 8 видов и трёхпалые дятлы (*Picoides*) — 1 вид. Большинство Д. — обитатели лесов, немногие — безлесных областей, где гнездятся в норах или термитниках. В период тока стучат клювом по сухим сучкам, издавая дробь. В кладке 2—12 яиц. Птенцы голые или покрыты редким пухом. Питаются Д. насекомыми, семенами, плодами, соком деревьев, иногда разоряют гнёзда др. птиц. Зимой кочуют. 4 вида и 8 подвидов в Красной книге МСОП, чешуйчатый дятел (*Picus squamatus*) в Красной книге СССР. См. также рис. 6 при ст. *Гнездо*.



Дятловые: *1* — дятелок (*Picumnus cirratus*); *2* — золотой дятел (*Colaptes auratus*); *3* — зелёный дятел (*Picus viridis*); *4* — вертишейка (*Jynx torquilla*); *5* — желна (*Dryocopus martius*); *6* — большой пёстрый дятел (*Dendrocopos major*); *7* — трёхпалый дятел (*Picoides tridactylus*).

ДЯТЛООБРА́ЗНЫЕ (Piciformes), отряд птиц. Близки к ракшеобразным и примитивным воробьиным. Оперение рыхлое, пуха нет. Половой диморфизм у большинства не выражен. Древесные птицы. По внешнему виду очень разнообразны. 6 сем.: якамаровые, ленивковые, бородатковые, медоуказчиковые, тукановые и дятловые; всего ок. 400 видов. Распространены широко, отсутствуют только на Мадагаскаре, в Австралии, Нов. Гвинее и Полинезии. Наиболее богато представлены в тропич. лесах; в СССР представители только сем. дятловых. Моногамы. Гнездятся в норах или дуплах. Яйца белые. Птенцы слепые, как правило, голые. Насиживают и выкармливают птенцов самка и самец. Вне периода размножения держатся одиночно или мелкими группами. Большинство Д. оседлые или кочующие, нек-рые — перелётные птицы.



ЕВГЕ́НИКА (греч. eugenẽs — хорошего рода), учение о наследственном здоровье человека и путях его улучшения. Принципы Е. были впервые сформулированы в 1869 Ф. Гальтоном, предложившим изучать влияния, к-рые могут улучшить наследств. качества (здоровье, умств. способности, одарённость) будущих поколений. Интерес к евгенич. идеям был особенно значительным в 1-й четверти 20 в., в период бурного развития генетики и накопления данных по наследованию признаков у человека. Прогрессивные учёные (Ф. Гальтон, Г. Мёллер, Н. К. Кольцов, Ю. А. Филипченко) ставили перед Е. гуманные цели. Однако её идеи нередко использовались для оправдания расизма (напр., фашистская расовая теория), что дискредитировало не только Е. как науч. дисциплину, но и самый термин «Е.». В совр. науке мн. проблемы Е., особенно борьба с наследств. заболеваниями, решаются в рамках генетики человека, в т. ч. мед. генетики. См. также ст. *Человек* и лит. при ней.

● Гальтон Ф., Наследственность таланта, её законы и последствия, пер. с англ., СПБ, 1875; Дитль Г.-М., Газе Г., Кранхольд Г.-Г., Генетика человека в социалистическом обществе (Философско-этические и социальные проблемы), пер. с нем. с сокр., 2 изд., М., 1984.

ЕВСТА́ХИЕВА ТРУБА́ (по имени Б. Евстахия), слуховая труба (tuba auditiva), канал, соединяющий глотку с барабанной полостью у мн. позвоночных. Выравнивает давление воздуха в среднем ухе по отношению к окружающей среде.

ЕЖА́ (*Dactylis*), род злаков. 5 видов; из к-рых один (Е. сборная — *D. glomerata*) — политипный, распространён в субтропич. и умеренно тёплых р-нах Евразии и Сев. Африки, в т. ч. в СССР; остальные 4 вида — эндемики Зап. Средиземноморья. Е. сборная — рыхлокустовый многолетний злак, возделываемый в р-нах с умеренным климатом, в т. ч. в СССР. Ценное кормовое (гл. обр. сенокосное) растение. В культуре с 19 в. Иногда её подвиды рассматривают как самостоят. виды. См. рис. 2 в табл. 21.

ЕЖЕВИ́КА, виды растений рода рубус. Кустарники с двулетними деревянистыми стеблями, часто покрытыми шипами. Листья тройчато- или пальчатосложные. Цветки обоеполые, б. ч. белые, в кистевидных соцветиях. Плод — чёрная или чёрно-красная, часто с сизым налётом многокостянка. Мн. видам свойствен апомиксис. Св. 400 видов, в Сев. Америке и Евразии; в СССР — ок. 90 видов, преим. на Кавказе и в Ср. Азии. Е. сизая (*Rubus caesius*) и Е. несская, или куманика (*R. nessensis*), растут в светлых лесах, по опушкам, кустарниковым зарослям, вырубкам, берегам рек, вдоль дорог и изгородей; образуют густые колючие заросли. Плоды их употребляют в пищу. Размножаются корневыми отпрысками. Как ягодные растения виды Е. выращивают в США, Великобритании, Канаде, ФРГ и СССР.

ЕЖЕГОЛО́ВНИК, ежеголовка (*Sparganium*), род многолетних водных или болотных растений сем. рогозовых. Стебли ветвистые или простые, иногда плавающие. Цветки мелкие, однополые, в плотных головках, собранных в колосовидные или метельчатые соцветия. Ок. 20 видов, в холодном, умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария, а также в Австралии и Нов. Зеландии. В СССР — ок. 15 видов, по берегам рек, озёр, водохранилищ и т. п.; наиболее распространены Е. прямой (*E. erectum*) и Е. всплывающий, или простой (*E. emersum*). Виды, обитающие в глубоких или текучих водах, имеют лентовидные листья, к-рые целиком погружены или образуют верх. частью настилы на поверхности воды. Плоды разносятся течением и ветром. Мн. виды Е.— корм нутрии, ондатры и водоплавающих птиц.

ЕЖИ́-РЫ́БЫ (Diodontidae), семейство рыб отр. иглобрюхообразных. Дл. до 60 см, тело укороченное, покрыто шипами, может раздуваться в шар при заполнении водой или воздухом «воздушного мешка» — выроста желудка, у нек-рых шипы при этом поднимаются. 6 родов, ок. 15 видов. Обычный вид — ё ж-р ы б а (*Diodon histrix*), обитающая в тропич. водах всех океанов, преим. у каменистых побережий и коралловых рифов. Малоподвижны. Питаются разл. беспозвоночными. Молодь пелагическая. Кожа и внутренности ядовиты (содержат тетродотоксины). Объект местного промысла. См. рис. 2 при ст. *Иглобрюхообразные*.

ЕЖО́ВИК, колчак (*Hydnum*), род грибов сем. ежовиковых (Hydnaceae) порядка афиллофоровых. 3 вида, широко распространены по всему Сев. полушарию. Наиб. часто встречается Е. жёлтый (*H. repandum*), с толстой, от белой до светло-охряной шляпкой диам. 6—10 см и короткой, толщиной 1—3 см ножкой, светлее шляпки. Гименофор в виде ломких шипиков. Мякоть белая, плотная. Растёт с июля по сентябрь под деревьями в хвойных и лиственных лесах. Съедобен.

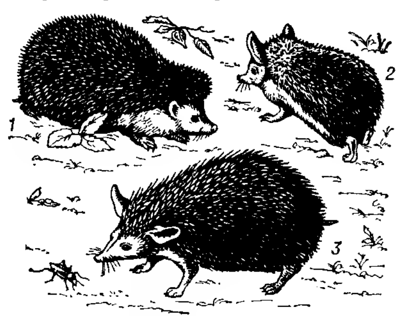
ЕЖО́ВНИК (*Echinochloa*), род однолетних или многолетних трав сем. злаков. Колоски с одним обоеполым цветком, в густых, обычно односторонних метёлках.

Ежовник обыкновенный (*а* — колосок).

Ок. 20 видов, в тропич., субтропич. и отчасти в теплоумеренном поясах. Растут по берегам водоёмов, на болотах и болотистых лугах, на полях и плантациях. В СССР — 7 видов. По всей стране распространён Е. обыкновенный, или куриное просо (*E. crusgalli*), растущий у дорог, в канавах, во влажных местах, на полях (злостный сорняк). Е. хлебный (*E. frumentacea*) и Е. полезный (*E. utilis*) разводят в странах Юж. и Вост. Азии как пищевые (крупа) и кормовые растения.

Е., или анабазис (*Anabasis*), род растений сем. маревых. Полукустарнички или многолетние травы с супротивными короткими мясистыми или чешуевидными листьями. Цветки обоеполые. Плод ягодовидный, красновато-оранжевый. Ок. 30 видов, от Испании и Сев. Африки до Центр. Азии, но гл. обр. в Ср. Азии. В СССР — ок. 20 видов, в пустынях, полупустынях и по сухим горным склонам. Е. солончаковый, или биюргун (*A. salsa*), и нек-рые другие — пастбищный корм для верблюдов, овец и коз. Из Е. безлистного, или итсегека (*A. aphylla*), получают инсектицид.

ЕЖО́ВЫЕ (Erinaceidae), семейство насекомоядных. Известны с эоцена. Конечности стопоходящие, у большинства пятипалые. Первый верхний, а иногда и нижний резцы увеличены и имеют форму клыков. Сильно развита подкожная мускулатура, у ежей — особенно кольцевые мышцы, при сокращении к-рых тело становится



Ежи: *1* — обыкновенный; *2* — ушастый; *3* — темноиглый.

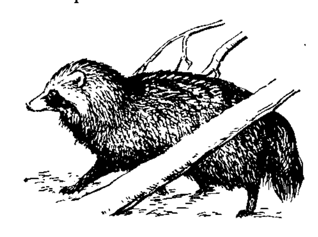
шарообразным. 2 подсем.: гимнуровые и ежи (Erinaceinae). Распространены в Евразии, Африке. У ежей спина и бока покрыты иглами, при опасности сворачиваются в шар. 12—15 видов. В СССР — 7 видов подсем. ежей (ранее выделяли 4 вида): обыкновенный ёж (*Erinaceus europaeus*), южный (*E. rumanicus*), кавказский (*E. concolor*), амурский (*E. amurensis*), даурский (*E. dauricus*), а также ушастый (*Hemiechinus auritus*) и лысый, или темноиглый, ёж (*H. hypomelas*). Обитатели лесов, степей, пустынь. Нек-рые виды зимой впадают в спячку. Раз в год рождают 1—7 детёнышей. Поедают беспозвоночных, наносящих ущерб сельскому и лесному х-вам. Ряд видов — хозяева переносчиков возбудителей опасных болезней. Часто гибнут, пересекая автострады. 1 вид в Красной книге МСОП, даурский ёж — в Красной книге СССР.

ЕЛЬ (*Picea*), род вечнозелёных деревьев сем. сосновых. Ствол прямой, выс. 60 (до 90) м, диам. до 1,5—2 м. Крона густая, конусовидная, корневая система поверхностная. Хвоя 4-гранная, реже плоская, острая, держится 7—9 лет. Шишки свисающие, дл. до 15 см, созревают осенью первого года. Размножается семенами, иногда даёт отводки. Живут до 300—500 лет. Теневыносливы. Ок. 45 (разные

авторы приводят от 35 до 50) видов, в умеренном поясе Евразии и Сев. Америки. Важнейшая лесообразующая порода на свежих глинистых, суглинистых и богатых супесчаных почвах, часто образует чистые леса. В СССР — 9 видов. Наиболее распространены Е. обыкновенная, или европейская (*P. abies*), от вост. части Пиренеев до центр. областей Европ. части СССР, и Е. сибирская (*P. obovata*), на С.-В. Европ. части СССР и по всей Сибири. Древесина Е. лёгкая и мягкая, используется в стр-ве, целлюлозно-бумажной пром-сти, для изготовления муз. инструментов (т. н. резонансовая ель с годичными кольцами одинаковой ширины); даёт смолу, дёготь, скипидар, канифоль, древесный уксус. Хвоя используется для пром. получения витамина С, кора — источник дубильных веществ. Е. декоративны, особенно «голубые» формы Е. канадской (*P. canadensis*), широко применяющиеся в озеленении. Е. Глена (*P. glehnii*), растущая на Ю. Сахалина, южных Курильских о-вах и в Японии, — в Красной книге СССР. См. рис. 4 в табл. 12.

ЕЛЬЦЫ́ (*Leuciscus*), род пресноводных и проходных рыб сем. карповых. Дл. от 11 до 80 см, масса от 200 г до 8 кг. Анальный плавник короткий, слабовыемчатый. Обитают в небольших реках и проточных озёрах Евразии и Сев. Америки. Ок. 10 видов (в т. ч. голавль и язь), много подвидов. Обычный пресноводный вид — Е. обыкновенный (*L. leuciscus*), дл. до 20 (редко до 30) см, масса до 200 (редко до 400) г. Обитает в реках и озёрах Европ. части СССР; в реках Сибири, басс. Аральского м. и в водоёмах Ср. Азии образует подвиды. Стайная рыба. Половая зрелость к 2—4 годам. Нерест в апреле. Икру откладывает на растения и гальку. Плодовитость ок. 17 тыс. икринок. Молодь питается зоопланктоном и водорослями, взрослые — зообентосом, растениями, насекомыми, попавшими в воду. Объект спорт. лова.

ЕНОТОВИ́ДНАЯ СОБА́КА, уссурийский енот (*Nyctereutes procyonoides*), млекопитающее сем. волчьих. Единств. вид рода. Дл. тела до 80 см, хвоста до 25 см. Окраска грязновато-буровато-серая с черноватым оттенком. Естеств. ареал — Юго-Вост. Азия; в



СССР — Приамурье и Уссурийский край; акклиматизирована (с 1929) в ряде мест и широко расселилась в Европ. части СССР, проникла в нек-рые страны Европы. Предпочитает сырые, болотистые места. Пары образуются на один сезон. Детёнышей (обычно 6—8 в помёте, иногда до 16) рождает в норе, расщелинах скал и т. п. Питается животной и растит. пищей. В сев. частях ареала впадает в зимний сон (единств. случай в семействе). Объект пушного промысла; в СССР в 1960—70 ежегодно заготавливалось 34,7—78,4 тыс. шкурок. В нек-рых странах Европы Е. с. разводят на фермах (с 70-х гг. 20 в.).

ЕНО́ТОВЫЕ (Procyonidae), семейство хищных. Внешне неуклюжие животные. Конечности короткие, стопоходящие или полустопоходящие, пятипалые. Когти невтяжные или полувтяжные. Мех густой и пушистый (в т. ч. и на хвосте). Хвост длинный (лишь у большой панды короткий), у большинства — с тёмными кольцами, у кинкажу — хватательный. 15

Енотовые: 1 — североамериканский какомицли (*Bassariscus astutus*); 2 — обыкновенная носуха (*Nasua nasua*); 3 — кинкажу (*Potos flavus*); 4 — енот-полоскун (*Procyon lotor*); 5 — большая панда (*Ailuropoda melanoleuca*).

видов, 8 родов: какомицли, еноты, носухи, олинго, кинкажу, малые панды, большие панды (в трёх последних — по 1 виду) и др. 2 последних рода иногда включают в сем. медвежьих. Обитают в Сев. (исключая сев. часть), Центр. и Юж. Америке, лишь 2 рода — в Юго-Вост. и Центр. Азии. В нек-рых странах Европы и в СССР акклиматизирован енот-полоскун. Активны ночью (кроме носух). Преим. наземные животные. В помёте 1—8, чаще 2—4 детёныша. Большинство всеядны. Нек-рые Е. — объект пушного промысла. Большая панда — в Красной книге МСОП.

ЕНО́ТЫ (*Procyon*), род енотовых. Дл. тела 41—60 см, хвоста 20—40 см. Туловище и конечности короткие, голова широкая, мордочка заострённая. Уши и глаза большие. Мех густой, длинный. 2 вида (иногда в роде выделяют до 7 видов, из них — 5 островных). Е.-ракоед (*P. cancrivorus*) распространён в Центр. (на Ю.) и Юж. Америке, Е. полоскун (*P. lotor*) — в Сев. (до Ю. Канады) и Центр. Америке. Акклиматизированы в ряде стран Европы и в СССР (наиболее удачно в Азербайджане и Белоруссии, а также в Ср. Азии и на Д. Востоке). Обитают в смешанных лесах, иногда поблизости от жилья. В сев. части ареала впадают в зимний сон. Линяют раз в год. Детёнышей в помёте 2—8. Роют норы, иногда поселяются в дуплах. Ценный объект пушного промысла. См. рис. 4 при ст. *Енотовые*.

ЁРНИК, ерник, приполярное или высокогорное растит. сообщество с господством карликовых берёз (*Betula nana*, *B. rotundifolia* и др.) и примесью кустарниковых ив. Распространены в юж. частях тундры (тянутся полосой шир. 200—250 км от Кольского п-ова до р. Лена), а также в горах Сибири, выше границы леса. Значит. площади занимают в Канаде и на Аляске.

ЁРШИ́ (*Gymnocephalus*), род речных и озёрных рыб сем. окунёвых. Дл. 10—30 см, масса от 20 до 200 г. Колючая и мягкая части спинного плавника слиты вместе. На голове большие полости сенсорных каналов. Зубы щетинковидные. 4 вида, в пресных водоёмах Евразии (на В. — до Колымы), кроме Крайнего Севера, Кавказа, Крыма, Ср. Азии и басс. Тихого ок.; в СССР — 3 вида: обыкновенный Ё. (*G. cernua*), полосатый Ё. (*G. schraetser*) и бирючок (*G. acerina*). Половая зрелость на 2—3 м году жизни. Нерест с апреля по июнь. Плодовитость обыкновенного Е. до 45 тыс. икринок. Питаясь бентосом, икрой и молодью рыб, отрицательно влияет на условия откорма леща и др. промысловых рыб (конкурент в питании).

ЕСТЕ́СТВЕННЫЙ ОТБО́Р, основной движущий фактор эволюции организмов. Учение о Е. о. создано Ч. Дарвином (1858—59). Независимо от Дарвина к идее Е. о. пришёл А. Уоллес (1858). По Дарвину, Е. о. — результат *борьбы за существование*; выражается в преимуществ. выживании и оставлении потомства наиболее приспособленными особями каждого вида организмов и гибели менее приспособленных. Необходимая предпосылка для действия Е. о. — наследств. изменчивость организмов, его непосредств. результат — формирование приспособлений организмов к конкретным условиям внеш. среды. Следствия Е. о. — увеличение разнообразия форм организмов, последовательное усложнение организации в ходе прогрессивной эволюции; вымирание менее приспособленных видов. Дарвиновская концепция Е. о. получила дальнейшее развитие в работах С. С. Четверикова, Р. Фишера, С. Райта, И. И. Шмальгаузена, Дж. Холдейна, Ф. Г. Добржанского и др. Генетич. сущность Е. о. заключается в дифференцированном (неслучайном) сохранении в популяции определ. генотипов и избирательном участии их в передаче генов следующему поколению. Е. о. воздействует не на отдельный фенотипич. признак (и не на отдельный ген), а на определ.

фенотип (живой организм со всей совокупностью его признаков), сформированный в результате взаимодействия генотипа (имеющего характерную норму реакции) с факторами окружающей среды. Е. о. представляет собой вероятностный процесс. Непосредственно он не является причиной изменчивости организмов, однако может воздействовать на частоту и преобладающие направления мутаций, оказывая определяющее влияние на темпы и направления эволюц. процесса (творческая роль Е. о.). Степень воздействия Е. о. на популяции организмов наз. интенсивностью давления Е. о. Действие Е. о. отчётливо обнаруживается лишь в достаточно больших популяциях (сотни и более особей), т. к. по мере сокращения их численности возрастает роль случайных факторов, уменьшающих его эффективность. Отбор может воздействовать не только на отдельные организмы (индивидуальный отбор), но и на целые группировки (т. н. групповой отбор), при этом он может благоприятствовать сохранению таких признаков отдельных особей, к-рые полезны не самим их обладателям, а группе в целом. У высших животных так формируются т. н. альтруистические признаки, напр. крики тревоги у птиц, к-рыми данная особь обнаруживает себя, но сообщает об опасности др. особям своего вида. Е.о. в природе действует в различных направлениях и соответственно приводит к разным результатам. Поэтому принято различать неск. форм Е. о., в т. ч. *движущий отбор*, *дизруптивный отбор*, *стабилизирующий отбор*. Частный случай Е. о. — *половой отбор*. Отказ от признания Е. о. в качестве главного движущего фактора эволюции характерен для разл. концепций *антидарвинизма*. Ср. *Искусственный отбор*.

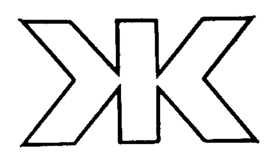
● Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, Соч., т. 3, М.—Л., 1939; Шмальгаузен И. И., Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора, 2 изд., М., 1968; Шеппард Ф. М., Естественный отбор и наследственность, пер. с англ., М., 1970; Мозелов А. П., Философские проблемы теории естественного отбора, Л., 1983.

ЕХИ́ДНОВЫЕ (Tachyglossidae), семейство однопроходных. В верхнем эоцене отделились от древних утконосов. Тело покрыто иглами и грубыми волосами. Голова с цилиндрич. «клювом». Передние конечности с мощными когтями. Язык червеобразный, дл. до 25 см. У самок на время размножения образуется выводковая сумка, в к-рой имеются два млечных поля. Дл. тела до 80 см. 2 рода — ехидны и проехидны. У ехидн (*Tachyglossus*) дл. тела ок. 50 см, хвост еле заметен.

Ехидна (самка) с брюшной стороны: видна открывающаяся вперёд сумка.

«Клюв» в половину длины тела. Ушных раковин нет. 2 вида, в Тасмании, Австралии, Нов. Гвинее. Обитают в лесах, на скалах, песчаных равнинах. Питаются беспозвоночными. Раз в год откладывают 1—2 яйца, к-рые вынашивают в сумке.

ЕХИ́ДНЫ (*Pseudechis*), род змей сем. аспидовых. Дл. до 2 м. 4 вида, в Вост. и Юж. Австралии и Нов. Гвинее. Ведут наземный, часто околоводный образ жизни, хорошо плавают и ныряют. Питаются гл. обр. земноводными и пресмыкающимися. Яйцеживородящие. Наиболее известна ядовитая чёрная Е. (*P. porphyriacus*).



ЖА́БЕРНЫЕ ДУ́ГИ (arcus branchiales), часть висцерального черепа позвоночных, хрящевые или костные образования, развивающиеся в стенке глотки между глоточными карманами. У круглоротых Ж. д. цельные, соединяются продольными перекладинами в жаберную корзинку, расположенную кнаружи от жаберных мешков. У рыб может быть от 3 до 7 Ж. д., каждая из к-рых первично разделена на 4 подвижно соединяющихся отдела и помещается между жаберными щелями, на её наруж. стороне развиваются жабры. У наземных позвоночных Ж. д. частично редуцируются, частично входят в состав скелета гортани, трахеи и подъязычного аппарата.

ЖА́БЕРНЫЕ МЕШКИ́ (sacci branchiales), парные мешковидные органы дыхания круглоротых, развивающиеся из глоточных карманов. На внутр. стороне Ж. м. находятся жаберные лепестки энтодермального происхождения. Ж. м. открываются непосредственно наружу (миноги) или в общий жаберный канал (миксины), а внутр. отверстиями сообщаются с глоткой (миксины) или с обособившейся от неё дыхат. трубкой (миноги).

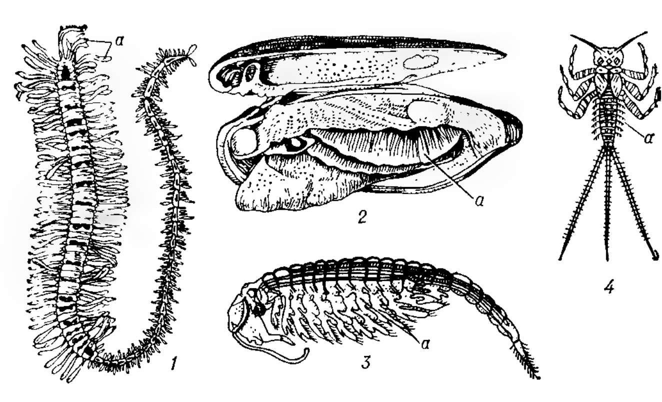
ЖА́БРИЦА (*Seseli*), род растений сем. зонтичных. Дву- и многолетние травы. Ок. 100 видов, от Европы до Центр. Азии; в СССР — ок. 70 видов, преим. в юж. р-нах. Размножаются семенами. В лесной и лесостепной зонах Евразии обычна Ж. порезниковая (*S. libanotis*), часто растущая на лугах. Плоды содержат эфирные масла, листья и соцветия — кумарины. Ж. густоцветковая (*S. condensatum*), встречающаяся на сыроватых лугах, в разрежённых лесах и альпийском поясе гор Сибири и Д. Востока, — лекарств. растение. Из рода Ж. нередко выделяют род порезник (*Libanotis*). Ж. синеголовниковая (*S. erygnioides*) и Ж. скальная (*S. saxicolum*) — в Красной книге СССР.

ЖАБРОДЫ́ШАЩИЕ, диантенняты (Branchiata, Diantennata), подтип членистоногих, включающий 1 класс — ракообразных. Первичноводные животные, а также нек-рые группы наземных, предки к-рых вели водный образ жизни. Дышат обычно жабрами (отсюда назв.), как правило, это выросты конечностей (эпиподиты) или видоизменённые конечности. У нек-рых видов жабры отсутствуют и дыхание осуществляется поверхностью тела. Нек-рые Ж., перешедшие к жизни на суше (мокрицы), имеют своеобразные трахеи. Характерны 2 пары головных усиков — антеннулы и антенны (отсюда 2-е назв.).

ЖАБРОНО́ГИЕ (Branchiopoda), подкласс наиболее примитивных ракообразных. Известны с кембрия. Голова (протоцефалон) не сливается с грудными сегментами. Имеются фасеточные глаза и науплиальный глазок. Листовидные грудные конечности служат для плавания, дыхания и направления пищи ко рту. Лишённое ног брюшко оканчивается вилочкой. Ок. 740 видов. Обитают преим. в пресных водах, мор. виды немногочисленны и происходят от пресноводных. Развитие с метаморфозом (личинки — науплиус, метанауплиус). 2 отряда: листоногие и жаброноги (Anostraca). У последних тело удлинённое, дл. от 5 мм до 3 см, иногда до 10 см. Карапакс отсутствует. Грудные сегменты (11, реже 17—19) обычно несут по паре ножек. Ок. 180 видов, распространены широко, обитают в пресных водах (в т. ч. во временных водоёмах), лишь артемия живёт в лиманах и солёных озёрах. Ж.— фильтраторы, питаются микроскопич. водорослями, детритом. Яйца большинства Ж. поступают в яйцевой мешок, а затем вымётываются в воду, опускаются на дно, где и происходит их развитие; они переносят практически полное высыхание в течение длит. времени и резкие колебания темп-ры; могут разноситься ветром. См. рис. 1 при ст. *Ракообразные*.

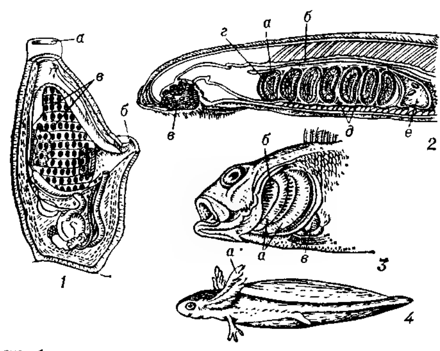
ЖА́БРЫ (branchiae), органы газообмена водных животных. Представляют разнообразные по происхождению, строению и положению выросты тела с хорошо развитой сетью кровеносных (или лимфатич.) сосудов, через тонкие стенки к-рых из циркулирующей в них крови или полостной жидкости выделяется в окружающую среду CO_2 и поглощается из неё O_2. Примитивные Ж. имеются у кольчатых червей на параподиях (у свободноподвижных форм) или на головном конце тела (у живущих в трубках). У большинства высших ракообразных расположены на верх. отделах грудных ног или на боковых стенках тела. У водных личинок насекомых т. н. трахейные Ж.— тонкостенные выросты на разл. частях тела, в к-рые заходит густая сеть слепо заканчивающихся трахей. Ж. моллюсков — ктенидии, но бывают (у заднежаберных) и иного типа. Из иглокожих Ж. есть у морских ежей и морских звёзд.

У всех первичноводных хордовых животных в глотке имеются ряды парных отверстий, т. н. жаберные щели, открывающиеся наружу непосредственно или через околожаберную полость. У кишечнодышащих, оболочников и бесчерепных газообмен осуществляется при прохождении воды через жаберные щели, в перегородках между к-рыми расположены кровеносные сосуды, у круглоротых — через жаберные мешки. У рыб жаберные щели разделены жаберными ду-



Дышащие жабрами беспозвоночные: *1* — многощетинковый червь; *2* — моллюск перловица с приоткрытой раковиной и частично удалённой складкой мантии; *3* — жаброногий рачок бранхипус (из листоногих); *4* — личинка подёнки; *а* — жабры.

гами, от к-рых у хрящевых рыб отходят жаберные перегородки, несущие снабжённые многочисл. капиллярами эктодермальные жаберные лепестки. У нек-рых хрящевых и костных рыб жаберные лепестки располагаются в два ряда на наруж. стороне жаберных дуг, свисая в жаберную полость, снаружи прикрытую кожной складкой, укреплённой костями,— жаберной крышкой. Открывание и закрывание жаберной крышки одновременно с открыванием и закрыванием рта регулируют ско-

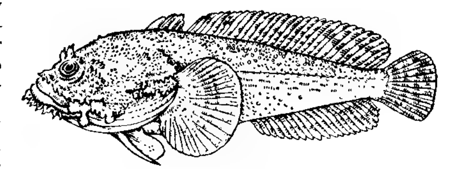


Жабры хордовых животных: *1* — асцидия, схематично (*а* — ротовой сифон, *б* — клоакальный сифон, *в* — жаберные щели); *2* — минога, продольный разрез (*а* — жаберный мешок, *б* — кишка, *в* — рот, *г* — отверстие жаберного мешка в дыхательную трубку, *д* — межжаберные перегородки, *е* — сердце); *3* — окунь, голова с удалённой жаберной крышкой (*а* - жабры, *б* — жаберные тычинки, *в* — сердце); *4* — личинка гребенчатого тритона, *а* — наружные жабры.

рость тока воды через Ж. и ритм дыхания. Респираторная поверхность Ж. значительно увеличена за счёт тончайших складок на поверхности жаберных лепестков. У рыб эффективность газообмена повышена также благодаря принципу противотока: кровь в капиллярах жаберных лепестков движется навстречу току воды, контактируя со всё более богатой кислородом водой, что обеспечивает её эффективное насыщение. У активно плавающих рыб поверхность Ж. значительно больше, чем у малоподвижных. У земноводных Ж.— личиночные органы дыхания. Наружные Ж. (без жаберных крышек) характерны для личинок рыб (многопёрообразные), личинок и неотенич. форм ископаемых и совр. земноводных. У личинок бесхвостых земноводных развиваются, кроме того, и своеобразные внутр. Ж. Наряду с газообменом Ж. играют важную роль в обеспечении водно-солевого обмена: поглощают и выделяют воду и ионы солей, выделяют аммиак и мочевину.

ЖА́БЫ (Bufonidae), семейство бесхвостых земноводных. Дл. от 2 до 25 см. Зубы у большинства полностью или частично редуцированы. Туловище обычно широкое, грузное, конечности короткие. Конечные фаланги пальцев простые, без дисков. 21 род, св. 300 видов, на всех материках, кроме Антарктиды. Наиб. примитивны живородящие Ж. (род *Nectophrynoides*), обитающие в тропич. Африке. Ок. 200 видов относят к широко распространённому роду собственно Ж. (*Bufo*). Зрачок у них горизонтальный, пальцы задних конечностей частично связаны плавательной перепонкой, позади глаз — крупные околоушные ядовитые железы (паротиды), а по всей спине — мелкие. В СССР — 4 вида. Широко распространены обыкновенная, или серая, Ж. (*B. bufo*), дл. 20 см, обитает в лесной и степной зонах, и зелёная Ж. (*B. viridis*), дл. до 14 см, живущая в степях, лесах, горах (на выс. до 4500 м) и в пустынях. Камышовая Ж. (*B. calamita*), дл. до 8 см, обитает в Прибалтике, Белоруссии и на Украине, редка. Ж. преим. наземные животные. Прыгают и плавают обычно плохо, передвигаются медленно, часто зарываются в землю. Ведут сумеречный образ жизни. Питаются гл. обр. беспозвоночными. Зимуют на суше. Большинство размножается в водоёмах, нек-рые на суше. Самка откладывает от 1200 до 7000 яиц. Истребляют насекомых, вредящих садовым и огородным культурам. Яд южноамер. Ж. ага (*B. marinus*) используется аборигенами для нанесения на наконечники стрел. 6 видов Ж. в Красной книге МСОП, камышовая Ж. в Красной книге СССР. См. рис. 14—16 в табл. 41.

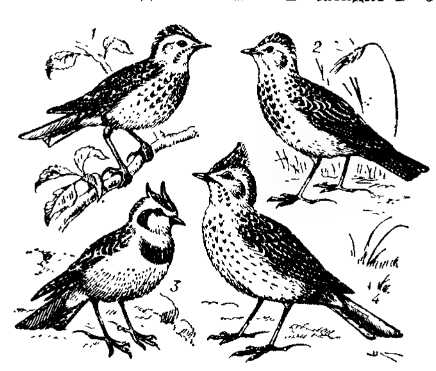
ЖА́БЫ-РЫ́БЫ (Batrachoididae), семейство морских рыб отряда батрахообразных. Дл. 20—57 см, тело голое или покрыто мелкой чешуёй, голова уплощённая.



Жаба-рыба (*Opsanus tau*).

1-й спинной плавник короткий. 10 родов, более 40 видов, в тропич. и умеренно-тёплых прибрежных водах всех океанов, иногда заходят в устья рек. Обитают на илистом и песчаном дне, нек-рые зарываются в грунт. Питаются моллюсками и ракообразными. Издают звуки (скрежет, гудки, ворчание) с помощью видоизменённого плават. пузыря. Нек-рые имеют ядовитые железы у основания шипов спинного плавника и жаберной крышки. У рыб-мичманов (*Porichthys*) есть многочисл. бляшкообразные светящиеся органы, расположенные на боку и на брюхе продольными рядами. Объект местного промысла в Юж. Америке и Юго-Вост. Азии.

ЖА́ВОРОНКОВЫЕ (Alaudidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 12—23 см. Крылья длинные. Окраска оперения, как правило, хорошо маскирует птиц на земле. Для самцов многих видов Ж. характерен трепещущий полёт с песней над гнездовой территорией. Распространены широко, кроме Антарктиды. 15 родов, 75 видов (в Юж. Америке — 1 вид, в Австралии — 2). В СССР — 7 родов, 14 видов: юла, полевой (*Alauda arvensis*), степной (*Melanocorypha calandra*), хохлатый (*Galerida cristata*), рогатый (*Eremophila alpestris*), пустынный (*Ammomanes deserti*), эндемичные для СССР чёрный (*M. yeltoniensis*) и белокрылый (*M. leucoptera*) жаворонки и др. Ж.— наземные птицы, обитатели полярной и горной тундры, полей и в особенности степей и пустынь. Многие виды перелётные. Вне гнездового времени держатся стаями. Гнёзда на земле. В кладке 2—6



Жаворонки: *1* — юла (*Lullula arborea*); *2* — полевой; *3* — рогатый; *4* — хохлатый.

яиц. Насиживает в осн. самка. Птенцы покрыты густым пухом, особенно на спине. Питаются насекомыми, семенами. В ряде стран Зап. Европы зимующие полевые Ж.— объект промысла. 1 вид в Красной книге МСОП.

ЖА́ЖДА, общее чувство, развивающееся при обеднении организма водой или при изменении нормального соотношения между водой и минеральными, а также органич. веществами крови. Возникает при повышении осмотич. и онкотич. давления крови и спинномозговой жидкости при увеличении концентрации в них ионов натрия. При уменьшении количества жидкости в организме происходит возбуждение *питьевого центра* в головном мозге, что вызывает нервно-гуморальные реакции, направленные на сохранение водных ресурсов, а также реакции поведенческого характера, связанные с поисками и поглощением воды. См. также *Водно-солевой обмен*.

ЖАКАРА́НДА, якаранда (*Jacaranda*), род растений сем. бигнониевых порядка норичниковых. 40—50 видов деревьев и кустарников, в тропиках Зап. полушария. Ж. бразильская (*J. brasiliana*) и Ж. туполистная (*J. obtusifolia*) дают ценную древесину (палисандровое дерево). Нек-рые виды Ж. культивируют как декоративные. Южно-

американские древесные растения, преим. виды родов дальбергия (*Dalbergia*) и махериум (*Machaerium*) из сем. бобовых, дающие ценную древесину, также наз. Ж.

ЖАКО́, серый попугай (*Psittacus erithacus*), птица отр. попугаеобразных. Дл. в среднем 35 см. Оперение серое, хвост красный. Распространён в тропич. лесах Зап. Африки. Ж. часто держат в клетках за способность подражать человеческой речи и др. звукам (самцы обучаются легче, чем самки). В неволе Ж. может жить до 80 лет, но размножается редко. См. рис. 18 в табл. 47.

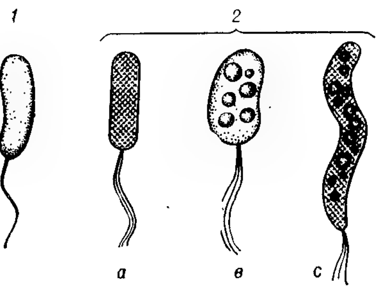
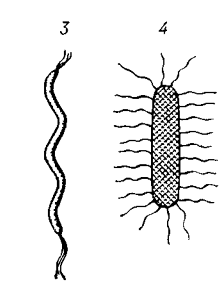
ЖА́ЛО (aculeus), колющая часть жалящего аппарата самок жалящих перепончатокрылых. Ж.— видоизменённый яйцеклад, утративший функцию откладки яиц и служащий для защиты и нападения. В покое Ж. лежит внутри концевого сегмента брюшка, при необходимости выдвигается наружу. При этом между нижними и средней створками Ж. образуется канал, по к-рому в ранку врага или жертвы нагнетается ядовитая жидкость, продуцируемая железой, находящейся в брюшке насекомого. У медоносной пчелы края створок Ж. зазубрены, и при ужалении крупного животного или человека пчела не в состоянии вытащить Ж. и погибает. У скорпионов Ж.— игла с внутр. протоком ядовитой железы, расположенной в последнем членике заднебрюшия. Ж. иногда ошибочно наз. язык змей.

ЖА́ЛЯЩИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫ́ЛЫЕ, группа надсемейств насекомых (осы, пчёлы, муравьи) подотряда стебельчатобрюхих. Имеют яйцеклад, преобразованный в жало. Нек-рые систематики выделяют Ж. п. в особый подотряд (Aculeata). В отличие от большинства паразитич. перепончатокрылых у Ж. п. яйцо во время его откладки выводится наружу из основания яйцеклада, канал к-рого служит лишь для проведения яда. Жало используется для укола и варализации добычи или (у общественных перепончатокрылых) для защиты гнезда. Большинство Ж. п. строит гнёзда, в к-рых выкармливает своих личинок др. насекомыми или нектаром и пыльцой цветков. См. рис. 8—23 в табл. 25.

ЖАСМИ́Н, 1) жасмин садовый, чубушник (*Philadelphus*), род листопадных кустарников сем. гидрангиевых порядка камнеломковых. Листья супротивные, цельные. Цветки 4-членные, белые или кремоватые, протандричные, часто с сильным запахом, в конечных кистях. Опыляются пчёлами и др. насекомыми, возможно самоопыление. 75 видов, в умеренном поясе Евразии и Сев. Америки; в СССР 3—4 вида, на Кавказе и Д. Востоке, в подлеске широколиств. и смешанных лесов, по склонам среди кустарников. Широко разводят как декоративные чубушник крупноцветковый (*P. grandiflorus*), родом из Сев. Америки, реже чубушник душистый (*P. coronarius*), родом из Юж. Европы. Прямые толстые побеги идут на чубуки (отсюда назв.). 2) Ж. настоящий (*Jasminum*), род листопадных или вечнозелёных кустарников или лиан сем. маслиновых. Листья непарноперистые или тройчатые, реже простые. Цветки белые, жёлтые или красноватые, душистые, одиночные, в щитках или полузонтиках. Размножаются семенами, корневыми отпрысками, в культуре — черенками и отводками. Ок. 300 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках Вост. и Юж. Азии, Африки, Австралии; по одному виду в Юж. Европе и Юж. Америке (Перу). В СССР — 3 вида, в Крыму, на Кавказе и в Ср. Азии. Ж. отвороченный (*J. revolutum*) — исчезающий вид (встречается на Дарвазском хр.), и Ж. лекарственный (*J. officinale*), растущий на Кавказе,— в Красной книге СССР. Из цветков Ж. крупноцветкового (*J. grandiflorum*), родом с Гималаев, Ж. пахучего (*J. odoratissimum*) получают эфирное масло. Цветки используют для ароматизации чая. Вечнозелёная лиана — Ж. индийский (*J. sambac*) — комнатное растение. Виды Ж. широко культивируются как эфирномасличные и декор. растения.

ЖВА́ЧНЫЕ (Ruminantia), подотряд парнокопытных. Известны с верхнего эоцена; происходят от примитивных оленьков. Большей частью стройные, высоконогие животные, с четырьмя, реже двумя пальцами с копытами. Верх. резцов нет; вместо них плотный мозолистый валик. Коренные зубы имеют лунчатое строение, способствующее перетиранию грубых кормов. Желудок из четырёх отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга (у оленьковых книжка отсутствует). Растительноядные. Пища из рубца отрыгивается в рот и вторично пережёвывается. 15 сем., в т. ч. 5 современных: оленьковые, оленевые, жирафовые, вилорогие (единств. вид — вилорог) и полорогие (иногда из сем. оленевых выделяют сем. кабарожьих с единств. видом кабарга); 255 родов, в т. ч. 76 совр., ок. 130 видов. Распространены широко; отсутствуют в Австралии и на Мадагаскаре.

ЖГУ́ТИК (flagella), органелла движения у бактерий, ряда простейших (класс жгутиконосцев), зооспор и сперматозоидов). В клетке бывает 1—4 Ж., редко более. Жгутик эукариотной клетки — вырост толщиной ок. 0,25 мкм и дл. до 150 мкм, одетый плазматич. мембраной. Внутри находится аксонема — цилиндр, стенка к-рого построена из 9 пар микротрубочек, связанных между собой «ручками». В центре аксонемы располагаются 2 (реже 1, 3 или более) микротрубочки (т. н. структура 9 + 2). В основании Ж. лежат два взаимно перпендикулярных базальных тельца. Движутся Ж., в отличие от ресничек, волнообразно или воронкообразно, за счёт скольжения микротрубочек соседних пар относительно друг друга при помощи «ручек», используя энергию АТФ. У нек-рых многоклеточных Ж. создают циркуляцию внутр. среды.

Жгутики бактерий: 1 — монополярный монотрих (*Vibrio*); 2 — монополярные политрихи: а — *Pseudomonas*, в — *Chromatium*, с — *Thiospirillum*; 3 — биполярный политрих (*Spirillum*); 4 — перитрих (*Proteus*).

Ж. бактерий отличаются от Ж. эукариот меньшим диам. (10—60 нм), не окружены питоплазматич. мембраной. У основания Ж. расположены крючок и парные диски, соединяющие их с питоплазматич. мембраной и клеточной стенкой (Ж. грамположительных бактерий имеют одну пару дисков, а грамотрицательных — две пары). Нить Ж. изогнута и состоит из 3—11 скрученных винтообразно фибрилл. Ж. почти целиком состоят из белка флагеллина, не обладают АТФазной активностью, не способны изгибаться. Движутся, вращаясь в мембране. Источником энергии движения служит электрохимич. градиент ионов водорода на бактериальной мембране. Обладают антигенными свойствами. Бактерии могут иметь один Ж. (монотрихи), пучок Ж.— политрихи (монополярный пучок — лофотрихи, биполярный — амфитрихи) и Ж. по всей поверхности клетки (перитрихи).

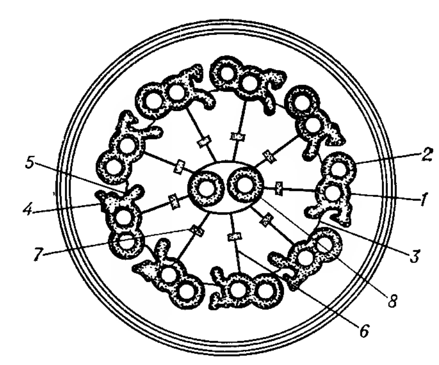


Схема поперечного сечения (ультраструктура) жгутика и ресничка: 1 и 2 — микротрубочки; 3 — соединение между сдвоенными микротрубочками; 4 и 5 — наружная и внутренняя «ручки»; 6 — «спица»; 7 — утолщение на «спице», соответствующее поперечному срезу продольных филаментов.

● Каппуччинелли П., Подвижность живых клеток, пер. с англ., М., 1982.

ЖГУТИКОНО́СЦЫ, жгутиковые (*Mastigophora*), подтип простейших типа саркомастигофор (*Sarcomastigophora*), по др. системе — класс типа простейших, имеющих жгутики. В ископаемом состоянии известны только планктонные Ж. сем. Silicoflagellidae с кремнёвым скелетом. 2 класса (подкласса) — фитомастигины (растит. Ж., включаемые также в царство растений) и зоомастигины, или животные Ж.; 13 отрядов, св. 7000 видов. Форма веретенообразная, яйцевидная, цилиндрическая, шаровидная и др. Размеры от 2—5 мкм (лейшмании) до 1 мм (нек-рые опалины). Жгутиков от одного до нескольких тысяч (в последнем случае они покрывают всё тело); длина их от нескольких до десятков мкм. У нек-рых Ж. (кинетопластиды) у основания жгутика расположен кинетопласт — ДНК-содержащий органоид митохондриального происхождения. Сократительные вакуоли у большинства морских и у всех паразитич. видов отсутствуют. Клеточное ядро, как правило, одно; есть двуядерные (лямблии) и многоядерные (опалины) Ж. Размножение обычно бесполое (продольное деление надвое в свободноподвижном состоянии или в цистах). При незавершённом бесполом размножении (делящиеся особи не расходятся) возни-

кают колонии. Половой процесс (не у всех отр. Ж.) протекает по типу копуляции (сингамии) гамет — от примитивных форм изогамии до разл. форм гетерогамии. Свободноживущие Ж. (ок. 5100 видов) широко распространены гл. обр. в пресных, а также в мор. водоёмах и частично в почве. Играют важную роль (особенно планктонные формы) в круговороте веществ в природе. Мн. Ж. служат биол. индикаторами загрязнённости вод. Ряд Ж. (трипаносомы, лейшмании и др.) — паразиты животных и человека. На основе паразитизма возникли тесные симбиотич. отношения Ж. с др. животными (напр., у оксимонадид и гипермастигид с термитами и тараканами).

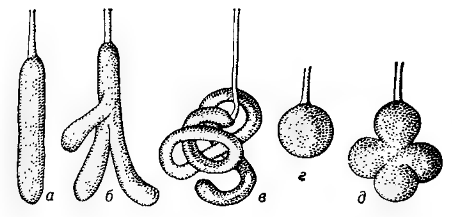
● Серавин Л. Н., Макросистема жгутиконосцев, в кв.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., 1980.

ЖЕЛАТИ́Н, желатина, студнеобразующее вещество, продукт денатурации коллагена. Получают вывариванием костей, хрящей, сухожилий. Применяют в пищ. пром-сти, в микробиологии (как питат. среду), в фармации, для приготовления фотоэмульсий, проклейки высших сортов бумаги, красок и т. п.

ЖЕЛЕ́ЗНОЕ ДЕ́РЕВО, виды (ок. 100) деревьев из разных семейств с необычайно твёрдой и тяжёлой древесиной. Большинство из них — обитатели тропиков, напр. амер. гваяковое, или бакаутовое, дерево (*Guaiacum officinale*) сем. парнолистниковых, индийское Ж. д. (*Mesua ferrea*) сем. зверобойных, афр. аргания колючая (*Argania spinosa*) сем. сапотовых; в СССР — парротия.

ЖЕЛЕЗОБАКТЕ́РИИ, микроорганизмы, способные отлагать окисное железо на поверхности клетки. Процесс отложения не обязательно связан с окислением Fe(II) (иногда это разрушение органич. комплекса); окисление железа — источник энергии только для нек-рых бактерий, растущих в очень кислой среде. Ж.— органотрофные организмы разного таксономич. положения. Нитчатые Ж. *Leptothrix*, *Sphaerotilus* вместе с *Gallionella* участвуют в образовании болотных руд, засоряют водотоки, нарушают водоснабжение. Развиваются обычно на границе окисленной и восстановленной зон в водоёмах и затопленных почвах. Отложение железа этими Ж. рассматривается как побочный процесс разложения перекиси, образуемой при органотрофном обмене. *Thiobacillus ferrooxidans*, *Leptospira ferrooxidans*, окисляющие железо в кислой среде, используют энергию окисления Fe (II) для автотрофной ассимиляции CO_2. Благодаря способности разлагать сульфидные минералы они используются при выщелачивании руд (бактериальная гидрометаллургия). Некоторые Ж., напр. *Metallogenium*, отлагают также окислы марганца.

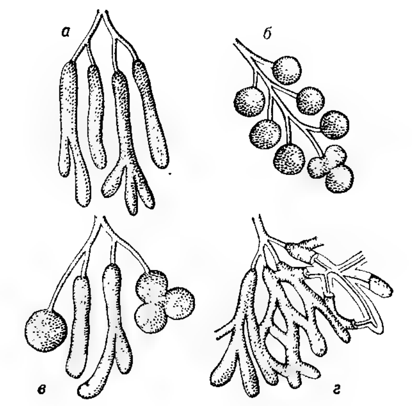
ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae), органы животных и человека, вырабатывающие и выделяющие специфич. вещества, участвующие в физиол. отправлениях организма. Экзокринные Ж., или Ж. внешней секреции (потовые, слюнные, молочные Ж., восковые Ж. насекомых и др.), выделяют свои продукты — секреты — на поверхность тела или слизистых оболочек через выводные протоки. *Эндокринные железы*, или Ж. внутренней секреции, не имеют выводных протоков и вырабатываемые ими продукты (инкреты, или *гормоны*) выделяются в кровь или лимфу. Нек-рые Ж.



Типы простых желёз: *а* — трубчатая; *б* — трубчатая с разветвлённым аденомером; *в* — трубчатая клубочковая; *г* — альвеолярная; *д* — альвеолярная с разветвлённым аденомером.

(почки, потовые Ж., отчасти слёзные Ж.) избирательно поглощают из крови находящиеся в ней конечные продукты обмена, концентрируют их и выделяют наружу, предотвращая тем самым отравление организма; выделяемые ими вещества наз. экскретами. Часто секретами наз. продукты всех Ж. независимо от их физиол. значения. Секреты мн. Ж. (напр., околоушной, поджелудочной) по своей химич. природе относятся к белкам; растворяясь в воде, они выделяются в виде серозных жидкостей. Такие Ж. часто наз. белковыми, или серозными. Др. группу составляют слизистые Ж. (напр., Ж. пищевода, матки), продуцирующие муцины и мукоиды (вещества из группы гликопротеидов). Нек-рые Ж., т. н. гетерокринные, вырабатывают одновременно и белковый, и слизистый секреты. Ж., клетки к-рых по завершении секреторного цикла разрушаются, наз. голокриновыми; Ж., функционирующие многократно,— мерокриновыми. Экзокринные Ж. и большинство эндокринных Ж. развиваются как производные эпителиальных тканей.

По форме (удлинённой или округлой) концевого (секреторного) отдела — аденомера — Ж. делят на трубчатые и альвеолярные (шаровидные аденомеры часто наз. ацинусами). Ж., состоя-



Типы сложных желёз: *а* — трубчатая; *б* — альвеолярная; *в* — трубчато-альвеолярная; *г* — сетчатая.

щие из одного аденомера (в т. ч. иногда разветвлённого) и неветвящегося выводного протока, наз. простыми (трубчатыми или альвеолярными), напр. фундальные и пилорич. Ж. желудка. Ж., состоящие из множества аденомеров, секрет к-рых по многочисл. ответвлениям сливается в общий выводной проток, наз. сложными. По форме аденомеров сложные Ж. могут быть трубчатыми (напр., слюнная подъязычная Ж.) и альвеолярными (напр., поджелудочная Ж., околоушная Ж.). Иногда в одной и той же сложной Ж. имеются аденомеры трубчатой и альвеолярной форм (напр., слюнная подчелюстная Ж.). Изредка трубчатые аденомеры, разветвляясь, соединяются между собой в рыхлую сеть, и Ж. становится сложной сетчатой (напр., печень, передняя доля гипофиза).

ЖЁЛТОЕ ПЯТНО́ (macula lutea), область макс. концентрации фоторецепторов и наивысшей остроты зрения в сетчатке позвоночных. Содержит жёлтые пигменты — каротиноиды (отсюда назв.). Расположено в центре глазного дна по линии прохождения оптич. оси или смещено к виску. В центре Ж. п. находится центральная ямка (fovea), в к-рой у большинства животных и человека расположены только колбочки, а у нек-рых глубоководных рыб с телескопич. глазами — только палочки. У птиц с острым зрением может быть до трёх центр. ямок. У ночных животных с сумеречным зрением центр. ямки нет. Ж. п. выражено у животных, способных к бинокулярному зрению. Диам. Ж. п. у человека ок. 1,5 мм, центр. ямки — ок. 0,3 мм.

ЖЁЛТОЕ ТЕ́ЛО (corpus luteum), временная железа внутр. секреции, развивающаяся в яичнике млекопитающих после овуляции и вырабатывающая гормоны (гл. обр. прогестерон). Образуется на месте фолликула (*граафова пузырька*) под действием лютеинизирующего гормона гипофиза. Представляет собой многослойную массу изменённых фолликулярных, т. н. лютеиновых, клеток, в к-рую врастают кровеносные капилляры. Продолжительность функции Ж. т. различна у разных групп животных. У сумчатых оно функционирует во время беременности и в течение всего периода лактации, когда детёныши находятся в выводковой сумке матери. У одних плацентарных Ж. т. функционирует в течение всей беременности, у других — только в первой её половине, обеспечивая имплантацию яйца в матке и сохранение беременности до формирования плаценты. У человека Ж. т. рассасывается после 6 мес беременности. Ж. т. образуется у нек-рых живородящих пресмыкающихся и земноводных. Ж. т. различают и у насекомых, напр. у комаров, имеющих гонадотрофный цикл яйцекладки.

ЖЕЛТОЗЕЛЁНЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Xanthophyta), отдел низших растений. Морфологически разнообразная группа — одно- и многоклеточные, прикреплённые и свободноплавающие, монадные, амёбоидные, коккоидные, нитчатые, пластинчатые, сифональные организмы. Комбинации содержащихся в Ж. в. пигментов (хлорофиллы *а* и *с*, α- и β-каротины, ксантофиллы) определяют их окраску — светло- или тёмно-жёлтую, реже зелёную и голубую. Вегетативное размножение — делением, бесполое — зоо- и апланоспорами (у немногих половой процесс — изогамия). В СССР — ок. 85 родов (в т. ч. трибонема, ботридиум, вошерия и др.), 350 видов. Ж. в.— представители планктона, гл. обр. в пресных водоёмах, реже в морях, поселяются также на влажной почве. Произошли от предков, общих с золотистыми водорослями. Ранее Ж. в. наз. разножгутиковыми водорослями.

● Определитель пресноводных водорослей СССР, в. 5, М.— Л., 1962.

ЖЕЛТО́К, дейтоплазма, резервные вещества, накапливающиеся в яйцах животных и человека в виде гранул (реже образующие сплошную массу) и служащие для питания развивающегося зародыша. В яйцах с малым кол-вом Ж. гранулы распределены в цитоплазме б. или м. равномерно (гомолецитальные, или

изолецитальные яйца); при большом кол-ве Ж. в яйце последний распределён неравномерно (тело- и центролецитальные яйца). Ж. содержит белки, жиры, углеводы, РНК, минер. вещества, осн. его массу составляют липопротеиды и гликопротеиды. Наличие Ж. в яйцах обусловливает их значительно бо́льшие размеры по сравнению со сперматозоидами. Ситез Ж. может быть эндогенным (в яйце) и экзогенным (вне яйца). См. также *Вителлогенез*.

ЖЕЛТОПУ́ЗИК (*Ophisaurus apodus*), ящерица сем. веретеницевых. Тело змеевидное, без конечностей (у самцов есть когтевидные рудименты задних ног). Дл. до 1,2 м (самый крупный вид в семействе). Под чешуёй залегают костные пластинки (остеодермы). Распространён в Юж. Европе и Азии, в СССР — в Крыму, на Кавказе, в Казахстане и Ср. Азии. Обитает гл. обр. в сухих местах, встречается в разрежённых лесах и в садах. Питается беспозвоночными (преим. насекомыми и моллюсками), мелкими позвоночными. Откладывает 8—10 яиц, кладку охраняет.

ЖЕЛТО́ЧНЫЙ МЕШО́К, орган питания, дыхания и кроветворения у зародышей головоногих моллюсков, хрящевых и костистых рыб, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих. Ж. м. возникает на ранних стадиях зародышевого развития обычно путём обрастания желтка энтодермой и висцеральным листком боковых пластинок и представляет собой расширенный вырост среднего отдела первичной кишки. В стенке Ж. м. образуются кровяные клетки и кровеносные сосуды, обеспечивающие перенос питат. веществ к зародышу и его дыхание. С развитием зародыша размеры Ж. м. сокращаются, полость его уменьшается, и он или постепенно втягивается в полость тела и резорбируется, или отторгается. См. рис. при ст. *Зародышевые оболочки*.

ЖЕЛТУ́ШНИК (*Erysimum*), род одно-, дву- или многолетних трав сем. крестоцветных. Плод — стручок. Св. 100 видов, в умеренном поясе Евразии и в Сев. Африке; в СССР — ок. 70 видов, гл. обр. на Кавказе и в Ср. Азии, на сухих горных склонах. У нек-рых видов цветение и плодоношение растянуты, стручки в нижней части соцветия растрескиваются и разбрасывают семена, в то время как верх. цветки ещё только раскрываются. Двулетний Ж. раскидистый, или серый (*E. diffusum*), и однолетний Ж. левкойный (*E. cheiranthoides*) — лекарств. растения. Медоносы. Нек-рые виды разводят как декоративные.

ЖЕЛУ́ДОК (gaster), переднее, следующее за пищеводом расширение пищеварит. трубки, в к-ром осуществляется механич. и химич. обработка пищи. Эти осн. функции нередко приводят к разделению Ж. на 2 камеры: мускульную, или жевательную, и собственно железистую. Ж. как обособленный отдел имеется уже у мн. беспозвоночных. У мн. членистоногих в Ж. происходит перетирание пищи. Среди ракообразных железистый желудок имеют низшие, жевательный — высшие. У паукообразных Ж. представлен первым отделом средней кишки со слепыми придатками. У насекомых хорошо развит жевательный Ж., железистый есть лишь у нек-рых форм. У моллюсков в Ж. открываются пищеварит. железы («печень»). Среди иглокожих Ж. развит у морских лилий, морских звёзд и офиур. Обособленный Ж. имеется у некоторых полухордовых и оболочников. Среди типичных хордовых ланцетник, круглоротые и нек-рые рыбы не имеют обособленного Ж. У акуловых рыб Ж. подковообразно изогнут, в нём различают кардиальную часть, отходящую от пищевода, и пилорическую, переходящую в кишечник; между ними расположено дно желудка. У костистых рыб от кишки вблизи Ж. отходят слепые пилорич. выросты. Чаще Ж. у рыб ограничен нечётко. Более чётко он обособлен у земноводных и пресмыкающихся. В целом эволюция Ж., связанная с экологич. специализацией видов, шла по пути усложнения формы и структуры оболочек, составляющих его стенку (слизистой, мышечной и серозной). У птиц Ж. разделён на 2 отдела: мускульный, в к-ром сильно развита мышечная оболочка, а слизистая покрыта многослойным плоским ороговевающим эпителием, и железистый, слизистая к-рого снабжена ветвящимися железами. Мощная мускулатура и кутикула мускульного желудка вместе с заглоченными мелкими камешками и песчинками (т. н. гастролитами) способствует механич. переработке пищи, компенсируя отсутствие у птиц зубов. Значит. развития Ж. достигает у млекопитающих. Простой однокамерный Ж. у них имеет 4 отдела: пищеводный, прилежащий к входу пищевода, кардиальный, донный и пилорический, выстланные железистым эпителием, формирующим соответствующие железы. У разных млекопитающих в связи с пищевой специализацией степень развитости отделов неодинакова. Так, у однопроходных однокамерный желудок весь выстлан многослойным эпителием — он безжелезистый, пищеводного типа. У китообразных разрослись и обособились области донных и пилорич. желёз, формирующие многокамерный желудок. У всеядных хорошо выражен пищеводный отдел, а также разрослась и обособилась в виде дивертикула область кардиальных желёз. У жвачных наибольшего развития достиг пищеводный отдел, из к-рого возникли 3 камеры преджелудка: книжка, сетка, рубец, а четвёртый отдел — сычуг — представляет собой собственно железистый Ж. У хищных и человека однокамерный Ж. железистого типа с минимальной пищеводной выстилкой и хорошо развитыми кардиальными, донными и пилорическими железами. Ёмкость желудка человека в среднем 1,5—2,5 л, у мужчин она несколько больше, чем у женщин.

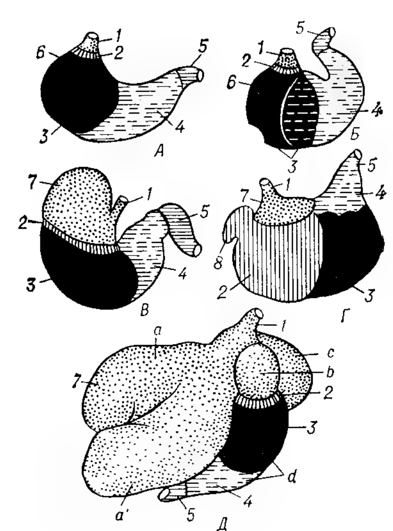


Схема распределения железистых зон в желудках разных типов строения: *А* — человека; *Б* — собаки; *В* — лошади; *Г* — свиньи; *Д* — жвачных (*a*, a_1 — верхний и нижний мешки рубца, *b* — сетка, *c* - книжка, *d* — сычуг): *1* — пищевод, *2* — зона кардиальных желёз (штрих), *3* — зона фундальных желёз (чёрная), *4* — зона пилорических желёз (прерывистый штрих), *5* — двенадцатиперстная кишка, *6* — свод желудка, *7* — пищеводная (безжелезистая) часть желудка (пунктир), *8* — дивертикул.

ЖЕЛУ́ДОЧКИ МО́ЗГА (ventriculi cerebri), единая система сообщающихся полостей в ЦНС, где образуется и циркулирует спинномозговая жидкость. В больших полушариях переднего мозга находятся 1-й и 2-й боковые Ж. м., в промежуточном мозге — 3-й, в заднем и продолговатом мозге — 4-й. В ниж. отделах 4 й Ж. м. постепенно переходит в центр. канал, к-рый внизу расширяется в конечный желудочек спинного мозга. У человека ёмкость Ж. м. 30—50 мл.

ЖЕЛУ́ДОЧКИ СЕ́РДЦА (ventriculi cordis), отдел сердца (один или два) моллюсков и позвоночных животных, сокращениями к-рого осуществляется циркуляция крови или гемолимфы. См. *Сердце*.

ЖЕЛУ́ДОЧНЫЙ СОК, сложная по составу, бесцветная, слегка опалесцирующая жидкость, вырабатываемая разл. клетками слизистой у животных (в осн. позвоночных), обладающих железистым желудком. Содержит ферменты протеиназы (пепсин, гастриксин, реннин, желатиназа) и небольшое кол-во липазы, соляную к-ту и слизь. К-та активирует ферменты, вызывает денатурацию и набухание белков, обусловливает бактерицидные свойства Ж. с., стимулирует выделение гормонов кишечника. Слизь (смесь мукопротеидов) защищает стенку желудка от механич. и химич. раздражителей. За сутки у человека отделяется до 2 л Ж. с. Кол-во и состав Ж. с. меняются в зависимости от характера пищи, а также при заболеваниях органов пищеварения. В медицине применяют Ж. с., полученный от животных. См. также *Пищеварение*.

ЖЁЛУДЬ (glans), сухой односемянный синкарпный нижний плод с жёстким кожистым околоплодником, частично или полностью заключённый в плюске, к-рая образуется из сросшихся осей и прицветников редуцированного соцветия. Характерен для буковых. У дуба в плюске только один Ж., у бука и каштана по 2—3.

ЖЁЛЧНЫЕ КИСЛО́ТЫ, тетрациклич. монокарбоновые оксикислоты из класса стероидов, вырабатываемые печенью позвоночных из холестерина и секретируемые с жёлчью в двенадцатиперстную кишку. У разных групп животных набор Ж. к. варьирует и связан с характером пищи. Осн. Ж. к. у высших позвоночных является холевая к-та. В организме Ж. к. обычно соединяются с глицином или таурином; напр., холевая к-та превращается в гликохолевую или в таурохолевую к-ту, к-рые устойчивы ко всем пищеварит. ферментам. Натриевые соли Ж. к.— хорошие эмульгаторы. Эмульгируя жиры, они способствуют их всасыванию и перевариванию в кишечнике; аналогично ускоряется усвоение жирорастворимых витаминов, напр. витамина D. В кишечнике осн. часть Ж. к. подвергается обратному всасыванию и по системе воротной вены возвращается в печень. Экскреция Ж. к. с калом выводит из организма около половины всего холестерина. У человека нормальное содержание Ж. к. в пузырной жёлчи составляет 6—10, в крови — ок. 0,8 мг%.

ЖЁЛЧНЫЕ ПИГМЕ́НТЫ, конечные продукты распада гемоглобина и др. ге-

мопротеидов, входящие в состав жёлчи и придающие ей характерную окраску; линейные тетрапиррольные соединения с разл. кол-вом и местоположением двойных связей и заместителей. В жёлчи человека и плотоядных животных преобладает Ж. п. билирубин, в жёлчи травоядных, птиц и пресмыкающихся — биливердин. Ж. п. образуются в клетках ретикулоэндотелиальной системы (костном мозге, селезёнке, купферовых клетках печени и др.), фагоцитирующих отмирающие или повреждённые эритроциты. Большая часть билирубина в форме билирубинглюкуронида и небольшая часть свободного билирубина выделяются с жёлчью в кишечник, где превращаются в соединения жёлто-коричневого цвета — мезобилин и стеркобилин. В норме у человека за сутки образуется ок. 280 мг Ж. п. Из организма они выводятся преим. в виде стеркобилина (40—280 мг в сутки). Небольшая часть после всасывания в толстом кишечнике, минуя печень, попадает в большой круг кровообращения и выводится из организма с мочой в виде уробилиногена, к-рый уже вне организма окисляется в уробилин. Отложение Ж. п. в органах и тканях происходит при разных видах желтухи, гемолитич. болезни новорождённых и др.

ЖЁЛЧНЫЕ СПИРТЫ́, тетрациклич. полиолы из класса стероидов, содержащие 27 атомов углерода и не менее одной OH-группы в конце боковой цепи. Вырабатываются печенью рыб и земноводных из холестерина и выполняют у них в процессе пищеварения ту же роль, что и жёлчные кислоты у высших позвоночных. Образуют кислые сложные эфиры с H_2SO_4, натриевые соли к-рых — хорошие эмульгаторы.

ЖЁЛЧНЫЙ ПУЗЫ́РЬ (vesica fellea), полый орган большинства позвоночных, резервуар для временного накопления жёлчи. Отсутствует у миног, нек-рых рыб, птиц (нанду, страусы, голуби, попугаи, кукушки, колибри), млекопитающих (китообразные, слоны, непарнокопытные, нек-рые парнокопытные, верблюды, мн. мышевидные грызуны). В результате периодического сокращения мускулатуры стенок Ж. п. жёлчь по пузырному протоку, к-рый обычно соединяется с печёночным протоком в общий жёлчный проток, поступает в среднюю кишку.

У человека Ж. п.— тонкостенный грушевидный мешок дл. 10—14 см, шир. 3,5—4 см, ёмкостью 30—70 см³. Расположен на ниж. поверхности печени, с к рой связан рыхлой тканью. См. рис. при ст. *Печень*.

ЖЁЛЧЬ, жидкий секрет, непрерывно вырабатываемый железистыми клетками печени позвоночных. Различают печёночную Ж., выделяющуюся непосредственно в кишечник независимо от пищеварения (слегка вязкая золотисто-жёлтая), и пузырную Ж., скапливающуюся в жёлчном пузыре (вязкая жёлто-бурая или зелёная) и попадающую в кишечник по мере поступления туда пищи. Осн. составные части Ж. вода, соли жёлчных кислот, жёлчные пигменты, холестерин, неорганич. соли. Из ферментов в Ж. обнаружены фосфатазы, из гормонов — тироксин. Печёночная и пузырная Ж. неск. различаются (напр., у человека pH соответственно 8—8,6 и 7—7,6). В кишечнике Ж. способствует расщеплению, омылению, эмульгированию и всасыванию жиров, усиливает перистальтику. Поступление пузырной Ж. в кишечник регулируется также гормонами (секретином, холецистокинином); кроме того, жировые вещества стимулируют сокращение жёлчного пузыря и его опорожнение. Печень взрослого человека выделяет за сутки 1,5—2 л Ж. Препараты Ж. применяют в медицине. См. также *Пищеварение*.

ЖЕ́МЧУГ, шарообразной или неправильной формы образования в раковинах нек-рых моллюсков, гл. обр. жемчужниц; состоит из тех же слоёв, что и раковина. Образование Ж.— защитная реакция организма на инородное тело (песчинка, паразит и др.), попавшее в мантию или между мантией и раковиной. Мантийный эпителий, вырабатывающий раковину, вдавливается чужеродным телом в глубь мантии, разрастается, формируя т. н. жемчужный мешочек, в к-ром и образуется Ж. Цвет Ж. белый, розовый, желтоватый, иногда чёрный; размеры — от микроскопических до голубиного яйца. Используют для украшений. Морской Ж. (Ж. морских жемчужниц) добывают в Красном м. и Персидском зал., у берегов Шри-Ланки, Австралии, Японии и Венесуэлы. Пресноводный Ж. (Ж. речных жемчужниц) издавна добывали в России (в сев. реках и озёрах), Шотландии, Германии, Китае и в странах Сев. Америки. Искусственно морской Ж. выращивают гл. обр. в Японии.

ЖЕМЧУ́ЖНИЦЫ, группа родов двустворчатых моллюсков, способных образовывать жемчуг. В пресных водах обитают 2 рода сем. Margaritiferidae. Раковина (дл. до 12 см) овальная, вытянутая, почти чёрного цвета, с хорошо развитым перламутровым слоем. Замок образован одним зубом на правой створке и двумя на левой. Развитие личинок (глохидиев) происходит в жаберной полости Ж.; выброшенные в воду, они паразитируют на жабрах лососёвых рыб. Совр. ареал сократился по сравнению с первоначальным (вследствие загрязнения рек и уменьшения кол-ва рыб-хозяев глохидиев). Ж. рода *Margaritifera* были распространены в Европе, Сев. Америке. В СССР 1 вид — обыкновенная, или жемчугоносная, Ж. (*M. margaritifera*), широко обитавшая в сев. реках и озёрах на В. до Сев. Двины и служившая источником рус. жемчуга; сохранилась на С.-З. Европ. части. Ж. рода *Dahurinaia* (св. 5 видов) распространены на Д. Востоке (от Камчатки до Сахалина, Курильских о-вов и Приморья) и в Японии. Обитают в небольших прозрачных реках и ручьях. Могут образовывать плотные поселения — до 60 особей на 1 м². Все пресноводные виды Ж. фауны СССР — в Красной книге СССР.

Род морских Ж. (*Pinctada*) из сем. Pteriidae, обитающих в субтропич. и тропич. морях, включает ок. 10 видов, среди к-рых наиб. распространена жемчугоносная Ж. (*P. margaritifera*). Раковина (дл. до 30 см) неправильно-округлой формы, изнутри покрыта толстым слоем перламутра. Замок с 1—2 зубовидными утолщениями. Сильно развита биссусовая железа. Обитают на глуб. до 70 м. Часто образуют колонии и гроздья. Частота встречаемости и диам. жемчужин увеличиваются с увеличением размеров моллюска. Издавна объект промысла. С нач. 20 в. разводят, первоначально в Японии, где ежегодно выращивается ок. 90 т (500 млн. штук) жемчужин. Используется также перламутр створок (для мелких поделок и др.). См. рис. 11, 12 при ст. *Двустворчатые моллюски*.

ЖЕНЬШЕ́НЬ (*Panax ginseng*), многолетнее травянистое растение рода панакс. Корень стержневой, слабоветвистый, мясистый, беловато-серый или желтоватый. Стебли одиночные выс. ок. 50 см, в верх. части с мутовкой из 3—5 длинночерешчатых листьев; цветки мелкие, зеленовато-белые, со слабым ароматом, в простом зонтике. Плод — ярко-красная костянка. Ж.— реликтовое растение генистых широколиственно-хвойных лесов Сев.-Вост. Китая, С. Кореи, в СССР — Д. Востока (Приморский и Хабаровский края). Растёт очень медленно, предельный возраст 100 лет, корень иногда весит до 400 г; размножается семенами. Ценное лекарств. растение, содержащее в корнях тритерпеновые гликозиды, обладающие тонизирующим действием. В пределах своего небольшого ареала встречается редко; запасы подорваны неумеренными и бесконтрольными заготовками, а также нарушением местообитаний (вырубки, пожары и т. п.). Издавна культивировали в Корее, позднее стал выращиваться в Китае и Японии. В СССР возделывается гл. обр. в Приморском крае (в культуре развивается быстрее). Проводятся работы по выращиванию Ж. методом культуры тканей. Охраняется в заповедниках (Лазовский, Уссурийский, Кедровая Падь); в Красной книге СССР. См. рис. при ст. *Аралиевые*.

ЖЕ́РЕХИ (*Aspius*), род пресноводных рыб сем. карповых. 2 вида. Обыкновенный Ж. (*A. aspius*) дл. до 60—80 см, масса до 12 кг. Распространён в реках басс. Северного, Балтийского, Чёрного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, редко встречается в опреснённых участках морей (полупроходной Ж.) и водохранилищ; в озёрах редок. Половая зрелость в 3—5 лет. Нерест в апреле — мае только на каменистых и песчаных перекатах. Плодовитость 40—300 тыс. икринок. Молодь питается планктоном, насекомыми, личинками рыб, взрослые — хищники. Зимует Ж. «на ямах», в устьях рек. Объект спорт. лова. Второй вид — *A. vorax*, обитает только в р. Тигр. См. рис. 12 в табл. 33.

ЖЕРЛЯ́НКИ, у к и (*Bombina*), род бесхвостых земноводных сем. круглоязычных. Дл. до 6—7 см. Барабанной перепонки нет, зрачок треугольный. Между пальцами задних конечностей — плават. перепонки. Кожа бугорчатая, сверху буровато-серая или грязно-зелёная, снизу — красная или жёлтая, с резкими жёлтыми пятнами; богата ядовитыми железами. 5 видов, в Европе, Вост. Азии; в СССР — 3 вида. В Европ. части, на С. до 58° с. ш., широко распространена краснобрюхая Ж. (*B. bombina*), обитающая на равнинах в зоне степей, широколиств. и смешанных лесов; желтобрюхая Ж. (*B. variegata*) встречается в Закарпатье на выс. до 1900 м; дальневосточная Ж. (*B. orientalis*) живёт в кедрово-широколиств. лесах на юге Д. Востока. Ж. большую часть жизни проводят в водоёмах, обычно на хорошо прогреваемых мелководьях. Питаются преим. водными беспозвоночными. Активны гл. обр. днём. Зимуют на суше, в норах, ямах, под постройками. Размножаются в воде. Самка откладывает от 80 до 300 яиц на подводные растения. Брачные песни («уканье») звучат днём. Потревоженные Ж. прогибают спину, выворачивают конечности, обнаруживая яркую окраску брюшка. Ядовитый пенистый секрет кожных желёз и предупреждающая окраска предохраняют Ж. от хищников. См. рис. 11 в табл. 41.

ЖЕРУ́ХА (*Nasturtium*), род растений сем. крестоцветных. Многолетние травы с перисторассечёнными листьями. Цветки мелкие, белые. Плод — стручок. 6 видов,

в Евразии, Сев. и Вост. Африке иСев. Америке. В СССР 1 вид — Ж. лекарственная (*N. officinale*), в Европ. части (центр. и юж. р-ны), на Кавказе и в Ср. Азии по берегам рек и ручьёв, иногда в медленно текущей воде. Пищ. растение, употребляют как пряную приправу и для салатов (кресс-салат); культивируют в Зап. Европе и в США.

ЖЁСТЕР, ж о с т е р (*Rhamnus*), род кустарников или небольших деревьев сем. крушиновых. Ветви часто колючие, почки с чешуями (в отличие от крушины, с к-рой часто объединяются в один род). Листья цельные. Цветки мелкие, 4-членные, б. ч. однополые, в пазушных пучках, кистях или метёлках; растения дву- и многодомные (полигамные). Плод сочный, костянковидный. Ок. 110—140 видов, в умеренном поясе Евразии и Сев. Америки, а также в Сев. Африке; растут в лесах, кустарниковых зарослях, на каменистых склонах холмов и гор. Ж. вечнозелёный (*R. alaternus*) — один из осн. компонентов средиземноморского маквиса. В СССР — ок. 20 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии, Сибири и на Д. Востоке. Плоды Ж. слабительного (*R. cathartica*) и кора Ж. имеретинского (*R. imeretina*) применяют как лекарств. средство. Кора, листья и плоды ряда видов дают хорошую, ранее широко применявшуюся краску для тканей, кож, древесины. Медоносы. Мн. виды разводят как декоративные и для живых изгородей. Ж. зеравшанский (*R. seravschanicus*) и Ж. красильный (*R. tinctoria*), растущий в Молдавии,— в Красной книге СССР.

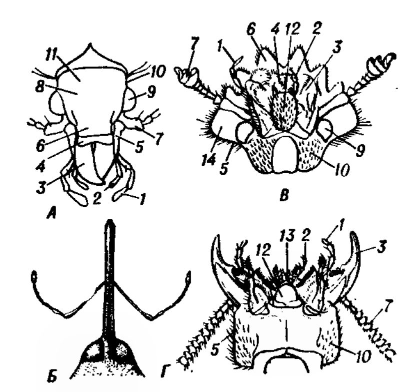
ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ, ж у к и (Coleoptera), отряд насекомых с полным превращением. Древнейшие Ж. известны из раннепермских отложений, в юре уже представлены мн. совр. семейства. Ныне существующие группы Ж., по-видимому, сложились в осн. в раннемеловое время, когда формировалась и совр. флора. В палеогене существовали многие ныне живущие роды. В целом эволюция Ж. была медленной — за последний миллион лет они, по-видимому, претерпели незначит. изменения.

Размеры Ж. варьируют от 0,3 мм (перокрылки) до 150 мм (геркулес). Первая пара крыльев преобразована в жёсткие надкрылья (элитры), служащие для защиты второй, летательной, пары и мягкой верх. стороны заднегруди и брюшка. Передний отдел тела (голова и переднегрудь) подвижно сочленён с задним (средне-, заднегрудь и брюшко). Ротовые органы грызущие.

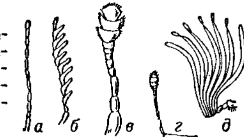
Окраска у нек-рых дневных Ж. яркая, обусловленная пигментами и особой структурой покровов, создающей т. н. оптич. окраску — с металлич. отливом. Ж. обычно имеют тёмную окраску, пещерные или почвенные — нередко почти лишены пигмента — бледно-жёлтые. Отряд Ж. делят на 3 подотряда: а р х о с т е м а т ы, п л о т о я д н ы е ж у к и (преим. хищники) и р а з н о я д н ы е ж у к и (составляют осн. массу отряда). Нередко к Ж. относят веерокрылых (в ранге сем. Stylopidae). Всего в отряде Ж. св. 140 сем., объединяющих св. 30 тыс. видов; в СССР — ок. 25 тыс. видов из более чем 100 сем.

Ж. населяют всю сушу и пресные водоёмы, кроме Антарктиды, ледниковой зоны Арктики и наиб. высоких горных вершин, собенно богата фауна Ж. в тропиках. В СССР наибольшее число видов — в широколиств. лесах Европ. части, Кавказа, Д. Востока.

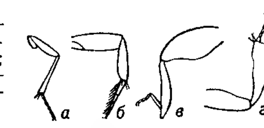
Наружное строение жука-скакуна (*Cicindella campestris*): *А* — с распущенными правыми крыльями и удалёнными левыми, *Б* — передняя и средняя правые ноги удалены вместе с тазиками, задняя удалена без тазика; *а* — голова; *б* — грудь; *в* — брюшко; *1* — переднегрудь; *2* — среднегрудь; *3* — заднегрудь; *4* — надкрылье; *5* — крыло; *6* — ноги.



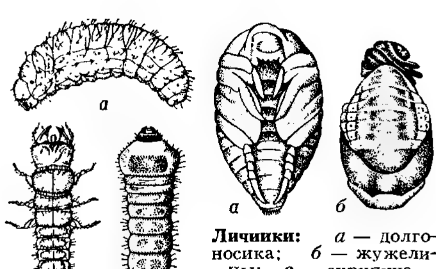
Строение головы: *А* — красотела (сверху); *Б* — долгоносика-плодожила (сверху, голова вытянута в головотрубку); *В* — скарабея (снизу); *Г* — стафилина (снизу): *1* — челюстной щупик; *2* — губной щупик; *3* — верхняя челюсть; *4* — верхняя губа; *5* — щека; *6* — наличник; *7* — усик; *8* — лоб; *9* — глаз; *10* — висок; *11* — темя; *12* — подбородок; *13*—нижняя губа; *14*—край наличника.



Усики: *а* — нитевидный; *б* — гребенчатый; *в* — булавовидный; *г* — коленчатый; *д* — пластинчатый.



Ноги: *а* — бегательная; *б* — плавательная; *в* — прыгательная; *г* — копательная.



Личинки: *а* — долгоносика; *б* — жужелицы; *в* — скрипуна.

Куколки: *а* — свободная (кузьки хлебного); *б* — покрытая (божьей коровки).

Ж.— раздельнополые и почти всегда яйцекладущие, реже живородящие (нек-рые листоеды, стафилиниды); ряду чернотелок, листоедов и долгоносиков свойствен партеногенез. У большинства Ж. развитие с 4 фазами (стадиями): яйцо, личинка, куколка, имаго; в нек-рых сем. (напр., у нарывников) известен *гиперметаморфоз.* Продолжительность жизни имаго чаще 2—3 мес, иногда лишь неск. суток; в случае зимовки на этой фазе — 6—10 мес, редко до 2—3 лет. Личинки Ж., обитающие в плодах, на листьях растений, в помёте, на трупах, а также личинки хищных видов развиваются 1—4 мес, в почве или древесине — чаще ок. 1 года и более. Фаза куколки длится от неск. суток до 1 мес, редко больше. В умеренных широтах Ж. имеют в год б. ч. 1 поколение, редко несколько; иногда развитие продолжается 4—5 лет. Личинки двух осн. типов: к а м п о д е о в и д н ы е (т. е. внешне схо́дные с насекомыми рода *Campodea* из отр. двухвосток) — с хорошо обособленной головой, плотными покровами и 3 парами грудных ног, обычно свободноживущие, подвижные, часто хищные, и ч е р в е о б р а з н ы е — толстые, мясистые, с мягкими покровами и короткими ногами или без ног, малоподвижные. Куколки б. ч. свободные, мягкие, у большинства видов белые.

По характеру питания Ж. делятся на осн. группы — фитофагов, сапрофагов (потребители растит. остатков, копрофаги, некрофаги) и хищников; в каждой группе встречается узкая пищ. специализация (моно- и олигофагия). Паразитизм среди Ж. относительно редок. Разнообразны способы защиты Ж. от врагов — быстрый бег или взлёт, прыжки, танатоз (замирание), криптическая окраска, выделение едкой или пахучей жидкости, иногда мгновенно испаряющейся со «взрывом», и т. д. Забота о потомстве нередко выражена в форме подготовки запасов пищи для развития личинок; в тропич. сем. Passalidae родители кормят личинок кашицей из древесины, предварительно измельчённой и обработанной выделениями своих желёз.

Благодаря обилию видов и многочисленности, а также освоению разнообразных биотопов Ж. играют существенную роль в наземных биоценозах. Мн. виды — почвообразователи, санитары, регуляторы численности др. насекомых, опылители растений. Нек-рые Ж. могут повреждать полевые и лесные культуры, а также с.-х. запасы и продукцию леса. Ряд видов Ж. (божьи коровки, жужелицы и др.) используется в биологической борьбе с насекомыми-вредителями. Численность мн. видов Ж. сокращается; 33 вида из 9 сем. в Красной книге СССР. См. также табл. 28, 29. (На вклейках в ряде случаев не выдержан масштаб. Истинные размеры жуков приводятся в соответствующих статьях о семействах, родах и видах.)

ЖИВИЦА, т е р п е н т и н, смолистое вещество, выделяющееся при ранении хвойных деревьев. Содержит 40—65% смоляных к т, 20—35% монотерпенов, 5—20% сескви- и дитерпенов. Вследствие испарения скипидара и кристаллизации смоляных к-т Ж. на воздухе густеет. Застывая на поверхности ствола, предохраняет древесину от проникновения короедов, патогенных грибов и др., «заживляет» рану (отсюда назв.). Ж.— осн. сырьё для получения канифоли и скипидара.

ЖИВОГЛО́ТОВЫЕ, хиазмодовые (Chiasmodontidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. 10—30 см. Рот большой, с клыковидными многорядными зубами. Желудок и стенки тела сильно растяжимы. У нек-рых есть светящиеся органы. 4 рода, немного видов, в тёплых водах всех океанов. Глубоководные (на глуб. св. 300 м) пелагич. рыбы открытого океана. Хищники, способные заглатывать крупную добычу. Чёрный живоглот (*Chiasmodon niger*), обитающий в Атлантич. ок., заглатывает добычу, в 6—12 раз превышающую его массу. В водах СССР не отмечены, возможны в сев.-зап. части Тихого ок. Объект питания тунцов и марлинов. См. рис. 8 в табл. 35.

ЖИ́ВОКОСТЬ, шпорник, дельфиниум (*Delphinium*), род многолетних трав сем. лютиковых. Листья б. ч. пальчаторассечённые. Цветки обоеполые, в кистевидных или метельчатых соцветиях, неправильные, б. ч. синие, голубые, фиолетовые; опыляются шмелями (у двух сев.-амер. видов — колибри). Плод — листовка. Ок. 250 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, а также в горах тропич. Африки; в СССР — св. 100 видов, гл. обр. на Кавказе и в Ср. Азии. Широко распространена Ж. высокая (*D. elatum*), растущая по лесам, кустарникам и лугам; содержит, как и нек-рые др. виды, алкалоиды, применяемые в медицине. Мн. виды Ж. разводят как декоративные. Ж. расщеплённая (*D. fissum*) и Ж. Овчинникова (*D. ovczinnikovii*) — в Красной книге СССР. В род Ж. нередко включают близкий род консолида (*Consolida*). См. рис. 10 в табл. 22.

ЖИВОРО́ДКИ, лужанки (*Viviparus*), род пресноводных переднежаберных моллюсков. Раковина (до 6 см) кубаревидная, светло-коричневая, оливковая, коричнево-зелёная, иногда с более тёмными полосами; обороты обычно выпуклые. Хоботок и щупальца довольно длинные, у самцов правое, расширенное и округлённое, участвует в копуляции. Глаза на коротких основаниях сбоку от щупалец. Ок. 5 видов, в пресных водоёмах умеренного пояса Сев. полушария. В СССР — 3 вида, обычна Ж. обыкновенная (*V. viviparus*). Раздельнополые. Яйцеживородящие; молодь выходит из полового отверстия самки и переходит к самостоят. существованию (отсюда назв.).

ЖИВОРОДЯ́ЩИЕ МЛЕКОПИТА́ЮЩИЕ, настоящие звери (Theria), подкласс млекопитающих. Произошли, по-видимому, от пантотериев в конце мела. В отличие от клоачных (яйцекладущих) млекопитающих рождают живых детёнышей. У большинства образуется плацента. Млечные железы открываются на сосках. В скелете передних конечностей нет прокоракоида и коракоида. В желудке имеются пищеварит. железы. Клоака отсутствует. 2 инфракласса: сумчатые и плацентарные.

ЖИВОРОЖДЕ́НИЕ, вивипария, у животных — способ воспроизведения потомства, при к-ром зародыш развивается в материнском организме, питается непосредственно от него обычно через плаценту и рождается в виде б. или м. развитого детёныша, свободного от яйцевых оболочек. Ж. противопоставляется *яйцерождению*, историч. связь к-рого с Ж. доказывается нередкими случаями *яйцеживорождения*. Среди беспозвоночных Ж. характерно для нек-рых кишечнополостных, червей, онихофор (кроме одного рода), ряда членистоногих, моллюсков, иглокожих и др.; среди хордовых — для сальп, мн. акул и скатов, нек-рых карпозубых, жаб, червяг, саламандр, черепах, ящериц и змей, для большинства млекопитающих (исключая клоачных — ехидн и утконоса). Развитие зародыша при Ж. происходит в жен. половых путях или в их спец. расширениях, преобразованных в матку, а также во влагалище. У мн. живородящих животных вокруг зародыша образуются *зародышевые оболочки*. О Ж. у растений см. *Вивипария*.

ЖИВО́ТНЫЕ (Animalia), царство живых организмов, одно из самых крупных подразделений в системе органич. мира. Возникли, вероятно, ок. 1—1,5 млрд. лет назад в море в форме клеток, напоминающих микроскопич. бесхлорофильных амёбоидных жгутиконосцев. Наземные Ж. ведут начало от морских и пресноводных форм, но нек-рые из них вернулись к обитанию в водной среде. Ж. появились на Земле после прокариот, водорослей, грибов; возраст их достоверных остатков не превышает 0,8 млрд. лет. Остатки многоклеточных Ж. (кишечнополостные, черви, формы, близкие к примитивным членистоногим) впервые встречаются в позднедокембрийских отложениях вендской системы (690—570 млн. лет назад). С нач. кембрийского периода (570—490 млн. лет назад) появляется большинство групп мор. беспозвоночных с минерализованным (раковинным или хитиновым) наруж. скелетом—трилобиты, брахиоподы, моллюски, археоциаты. С кон. кембрия известны позвоночные (древние родичи круглоротых), обладавшие наруж. скелетом. Освоение суши Ж. началось в силуре (445—400 млн. лет назад) одновременно с появлением наземных растений, из позднего силура известны первые представители скорпионов, в кон. девона (400—345 млн. лет назад) появились первые позвоночные — архаичные земноводные. В карбоне (345—280 млн. лет назад) на суше уже доминировали из беспозвоночных — насекомые, из позвоночных — примитивные пресмыкающиеся и земноводные. В мезозойскую эру (триас, юра и мел; 230—66 млн. лет назад) господствовали пресмыкающиеся. В сер. триаса (230—195 млн. лет назад) появились динозавры, а в самом конце — млекопитающие. Птицы известны с кон. юры (195—136 млн. лет назад). В кон. мела (136—66 млн. лет назад) вымерли мн. группы мор. беспозвоночных, мор. и наземных пресмыкающихся, включая динозавров.

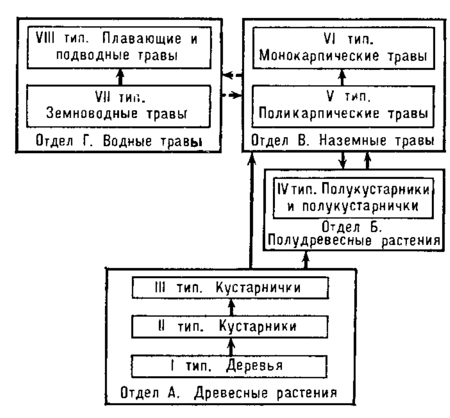
Ж., как и грибы, — гетеротрофные организмы, т. е. питаются готовыми органич. веществами, в отличие от большинства растений — автотрофных организмов, создающих органич. вещества в процессе фотосинтеза. К др. важным особенностям Ж. относят активный метаболизм и в связи с этим ограниченный рост тела, а также развитие в процессе эволюции различных функциональных систем органов: мышечной, пищеварит., дыхат., выделит., половой, кровеносной, нервной. Способность воспринимать раздражения и реагировать на них (в связи с появлением нервной системы) вызвало формирование органов чувств. Клетки Ж., в отличие от растений, не имеют твёрдой (целлюлозной) клеточной оболочки. Однако различия между Ж. и растениями относительны. Простейшие, напр., не имеют мышечной и нервной систем, а мн. многоклеточные (губки, мшанки, коралловые полипы) ведут неподвижный образ жизни. Ряд организмов включают либо в царство Ж. (из-за типа их питания и подвижности), либо в царство растений (на основании их способности к фотосинтезу); таковы, напр., эвглена, вольвокс и др. Грибы, ныне выделяемые в отд. царство, ранее включали в царство растений, хотя по типу питания они близки к Ж. Отсутствие резкой границы между Ж. и растениями — следствие их единого происхождения, что подтверждается принципиальным единством путей обмена веществ, клеточным строением, общими закономерностями механизмов наследственности и изменчивости и мн. др. В зависимости от уровня организации Ж. делят на одноклеточных и многоклеточных. Развитие частей тела у примитивных многоклеточных осуществляется из производных 2 зародышевых листков — эктодермы и эндодермы (т. н. двуслойные Ж.— губки и радиальные). У более высокоорганизованных хорошо развиты мускулатура и соединит. ткань — производные 3-го зародышевого листка — мезодермы (трёхслойные Ж.); их делят на первичноротых (напр., кольчатые черви, моллюски, членистоногие) и вторичноротых (иглокожие и хордовые). Принято также несистематич. деление Ж. на позвоночных (подтип) и беспозвоночных (большая группа типов). Учитывая строение Ж., их филогенетические связи, царство Ж. делят на подцарства, типы, подтипы и т. д. В зависимости от принятой системы выделяют от 10 до 33 типов Ж. (чаще 16—25), причём наиболее сложными и спорными являются проблемы классификации низших беспозвоночных. Так, простейших до недавнего времени рассматривали как отд. тип, ныне их делят на неск. (от 5 до 7) типов. Все осн. типы относят к подцарству многоклеточных (подробнее см. ст. *Тип*). Известно св. 1,5 (по др. данным, 3—4,5) млн. видов Ж., однако животный мир Земли изучен далеко не полностью, наиб. часто описывают новые виды насекомых, число к-рых составляет св. 2/3 всех видов Ж. Мн. Ж. имеют большое хоз. значение, среди них — с.-х., промысловые, лабораторные, многие служат объектами разведения для пищевых и пром. целей. Среди Ж. есть отд. виды и даже крупные систематич. группы, ведущие паразитич. образ жизни, к ним обычно относят возбудителей паразитарных заболеваний человека, разл. Ж. и растений. Ряд Ж.— переносчики возбудителей трансмиссивных заболеваний; мн. насекомые и клещи повреждают лесные и с.-х. культуры. Усиливающееся воздействие человека на природу, в частности на животный мир, привело к сокращению численности одних и к полному исчезновению других видов Ж. К 1600 по вине человека исчезло не менее 150 видов высш. позвоночных. Ныне темпы исчезновения видов Ж. составляют, по нек-рым оценкам, до 1 вида в день (в СССР вид млекопитающих исчезает в ср. за 3,5 года). В СССР в 1980 принят Закон об охране и использовании животного мира. Редкие и исчезающие виды Ж. внесены в Красные книги МСОП (неск. тыс. беспозвоночных и ок. 1000 позвоночных) и СССР (в 1984 — 234 вида беспозвоночных и 213 позвоночных). Наука о Ж.— зоология.

● Жизнь животных, т. 1—6, М., 1968—1971, 2 изд., т. 4, М., 1983, т. 3, М.,1984, т. 5, М., 1985.

ЖИГА́ЛКА ОСЕ́ННЯЯ, обыкновенная жигалка (*Stomoxys calcitrans*), насекомое сем. настоящих мух. Дл. 5,5—7 мм. Распространена широко. Численность возрастает к концу лета — началу осени. Плодовитость 300—400 яиц, откладываемых кучками по 20—25 в навоз,

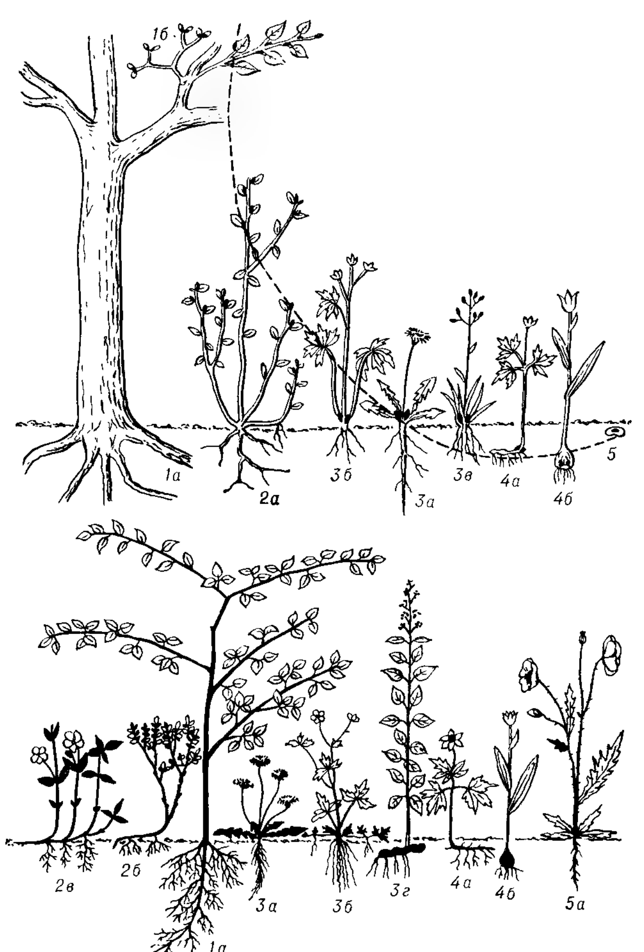
реже на перегнивающие растит. остатки, иногда в раны животных и человека, где и развиваются личинки. В отличие от комнатной мухи, имаго Ж. о.— кровососы, нападающие на животных и человека. Встречается и в помещениях. Ж. о. может переносить возбудителей сибирской язвы, туляремии, трипаносомозов и др. заболеваний. Входит в состав гнуса. См. рис. при ст. *Настоящие мухи.*

ЖИЗНЕННАЯ ФО́РМА р а с т е н и й, б и о м о р ф а (biomorpha), внешний облик (габитус) растений, отражающий их приспособленность к условиям среды. Ж. ф. наз. также единицу экологич. классификации растений — группу растений со сходными приспособит. структурами, не обязательно связанных родством (напр., кактусы и нек-рые молочаи образуют Ж. ф. стеблевых суккулентов). Ж. ф. складываются в результате естеств. отбора в определ. условиях среды. Конкретная Ж. ф. каждого растения (дерево, кустарник, лиана, подушковидное растение, стланец и т. д.) изменяется в онтогенезе (так, однолетние сеянцы ели или дуба ещё не имеют формы дерева), поэтому под Ж. ф. как классификап. единицей понимают совокупность взрослых особей. Один и тот же вид растений в разных условиях может иметь разные Ж. ф. (дуб, ель, можжевельник и др. в лесной зоне или лесном поясе гор — высокоствольные деревья, а на сев. и высотной границах ареала — кустарники или стланики). Наиб. распространена классификация Ж. ф., пред-



Соотношение отделов и типов жизненных форм цветковых растений.

ложенная К. Раункиером (1905, 1907). Она основана на положении почек возобновления по отношению к поверхности почвы в неблагоприятных условиях (зимой, в засушливый период). Выделяют 5 осн. типов Ж. ф.: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты (гео- и гидрофиты) и терофиты. Выделяют также отделы и типы Ж. ф., взяв за основу структуру и длительность жизни надземных скелетных осей (деревья со стволом, живущим десятки и сотни лет, кустарники со стволиками, живущими 20—30 лет, кустарнички — 5—10 лет, травы с однолетними ортотропными побегами) с дальнейшей детализацией каждого типа по ряду признаков. Процентный состав Ж. ф. во флоре той или иной области используют для характеристики климата (напр., фанерофиты количественно преобладают во влажных тропиках, гемикриптофиты — в сев. умеренном и холодном поясах). Состав Ж. ф. в растит. сообществах отражает экологич. условия и



Жизненные формы растений по Раункиеру (схема): *1* — фанерофиты (*1а* — тополь, *1б* — омела); *2* — хамефиты (*2а* — брусника, *2б* — черника, *2в* — барвинок); *3* — гемикриптофиты (*3а* — одуванчик, розеточное растение, *3б* — лютик, *3в* - кустовой злак, *3г* — вербейник обыкновенный); *4* — геофиты (*4а* — ветреница, корневищное растение, *4б* — тюльпан, луковичное растение); *5* — терофиты (*5а* — мак-самосейка). Вверху чёрным показаны зимующие почки возобновления (пунктиром уровень их расположения); внизу — соотношения отмирающих и перезимовывающих частей (чёрным — остающиеся, белым — отмирающие на зиму).

стратегию жизни определ. групп растений. См. также *Экобиоморфа.*

● С е р е б р я к о в И. Г., Экологическая морфология растений, М., 1962; С е р е б р я к о в а Т. И., Учение о жизненных формах на современном этапе, М., 1972 (Итоги науки и техники, сер. Ботаника, т. 1).

У ж и в о т н ы х Ж. ф.— группа особей, имеющих сходные морфоэкологич. приспособления для обитания в одинаковой среде. К одной Ж. ф. могут относиться разные виды, иногда систематически далёкие (напр., «землерои» крот и цокор). Для видов, развивающихся с метаморфозом, характерна смена Ж. ф. в онтогенезе (личинка, куколка и имаго насекомых). Как самостоят. Ж. ф. могут рассматриваться резко различающиеся по морфоэкологич. признакам касты муравьёв, термитов, а также подвиды, расы (напр., ручьевая и озёрная форель). При экологич. анализе той или иной группы в основу классификации могут быть положены разные критерии (способы передвижения, добывания пищи и её характер, степень активности, приуроченность к определ. ландшафту, разл. стадии онтогенеза и т. д.). Напр., среди мор. животных по способу добывания пищи и её характеру можно выделить группы Ж. ф.— растительноядные, хищные, трупоеды, детритоядные (фильтраторы и грунтоеды), по степени активности — плавающие, ползающие, сидячие. По комплексу морфоэкологич. признаков строятся иерархич. системы Ж. ф. Напр., жуков жужелиц по типу питания подразделяют на трофич. группы зоофагов и миксофитофагов, к-рые включают Ж. ф. с разл. ярусным распределением. Изучение Ж. ф. позволяет судить об особенностях среды обитания и путях приспособит. изменений организмов. Термин «Ж. ф.» стал применяться в зоологии лишь в 20 в. (заимствован у ботаников).

ЖИ́ЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ц и к л р а з в и т и я, совокупность всех фаз развития, пройдя к-рые, обычно начиная от зиготы, организм достигает зрелости и становится способным дать начало следующему поколению. Длительность Ж. ц. определяется числом поколений (генераций), развивающихся в течение года, или числом лет, на протяжении к-рых осуществляется один Ж. ц.; она зависит также от продолжительности претерпеваемого организмом обязательного периода покоя или диапаузы. У ж и в о т н ы х различают простой Ж. ц.— при прямом развитии особей, напр. у большинства позвоночных, у пауков, и сложный — с *метаморфозом* или с *чередованием поколений.* При развитии с метаморфозом Ж. ц. прослеживается в течение развития одной особи (напр., у майского жука: яйцо — личинка — куколка — имаго, у лягушки: яйцо — головастик — взрослая особь). При развитии со сменой поколений или сменой способов размножения Ж. ц. прослеживается на нескольких особях, принадлежащих разным поколениям, до появления исходной формы. Напр., у сцифоидных: яйцо — планула — сцифистома — эфира — медуза, у тлей: яйцо — самка-основательница — мигранты — полоноски — самцы и самки, откладывающие яйца. Т. о., единицей при изучении Ж. ц. может быть как один онтогенез, так и ряд сменяющих друг друга онтогенезов. Из простейших наиб. сложны Ж. ц. у споровиков, напр. у гемоспоридий. У высших растений различают однолетний, двулетний и многолетний Ж.ц. Для Ж. ц.

мн. низших растений и папоротников типична смена *гаметофита* и *спорофита*. У паразитич. грибов Ж. ц. по сложности сходны с таковыми у паразитич. червей, развивающихся со сменой хозяев, напр. у ржавчинных грибов в Ж. ц. имеются

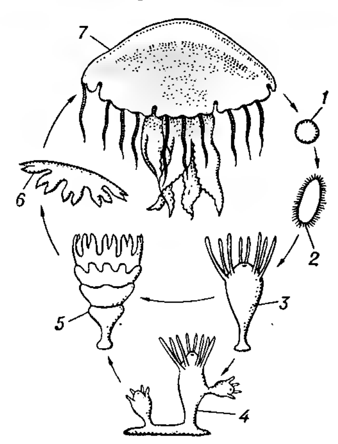


Схема жизненного цикла сцифоидных (род *Chrysaora*): *1* — яйцо; *2* — планула; *3* — сцифистома; *4* — сцифистома, выпочковывающая молодых сцифистом; *5* — сцифистома на стадии стробилы; *6* — эфира; *7* — медуза.

формы, дающие эцидиоспоры, уредоспоры, телейтоспоры, а также базидиальная стадия.

ЖИЗНЬ. Многочисленные определения сущности Ж. можно свести к двум основным. Согласно первому, Ж. определяется субстратом, носителем её свойств (напр., белком); согласно второму, Ж. рассматривают как совокупность специфич. физико-химич. процессов. Классич. определение Ф. Энгельса: «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка» — лишь формально может быть отнесено к первой категории, т. к. Энгельс имел в виду не собственно белки, а структуры, содержащие белок. Сам по себе белок — полимер, состоящий из аминокислотных остатков,— может быть синтезирован химич. путём и никаких признаков жизни вне организма не проявляет. С другой стороны, обмен веществ также не может служить единств. критерием жизни. Энгельс писал, что «с обменом веществ мы не подвигаемся ни на шаг вперед, ибо тот своеобразный обмен веществ, который должен объяснить жизнь, в свою очередь нуждается сам в объяснении при посредстве жизни». В конечном счёте Энгельс склоняется к мысли о том, что критерием живого должно быть самообновление химич. составных частей организмов.

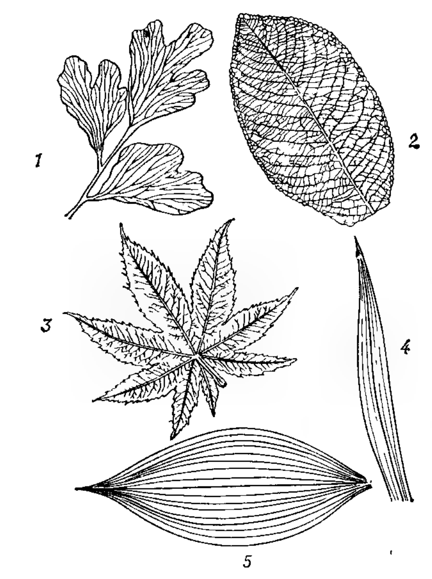
В самом общем смысле Ж. можно определить как активное, идущее с затратой полученной извне энергии поддержание и самовоспроизведение специфич. структуры. Из этого определения непосредственно вытекает необходимость постоянной связи организма с окружающей средой, осуществляемой путём обмена веществом и энергией. Обмен веществ в пределах организма представлен совокупностью процессов ассимиляции, т. е. синтеза мол. компонентов клетки, в т. ч. специфичных для вида (в первую очередь белки и нуклеиновые кислоты), и диссимиляции, т. е. распада и выведения из организма остатков отработавших структур. Эти процессы сопровождаются перераспределением энергии. Автотрофные фотосинтезирующие организмы (зелёные растения и бактерии-фототрофы) используют энергию солнечного света, трансформируя её в энергию химич. связей (напр., синтез АТФ, фотофосфорилирование). Хемосинтезирующие автотрофы (напр., железо- и серобактерии) используют энергию малоокисленных неорганич. соединений, а гетеротрофы (большинство бактерий, животные и грибы) — энергию, освобождающуюся при распаде органич. веществ, синтезированных автотрофами (или др. гетеротрофами). В ходе метаболических превращений значительная часть энергии теряется в форме тепла, повышая энтропию системы организм — среда.

Т. о., определение Ж. как процесса обмена веществ не потеряло значения, однако оно дополняется организационной, информационной и эволюционной трактовкой. Обмен веществ — условие поддержания и воспроизведения необходимой для Ж. структуры, специфичной для каждого вида организмов. Ж. прекращается с разрушением определ. структуры, организации. Специфичность структуры обусловливается и поддерживается информацией, содержащейся в размножающихся матричным путём генетич. программах. В процессе матричного синтеза генетич. программ неизбежно возникают ошибки копирования (мутации), вследствие чего копии программ отличаются друг от друга (конвариантная репликация). Хотя значительная часть мутаций корректируется возникшими на ранних этапах эволюции механизмами репарации, остающихся наследственных изменений достаточно, чтобы привести к разнокачественности особей и разной степени их приспособленности к условиям среды. Разнокачественность организмов создаёт предпосылки для действия естеств. отбора, приводящего, в зависимости от условий, либо к усложнению, усовершенствованию организмов, либо к регрессу, упрощению их организации. Т. о., сама сущность Ж. как самовоспроизводящегося процесса является предпосылкой эволюции.

Сложность проблемы происхождения жизни, трудность однозначного её определения неоднократно порождали идеалистич. теории (витализм, креационизм и др.). Совр. определения Ж., учитывающие достижения биологии 20 в., не оставляют места теориям, допускающим нематериальную природу сущности Ж. Однако они не сводят Ж. только к физико-химич. закономерностям. Осуществляемый на основе обмена веществ матричный синтез и вытекающая из него биол. эволюция несвойственны неживой природе, по сравнению с к-рой Ж.— форма движения материи более высокого уровня.

● Энгельс Ф., Диалектика природы, М., 1975; Энгельс Ф., Анти-Дюринг, М., 1983; Шрёдингер Э., Что такое жизнь с точки зрения физики?, пер. с англ., 2 изд., М., 1972; Вернадский В. И., Живое вещество, М., 1978; Энгельгардт В. А., Познание явлений жизни, М., 1984; Югай Г. А., Общая теория жизни, М., 1985.

ЖИЛКИ (nervi) у растений, система проводящих пучков в листовых пластинках, через к-рые осуществляется транспорт веществ. Ж. у однодольных соединяются с проводящей системой стебля через основание листа — влагалище; жилкование листьев при этом параллельное или дуговидное. У большинства хвойных может быть одна или неск. продольных, не связанных между собой Ж. Мн. папоротниковидные и примитивные семенные растения имеют вильчато ветвящиеся Ж. Для большинства двудольных характерно перистое или пальчатое жилкование. В 1-м случае главная, или магистральная, Ж., соединённая с сосудистой системой растения, проходит по середине пластинки. От неё отходят боковые Ж., разветвления к-рых оканчиваются слепо в мякоти листа или образуют замкнутые петли. Во 2-м случае неск. б. или м. одинаковых Ж. сближены у черешка и расходятся веером по пластинке, образуя густую сеть проводящих пучков, соединённых перемычками. Ж. есть также в чашелистике, лепестках, плодах и стеблях растений. Их расположение (жилкование) — важный систематич. признак.



Типы жилкования листьев растений: *1* — вильчатое (дихотомическое); *2* — перистое; *3* — пальчатое; *4* — параллельное; *5* — дуговидное.

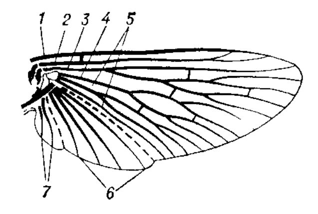


Схема жилкования крыла насекомого: *1* — костальная жилка; *2* — субкостальная жилка; *3* — радиальная жилка; *4* — медиальная жилка; *5* — кубитальные жилки; *6* — анальные жилки; *7* — югальные жилки.

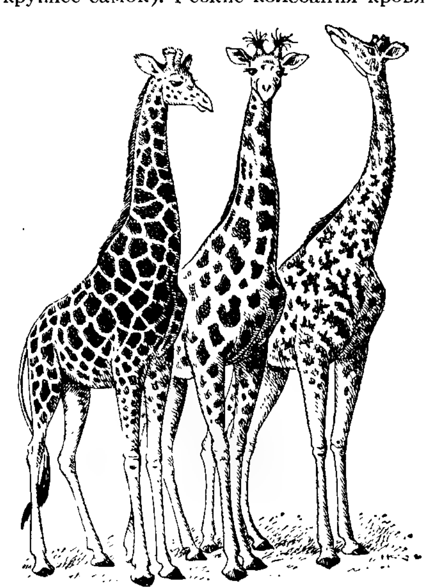
Ж. у насекомых — полые трубчатые склеротизованные утолщения пластинки крыла, в к-рые заходят ответвления трахейных стволов и нервов. После выхода взрослого насекомого из куколки или нимфы Ж. наполняются гемолимфой, образуя каркас, расправляющий крыло и обеспечивающий его прочность. Расположение Ж. видоспецифично.

ЖИЛЫЕ РЫБЫ, рыбы, постоянно живущие в реках. Противопоставляются проходным и полупроходным. К Ж. р. относится большинство пресноводных рыб.

ЖИМОЛОСТНЫЕ (Caprifoliaceae), семейство растений порядка ворсянковых. Кустарники (иногда вьющиеся), реже небольшие деревья, полукустарники и травы. 15—16 родов, св. 400 видов, б. ч. в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — 7 родов, ок. 90 видов. Наиб. распространены роды жимолость, бузина, калина и линнея (*Linnaea*). Мн. Ж.— декор. растения. Характерны для листв., смешанных, реже хвойных лесов, где часто входят в состав подлеска. В СССР культивируются виды родов снежноягодник (*Symphoricarpos*), вейгела (*Weigela*), диервилла (*Diervilla*), абелия (*Abelia*) и др. Нек-рые Ж.— лекарств. растения. Плоды нек-рых видов жимолости, калины и бузины употребляют в пищу.

ЖИМОЛОСТЬ (*Lonicera*), род растений сем. жимолостных. Б. ч. прямостоячие или иногда вьющиеся кустарники, редко — небольшие деревья. Цветки обычно расположены попарно, изредка— в мутовках. Св. 200 видов, гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария. В СССР — ок. 50 видов, многие — в Ср. Азии, другие — на Д. Востоке, в Сибири и на Кавказе, несколько — в Европ. части; св. 90 видов интродуцировано. Ж. обыкновенная (*L. xylosteum*), имеющая очень твёрдую древесину, растёт в Европ. части и Зап. Сибири; Ж. татарская (*L. tatarica*) — от Волги до Енисея (выращивается как декоративное); Ж. синяя (*L. caerulea*) — в Карпатах (раноцветущее растение); Ж. съедобная (*L. edulis*) со съедобными кисло-сладкими соплодиями — в Вост. Сибири и на Д. Востоке. Ж. душистая, или каприфоль (*L. caprifolium*), вьющееся декор. и лекарств. растение с 3—10-цветковыми мутовками на концах побегов, растёт на Кавказе. Ж. этрусская (*L. etrusca*) с Кавказа, Ж. странная (*L. paradoxa*), эндемик Ср. Азии, и Ж. каратовская (*L. karataviensis*), эндемик Казахстана,— в Красной книге СССР.

ЖИРАФ, жирафа (*Giraffa camelopardalis*), млекопитающее сем. жирафовых. Туловище короткое, шея очень длинная (но шейных позвонков 7, как у большинства млекопитающих), высота тела до 5,5 м, масса до 1000 кг (самцы крупнее самок). Резкие колебания кровяного давления (оно выше, чем у др. животных, и составляет в ср. 220/160 мм рт. ст.) при быстрых движениях головы предотвращаются системой клапанов в большой шейной вене. Ноги длинные (передние длиннее задних), мощные (Ж. способны к быстрому бегу), холка заметно выше крестца. У самца и самки 1 или 2 пары рожек, покрытых кожей с волосками. Окраска сильно варьирует — на светло-жёлтом фоне разнообразные тёмные пятна. Распространены в Африке к Ю. от Сахары, в саваннах или сильно разрежённых лесах. Живут группами, редко более 10—12 голов. Образ жизни дневной. Питаются листвой и ветками деревьев, гл. обр. акаций. Продолжительность беременности 14—15,5 мес. Гон в июле — августе, детёныш 1. Сохранился Ж. гл. обр. в нац. парках. В неволе размножаются.



Жирафы с различным рисунком пятен на теле.

ЖИРАФОВЫЕ (Giraffidae), семейство жвачных парнокопытных. Известны с нижнего миоцена Евразии, Африки, Америки (напр., сиватерий и самотерий). В плейстоцене большинство вымерло. Конечности двупалые. 2 совр. рода (в Африке), в каждом по 1 виду: жираф и окапи.

ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ, одноосновные карбоновые кислоты алифатич. ряда. Осн. структурный компонент мн. липидов (нейтральных жиров, фосфоглицеридов, восков и др.). Свободные Ж. к. присутствуют в организмах в следовых кол вах. В живой природе преим. встречаются высшие Ж. к. с чётным числом атомов углерода (C_{14}—C_{24}). Ж. к. могут быть насыщенными (пальмитиновая, стеариновая и др., общая формула $C_nH_{2n+1}COOH$) или ненасыщенными, содержащими двойные, реже тройные связи (олеиновая к-та, *незаменимые жирные кислоты*). Ж. к. синтезируются и разрушаются в живой клетке гл. обр. путём последовательного присоединения или отщепления двууглеродных фрагментов. Полный биосинтез de novo насыщенных высших Ж. к. осуществляется в осн. в растворимой фракции цитоплазмы клетки. Суммарная реакция биосинтеза сводится к образованию молекулы пальмитиновой к-ты из одной молекулы ацетил-КоА, используемой в качестве затравки, и 7 молекул малонил-КоА при участии НАДФ·Н.

Один из важнейших энергетич. процессов в организме — окисление Ж. к. в β-положении (β-окисление), образовавшихся в результате гидролитич. расщепления запасных и поступивших с пищей жиров; происходит в митохондриях. Осн. продукт окисления Ж. к.— ацетил-КоА — включается в цикл трикарбоновых к-т, в к-ром окисляется до CO_2 и H_2O, или используется на др. реакции биосинтеза. Выделяющаяся при этом энергия идёт на образование АТФ: при окислении 1 молекулы пальмитиновой к-ты (с учётом окисления ацетил-КоА до CO_2 и H_2O, а также окисления ФАД·H_2 и НАД·Н) образуется 129 молекул АТФ. При окислении ненасыщенных Ж. к. происходит ферментативное перемещение двойных связей в положение, в к-ром может осуществиться их гидратация.

Окисление Ж. к. у позвоночных обеспечивает по меньшей мере половину энергии, поставляемой окислит. процессами, протекающими в клетках печени, почек, сердечной мышцы и скелетных мышц (в состоянии покоя). У голодающих, пребывающих в спячке животных, а также у перелётных птиц жир по существу единств. источник энергии. В то же время в клетках мозга окисление Ж. к. незначительно или даже вовсе не происходит; единств. источник энергии для них — глюкоза. Кроме β-окисления Ж. к. (основного в организме), обнаружены второстепенные пути окисления Ж. к.: ω-окисление (окисление по ω-углеродному атому) и α-окисление (окисление α-углеродного атома Ж. к. с образованием CO_2).

ЖИРОВАЯ ТКАНЬ (textus adiposus), разновидность соединит. ткани животного организма. Состоит из клеток, содержащих в цитоплазме жировые включения. Ж. т. в целом служит энергетич. депо организма и предохраняет его от потери тепла. У позвоночных Ж. т. расположена гл. обр. под кожей (подкожная клетчатка), в сальнике, между внутр. органами, образуя мягкие, упругие прокладки. У водных млекопитающих слой подкожной Ж. т. достигает значит. толщины, напр. у нек-рых китов — до 50 см. У членистоногих (многоножки, насекомые) Ж. т. входит в состав жирового тела (депо питат. веществ, источник метаболической воды, а также место накопления и изоляции продуктов обмена веществ).

ЖИРЫ, триглицериды, полные сложные эфиры глицерина и одноосновных неразветвлённых высших жирных к-т с чётным числом атомов углерода. Относятся к нейтральным липидам. Насыщенные жирные к-ты в молекулах природных Ж. представлены обычно стеариновой и пальмитиновой к-тами, а ненасыщенные — олеиновой, линолевой и линоленовой к-тами. Различают Ж. запасной, к-рый откладывается в спец. жировых клетках и является источником энергии в организме, и Ж. протоплазматический, структурно связанный с углеводами и белками клеточных мембран. Калорийность чистых жиров 37,6 кДж·$г^{-1}$. Поступающие с пищей Ж. в тонком кишечнике расщепляются под действием липазы поджелудочной железы на глицерин и жирные к-ты. В эпителии кишечника происходит ресинтез Ж., специфичных для данного организма, к-рые транспортируются кровью и откладываются в виде запасного жира в жировых клетках. Из жировых клеток Ж. переносятся в разл. органы и расщепляются тканевыми липазами до глицерина и жирных к т. Далее глицерин в виде 3-фосфоглицеринового альдегида участвует в процессах гликолиза и синтеза углеводов, а жирные к-ты подвергаются гл. обр. β-окислению. Биосинтез Ж. в печени и жировой ткани осуществляется из фосфатидовых к т путём их дефосфорилирования.

ЖИРЯНКА (*Pinguicula*), род многолетних насекомоядных растений сем. пузырчатковых порядка норичниковых. Ок. 35 видов, во внетропич. поясах Сев. полушария. Растут на влажных местах. В СССР — ок. 10 видов, гл. обр. в сев. р-нах, по болотам, болотистым лугам. Небольшие растения с прикорневой розеткой лоснящихся, как будто смазанных жиром листьев (отсюда назв.). На листьях головчатые желёзки двух типов: одни, покрытые блестящими капельками липкой слизи, служат для привлечения и ловли насекомых; другие — выделяют протеолитич. фермент, переваривающий белки насекомых. См. рис. 1 в табл. 15.

ЖИТНЯК (*Agropyron*), род многолетних трав сем. злаков. Колоски многоцветковые, в двурядных колосьях. 15 видов, произрастающих в Евразии и Сев. Африке, а также в Австралии и Нов. Зеландии; в СССР — ок. 10 видов, в Европ. части, в Сибири, Ср. Азии и на Кавказе.

Обитают в степях, на сухих лугах, песках, каменистых склонах. В культуре Ж. ширококолосый, или гребенчатый (*A. cristatum*), широко распространённый в лесостепных, степных и полупустынных р-нах Евразии, и узкоколосые виды — Ж. пустынный (*A. desertorum*) и Ж. сибирский, или ломкий (*A. fragile*), — в юж. р-нах России. Ценные пастбищные кормовые растения. Хорошо закрепляют подвижные пески.

ЖОРДАНО́Н (jordanon), термин, обозначающий группу индивидуумов, идентичных морфологически, генетически и экологически, способных константно сохранять свои признаки в культуре. Термин «Ж.» предложил в 1916 Я. Лотси в честь А. Жордана. Последний экспериментально установил, что обычный «линнеевский вид» можно разложить на большое число константных форм. Каждую наследств. форму, выделенную даже по самому незначит. признаку, Жордан считал за «настоящий вид», далее уже неразложимый. Подобный идеально монотипный вид, или Ж., наз. ещё жордановским видом, и часто синонимизируют с понятиями «мелкий вид», «элементарный вид» и т. п. Жордан был убеждённым антиэволюционистом, и его последователи не принимали во внимание всю совокупность особенностей вида в естеств. условиях. Признание Ж. и обычное в этих случаях противопоставление их *линнеону* влечёт за собой выделение огромного числа практически неотличимых друг от друга мелких единиц. В аналитич. систематике культурных растений выделение большого числа внутривидовых единиц имеет существ. значение.

ЖУ́ЖЕЛИЦЫ (Carabidae), семейство жуков подотр. плотоядных. Дл. 1,2—90 мм. Тело обычно продолговатое, усики б. ч. нитевидные, ноги длинные, бегательные. Надкрылья нередко срастаются по шву, крылья бывают недоразвиты. Окраска чаще чёрная, бурая, с металлич. отливом, реже пёстрая. У многих развиты анальные железы, выделяющие защитную жидкость. Личинки с бегательными ногами. Ок. 25 тыс. видов, от арктич. р-нов до тропиков, в СССР — ок. 2300 видов. Обитают в почве и на её поверхности, реже на деревьях, в древесине, муравейниках, термитниках, пещерах. Большинство Ж.— многоядные хищники, питающиеся почвенными беспозвоночными. Так, красотелы поедают гусениц, настоящие Ж. (*Carabus*) истребляют мн. виды насекомых и моллюсков. Растительноядные формы могут повреждать культурные растения, напр. хлебная Ж. (*Zabrus tenebrioides*) опасна для пшеницы. Личинки ряда Ж., напр. бомбардиров,— эктопаразиты куколок др. жуков. Генерация обычно одно- или двухгодовая, реже более длительная. На Ж. проведены исследования по зоогеографии, географич. изменчивости, жизненным формам. Они чутко реагируют на изменения микроклиматич. и почвенно-растит. условий, поэтому используются как биоиндикаторы. 19 видов Ж. в Красной книге СССР. См. также рис. 1, 2, 5, 6, 8, 15 в табл. 28.

● Крыжановский О. Л., Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть и обзор фауны СССР), Л., 1983 (Фауна СССР, Нов. сер. № 128, Жесткокрылые, т. 1, в. 2); Шарова И. Х., Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae), М., 1981.

ЖУЖЖА́ЛА (Bombyliidae), семейство прямошовных короткоусых. Дл. 0,8—30 мм. Св. 4 тыс. видов, распространены широко, наиб. обильны в тропиках и аридных р-нах. В СССР — ок. 1200 видов, в осн. на Ю., напр. траурницы; отд. виды встречаются севернее Карельского перешейка и Якутска, в горах на выс. до 4500 м. Мухи обитают преим. на цветках, на открытых солнечных пространствах. Развитие с гиперметаморфозом. Личинки — паразиты разл. насекомых.

ЖУ́ЖЖАЛЬЦЕ (halterium), парный булавовидный или колбовидный миниатюрный орган двукрылых, а также самцов веерокрылых и червецов. Представляет собой видоизменённые крылья — задние (у двукрылых и червецов) или передние (у веерокрылых). Основание и головка Ж. снабжены большим кол-вом механорецепторных сенсилл. В полёте Ж. колеблются (бьют) с той же частотой, что и крылья, но в противоположной фазе, и функционируют как гироскоп. Удаление Ж. (в эксперименте) у мух мало влияет на частоту и амплитуду взмахов крыльев, продолжительность полёта, но сильно нарушает его стабилизацию, особенно в горизонтальной плоскости.

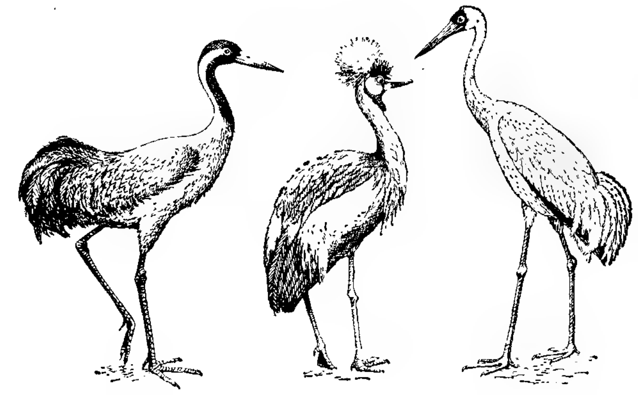
ЖУКИ́-НОСОРО́ГИ (*Oryctes*), род жуков подсем. дупляков. Дл. 25—50 мм. Тело тёмно-каштановое. Характерен резкий половой диморфизм — у самцов зубчатый выступ на переднеспинке и большой рог на голове. Личинки дл. до 80 мм, белые, изогнутые. Св. 10 видов, распространены широко. В СССР — 3 вида, встречаются от тайги до пустынь, на С. часто в парниках, оранжереях. Жуки активны вечером и ночью, летят на свет. Питаются гниющими растениями. Один из наиб. заметных видов энтомофауны СССР — обыкновенный Ж.-н. (*O. nasicornis*) дл. 26—41 мм, нуждается в охране. В Юж. Азии обычен гигантский пальмовый носорог (*O. rhinoceros*), наносящий большой вред кокосовой пальме. См. рис. 31 в табл. 28.

ЖУК-ОЛЕ́НЬ, рогач (*Lucanus cervus*), жук сем. рогачей. Одно из крупнейших насекомых фауны СССР. Самец дл. до 7,5 см (с верх. челюстями), самка — до 5 см. Верх. челюсти самца по форме походят на рога оленя, используются в турнирных боях за самку. Окраска чёрная, надкрылья коричневые. Распространён в широколиств. (преим. дубовых) лесах Европы, Сев. Африки; в СССР — на Украине, Дону, Кавказе. Питается вытекающим из деревьев (гл. обр. дубов) соком; личинки развиваются в гниющей древесине 5—8 лет. В Красной книге СССР. См. рис. 23 в табл. 28.

ЖУЛА́Н (*Lanius collurio*), птица сем. сорокопутовых. Дл. в среднем 17 см. Распространён в Евразии, в СССР — на В. до Томска и Нерчинска. Перелётная птица. Гнездится на лесных опушках или вырубках, на Ю.— в степи в зарослях кустарников. Пение — мелодичное щебетание, включающее имитацию голосов др. птиц. В СССР обитают также близкие виды — сибирский Ж. (*L. cristatus*), в Сибири и на Д. Востоке, и индийский Ж. (*L. vittatus*), в Ср. Азии. См. рис. 2 при ст. *Сорокопутовые*.

ЖУРАВЛЕОБРА́ЗНЫЕ (Gruiformes), отряд птиц. Древняя (известны с эоцена), гетерогенная группа. В отряде выделяют 8 подотрядов, что отражает большое разнообразие входящих групп и их значит. разобщённость — результат длит. эволюции. Ряд орнитологов считает подотряды самостоят. отрядами. Ж.— птицы от мелких (от 30 г) до очень крупных (до 16 кг), преим. наземные. Большинство Ж. связано с болотами или околоводными биотопами, нек-рые живут в сухих степях или полупустынях, очень немногие водные или лесные. 22 сем., в т. ч. 13 современных: мадагаскарские пастушки, австралийские странники, арамовые журавли, трубачи, кагу, солнечные цапли, кариамовые и др.; 88 родов, 214 видов. Отряд в целом распространён всесветно (кроме полярных областей), но большинство сем. имеет огранич. ареал. В СССР — пастушковые, журавлиные, дрофиные, трёхперстковые. Как правило — моногамы, трёхперстковые — полиандры. Птенцы у большинства выводкового типа. Многие — объект охоты. В Красных книгах МСОП (16 видов, 10 подвидов) и СССР (10 видов).

ЖУРАВЛИ́НЫЕ (Gruidae), семейство журавлеобразных. Дл. от 79 до 152 см. Шея и ноги длинные. Пальцы у основания соединены короткой перепонкой, задний палец выше остальных. В полёте вытягивают шею и ноги, как аисты, но в отличие от них не садятся на деревья. Большинство Ж. издаёт громкий трубный крик (резонатором служит удлинённая трахея). Во время линьки перьев крыла птицы не способны к полёту. 14 видов из 5 родов, 10 видов относятся к роду журавли (*Grus*). Распространены широко (исключая Юж. Америку и Антарктиду); в СССР — 7 видов: красавка, серый журавль, стерх, канадский (*G. canadensis*), японский (*G. japonensis*), даурский (*G. vipio*) и чёрный (*G. monacha*) журавли. Населяют открытые биотопы: целинные степи, обширные болота, тундру (распашка степей и осушка болот привели к сокращению численности Ж.). Пары соединяются надолго. В кладке 1—2, реже 3 яйца. Насиживает яйца преим. самка. Птенцы вскоре после вылупления покидают гнездо и кочуют с родителями. Пища растительная и животная. Все виды, кро-



Журавлиные. Слева направо: серый журавль (*Grus grus*); венценосный журавль (*Balearica pavonina*); стерх (*Grus leucogeranus*).

ме канадского журавля, немногочисленны. В СССР и мн. др. странах охота на Ж. запрещена. Существует Междунар. фонд охраны журавлей (США, штат Висконсин). В Красной книге МСОП (6 видов, 2 подвида) и СССР (5 видов).

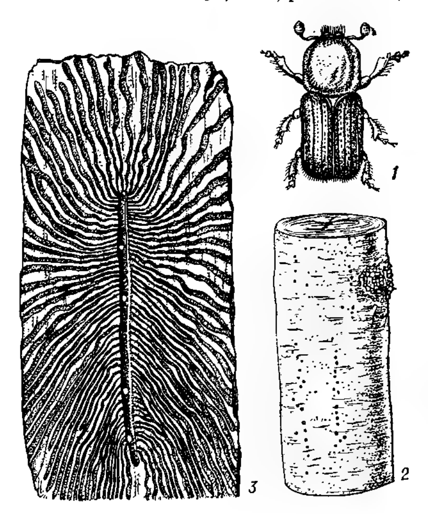
● Журавли в СССР, Л., 1982.

ЖУРЧА́ЛКИ (*Syrphidae*), семейство круглошовных короткоусых. Дл. 5—15 мм, реже — до 25 мм. Ок. 4000 видов, распространены широко, в СССР — ок. 600 видов. Ж. обладают способностью к зависающему полёту. Взрослые Ж. питаются нектаром цветков и медвяной росой, личинки — хищники, детритофаги (развиваются в воде), растительноядные, у ряда видов обитают в гнёздах ос, шмелей, муравьёв, нек-рые — в навозе. Ж.— активные опылители растений, в т. ч. мн. культурных. Личинки Ж., поедающие тлей, регулируют их численность в природе. Ж. рода *Eumerus* повреждают лук.

● Штакельберг А. А., Сем. Syrphidae — Журчалки, в кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР, т. 5, ч. 2, Л., 1970.

З

ЗАБОЛО́ННИКИ (*Scolytus*), род жуков сем. короедов. Дл. 1,5—7 мм, тело чёрное или коричневое. Ок. 200 видов; в СССР — ок. 50 видов, преим. на Ю. и на Д. Востоке. Живут под корой деревьев, б. ч. лиственных (2 вида — на хвойных), прогрызают в лубе ходы, затрагивающие и заболонь. Ряд видов повреждают леса и сады, при массовом размножении ослабляют и даже губят деревья. Наиб. опасны морщинистый З. (*S. rugulosus*) — на плодовых деревьях, берёзовый З. (*S. ratzeburgi*) и З., развивающиеся на вязах (*S. scolytus* и др.); переносят возбудителя голландской болезни ильмовых.



Берёзовый заболонник: *1* — жук; *2* — часть ствола берёзы с отдушинами; *3* — ходы под корой.

ЗА́БОЛОНЬ, наружные молодые, физиологически активные слои древесины, примыкающие к камбию. Отличается от внутр. части — ядра — более светлой окраской, меньшей механич. прочностью, меньшей устойчивостью к поражениям грибами и насекомыми.

ЗАБО́ТА О ПОТО́МСТВЕ, действия животных, обеспечивающие лучшие условия выживания и развития потомства. Иногда З. о п. ограничивается созданием убежища и заготовкой корма (превентивная З. о п.); так, нек-рые осы откладывают яйца на парализованных ими насекомых, служащих личинкам пищей. Более совершенная форма З. о п.— пассивный и активный уход за детёнышами. В первом случае взрослые особи носят с собой яйца или молодых животных в спец. углублениях на коже, в складках, сумках, иногда при этом молодые животные питаются выделениями материнской особи; эта форма встречается у отд. видов иглокожих, ракообразных, моллюсков, скорпионов, пауков, рыб (морской конёк, морская игла), земноводных (жаба-повитуха, пипа), низших млекопитающих (ехидны, сумчатые). При активном уходе взрослые особи устраивают убежище, кормят, обогревают, защищают детёнышей, очищают их тело. Кроме того, мн. птицы и млекопитающие обучают потомство находить пищу, распознавать врагов и т. д. У мн. видов птиц мать пытается отвлечь внимание врага, угрожающего птенцам или кладке; стадо копытных образует кольцо вокруг молодняка, защищая его от нападения хищников. У видов с наруж. оплодотворением З. о п. часто осуществляется самцом (у нек-рых земноводных и рыб), у видов с внутр. оплодотворением — обоими родителями или только самкой, редко одним самцом (см. *Полиандрия*).

Развитие З. о п. в процессе эволюции повышает выживаемость потомства и делает излишней чрезмерную плодовитость. Вместе с тем возрастающая З. о п. влечёт за собой растущее противоречие между потребностями родительской особи и её потомства. Разрешение этого противоречия естеств. отбором в сторону наибольшего прогресса вида В. А. Вагнер выразил формулой: «минимум жертв матери — максимум требований потомства».

ЗАВИРУ́ШКОВЫЕ (Prunellidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 12—18 см. Клюв у вершины тонкий, прямой, вогнутый с боков. Питаются мелкими беспозвоночными, зимой — ягодами и семенами. 2 рода, 12 видов, в Евразии и Сев.-Зап. Африке. Обитают в лесотундре, равнинных и горных лесах, в безлесном высокогорье. Песня — негромкая трель. Гнёзда на земле, в скалах, на деревьях и кустах. В кладке 2—7 (обычно 3—4) яиц. Род *Laiscopus* представлен в СССР 2 видами: альпийской (*L. collaris*) и гималайской (*L. himalayensis*) завирушками, обитающими в субальп. и альп. поясах гор, от Карпат и Кавказа до гор Вост. Сибири; род *Prunella* — 6 видами, в т. ч. лесной завирушкой (*P. modularis*), сибирской (*P. montanella*) и др.

ЗАВИТО́К (cincinnus), соцветие (сложный монохазий), в к-ром спирально закручена более молодая часть с нераспустившимися цветками. В З. от гл. оси (ветви), несущей один цветок, ниже отходит др. одноцветковая ось, от неё в ту же сторону — ось 3-го порядка и т. д. З. характерен для сем. бурачниковых (зверобой, медуница, окопник). См. рис. 14б в табл. 18.

ЗАВРОПТЕРИ́ГИИ, з а у р о п т е р и г и и (Sauropterygia), отряд вымерших морских синаптозавров. Известны из мезозоя всех материков, кроме Антарктиды. Появились в триасе, достигли расцвета в юре и раннем мелу; в конце мела полностью вымерли. Дл. от 0,5 до 15 м. Туловище широкое, обычно бочонковидное; кожного панциря, исключая систему брюшных рёбер, нет. Череп низкий и широкий, одна верхняя височная яма, ноздри смещены к глазницам. Нёбных зубов у большинства нет. Челюстные зубы тонкие, передние (хватательные) удлинённые. Конечности пятипалые, ластовидные, обычно с выраженной гиперфалангией. У большинства З. резко увеличено число шейных позвонков (от 13 до 76). Хищники. 2 подотряда: нотозавры и плезиозавры. Изучение З. позволило установить существование с начала триаса ряда стадий, ведущих от амфибиотических пресмыкающихся к чисто мор. формам.

ЗА́ВЯЗЬ (ovarium), нижняя утолщённая полая часть пестика в цветке растений. В полости З. находятся одна или неск. (иногда много) семяпочек, из к-рых после оплодотворения образуются (завязываются) семена. Сама З. при этом превращается в плод. В зависимости от взаиморасположения З. и др. частей цветка различают в е р х н ю ю — располагается свободно на цветоложе, стенки её образованы только плодолистиками (напр., у лютиковых, злаков) и н и ж н ю ю — полностью обрастает тканями цветочной трубки или цветоложа (напр., у сложноцветных, орхидных, кактусовых). Промежуточный вариант наз. п о л у н и ж н е й З. (напр., у нек-рых камнеломковых).

ЗАГРЯЗНЕ́НИЕ БИОСФЕ́РЫ, комплекс разнообразных воздействий человеческого общества на биосферу, приводящих к увеличению уровня содержания вредных веществ в биосфере, появлению новых хим. соединений, частиц и чужеродных предметов, чрезмерному повышению темп-ры (тепловое З. б.), шума (шумовое З. б.), радиоактивности (радиоактивное З. б.) и т. д. З. б. угрожает здоровью человека и состоянию окружающей среды, ограничивает возможности дальнейшего развития человеческого общества. Практически все стороны совр. деятельности человека влекут те или иные формы З. б. Исходные причины З. б.— стихийный рост пром-сти, энергетики, транспорта, широкая химизация с. х-ва и быта, быстрый рост народонаселения и урбанизация планеты. Ежегодно из недр Земли извлекается более 100 млрд. т различных пород, сжигается ок. млрд. т условного топлива, выбрасывается в атмосферу ок. 20 млрд. т CO_2, ок. 300 млн. т CO, 50 млн. т NO_x, 150 млн. т SO_2, 4—5 млн. т H_2S и др. вредных газов, более 400 млн. т

частиц золы, сажи, пыли; сбрасывается в гидросферу ок. 600 млрд. т пром. и бытовых стоков, ок. 10 млн. т нефти и нефтепродуктов; на разбавление сточных вод расходуется 40% объёма мировых ресурсов устойчивого речного стока; вносится в почву ок. 100 млн. т минеральных удобрений. В биосферу поступает ок. 50% извлечённых из недр металлов, 30% хим. сырья, до 67% тепла, вырабатываемого теплоэлектростанциями. Ежегодно создаются сотни тыс. т невстречавшихся ранее в биосфере хим. соединений (ксенобиотиков и др.), многие из к-рых не поддаются биол. и физ. разрушению. Масштабы З. б. столь велики, что естественные процессы метаболизма и разбавляющая способность атмосферы и гидросферы в ряде р-нов мира не в состоянии нейтрализовать вредное влияние хоз. деятельности человека. Накопление т. н. персистентных (стойких) загрязняющих веществ, к-рые почти не разрушаются в природе (нек-рые пестициды, полихлорбифенилы и др.), а также веществ, имеющих естеств. механизмы разложения или усвоения (удобрения, тяжёлые металлы и др.), в кол-вах, превышающих способность биосферы к их переработке, нарушает сложившиеся в ходе длит. эволюции природные системы и связи в биосфере, подрывает способность природных комплексов к саморегуляции. Экологич. нарушения проявляются в сокращении численности и видового разнообразия растений и животных, в снижении продуктивности лесов и с.-х. угодий, деградации экосистем. Введение в круговорот веществ биосферы млн. т хлорорганич. соединений, в т. ч. пестицидов, приводит к тому, что, с одной стороны, сокращается численность мн. видов животных (особенно рыб и птиц), разрушаются сложившиеся в ходе эволюции трофич. цепи, и следовательно, биоценозы, а с другой — происходит неконтролируемое размножение организмов, легко вырабатывающих устойчивые формы (нек-рые насекомые, микроорганизмы). Загрязнение таких жизненно важных для человека природных ресурсов, как атмосферный воздух, пресная вода, плодородная почва, запасы к-рых на планете ограничены, приобретает глобальный характер. Использование древесины и ископаемого топлива (уголь, нефть) как источника энергии является осн. причиной загрязнения атмосферы вредными газами (CO_2, SO_2, NO_x и др.) и пылью. Глобальный характер загрязнения атмосферы находит выражение в её общей запылённости, в увеличении концентрации CO_2 в воздухе (ежегодный прирост на 0,2%) и др. загрязняющих веществ, что может привести к нарушению озонового экрана, изменению климата Земли. При сжигании топлива, в т. ч. бензина, в биогеохим. циклы включаются не только дополнит. массы окислов углерода, соединений серы, азота, но и большие кол-ва таких загрязняющих биосферу элементов, как ртуть, свинец, мышьяк и др. Вовлечение в пром. и с.-х. произ-во тяжёлых металлов значительно превосходит те количества, к-рые находились в биосферном круговороте за всю предшествующую историю человечества. Соединение окислов азота и серы с водой приводит к выпадению т. наз. кислотных дождей, изменяющих pH среды и приводящих к гибели живые организмы. Загрязнение континентальных и океанических вод углеводородами, возникающими в результате мн. факторов, связанных с добычей и транспортировкой нефти и нефтепродуктов, является одним из осн. видов загрязнения гидросферы. Поступление в водоёмы с.-х., пром. и бытовых стоков стимулирует процессы эвтрофирования, приводящие к ухудшению качества воды (прежде всего дефициту O_2 в ней), исчезновению рыб. Антропогенному эвтрофированию подвергаются большинство озёр и водохранилищ, замкнутые и полузамкнутые моря (Балтийское, Средиземное и др.). Серьёзную опасность для водных биоценозов представляет также тепловое загрязнение (большинство организмов океанич. и континент. вод могут переносить лишь небольшие колебания темп-ры), возникающее вследствие сброса тёплых вод в реки и водоёмы. Весь Мировой океан стал объектом антропогенного воздействия.

Одна из крупных проблем З. б.— радиоактивное загрязнение окружающей среды в результате ядерных испытаний, накопления радиоактивных отходов, а также при авариях на атомных предприятиях (см. *Биологическое действие излучений*). Глобальное радиоактивное загрязнение составляло к середине 70-х гг. более $5{,}5 \cdot 10^{19}$ Бк (беккерелей) в результате ядерных взрывов и более $1{,}9 \cdot 10^{17}$ Бк вследствие поступления в Мировой океан радиоактивных отходов. Наиб. загрязнены районы умеренных широт, особенно в Сев. полушарии. Заключение в Москве в 1963 Договора о запрещении испытаний ядерного оружия в атмосфере, космосе и под водой способствовало уменьшению радиоактивного загрязнения. Вместе с тем возрастающая роль ядерной энергетики ставит новые проблемы защиты от радиоактивного загрязнения.

Т. о., перед обществом стоит актуальная проблема разработки методов и способов сознательного регулирования обмена веществом и энергией между человечеством и биосферой, включения человеческой деятельности в биогеохимические циклы с учётом важнейших закономерностей развития биосферы. Борьба с З. б. прежде всего заключается в экологизации экономики (включая промышленность, энергетику, транспорт, с. х-во) путём развития безотходной и малоотходной технологии, перехода на циклическое использование ресурсов, в т. ч. водных, и др. мер. Одновременно необходима экологизация права и сознания людей. Успешное развитие в этом направлении требует прежде всего исключения возможности глобальной ядерной войны и прекращения гонки вооружений. В социалистич. странах борьба с З. б. входит в планы социально-экономич. развития и является частью партийно-государств. политики в области совершенствования экономики и планирования нар. х-ва. В СССР за пятилетие (1976—80) сброс загрязнённых сточных вод в поверхностные водоёмы снижен почти на 20%; введены в действие системы оборотного водоснабжения общей мощностью более 120 млн. м³ оборотной воды в сутки; построены и сданы в эксплуатацию сооружения для очистки сточных вод на 37 млн. м³ в сутки; за пятилетку (1980—85) объём сброса в водные источники неочищенных и недостаточно очищенных сточных вод сократился на 44%. Охрана окружающей среды от загрязнения является частью проблемы охраны природы. Общая сумма затрат на охрану природы и рациональное использование природных ресурсов составила в СССР в 1981—84 гг. ок. 34 млрд. руб. В капиталистических странах возможности борьбы с З. б. (особенно в частном секторе) ограничены. Они сводятся преимущественно к законодательным ограничениям и системе штрафов. Глобальный характер З. б. усиливает роль международных соглашений и конвенций по борьбе с З. б. См. также ст. *Охрана природы*, *Биогеохимические циклы*, *Биосфера*. *Мониторинг*.

● Ковда В. А., Биогеохимические циклы и их нарушение человеком, М., 1976; Бертокс П., Рэдд Д., Стратегия защиты окружающей среды от загрязнений, пер. с англ., М., 1980; Круговорот веществ в природе и его изменение хозяйственной деятельностью человека, М., 1980; Никитин Д. П., Новиков Ю. В., Окружающая среда и человек, М., 1980; Рамад Ф., Основы прикладной экологии, пер. с франц., Л., 1981; Экономические проблемы рационального природопользования и охраны окружающей среды, М., 1982; Тинсли П., Поведение химических загрязнителей в окружающей среде, пер. с англ., М., 1982; Кислотные дожди, Л., 1983; Израэль Ю. А., Экология и контроль состояния природной среды, 2 изд., М., 1984.

ЗАДНЕЖА́БЕРНЫЕ (Opisthobranchia), подкласс мор. брюхоногих моллюсков. Известны с раннего карбона. Тело сильно вытянуто в длину и сжато с боков или сплющено от спины к брюху. Нога часто видоизменённая — её боковые стороны могут разрастаться в крыловидные лопасти (параподии), служащие для плавания; иногда редуцирована. По бокам спины часто кожные выросты (вторичные жабры). Мантийный комплекс сдвинут назад по правой стороне тела (отсюда назв.). Раковина у большинства обрастает мантией и в разной степени редуцирована, у одних исчезает или отбрасывается на стадии личинки, у других — двустворчатая (бертелиния слизень — *Bertelinia limax*). У ряда форм на голове парные кожные выросты (ринофоры), к-рые служат органами хеморецепции. 12 отрядов (по др. системе, 4): голожаберные, крылоногие, Anaspidea (напр., морские зайцы) и др.; ок. 13 000 видов. Распространены на всех глубинах Мирового ок., немногие — в пресных водах. В СССР ок. 100 видов, в Чёрном, северных и дальневост. морях. Гермафродиты (за редчайшими исключениями) с внутр. оплодотворением. У большинства развитие через планктонную личинку (велигер). Хищники и растительноядные. Донные (большинство) и планктонные формы (последние служат пищей рыбам и усатым китам). См. рис. 14, 24 в табл. 31 и рис. 9, 10, 28 в табл. 32, а также рис. 1 при ст. *Брюхоногие*.

ЗА́ДНИЙ МОЗГ (metencephalon), часть головного мозга позвоночных, включающая варолиев мост и мозжечок. Расположен между продолговатым и средним мозгом. См. *Головной мозг*.

ЗА́ЙЦЕВЫЕ (Leporidae), семейство зайцеобразных. Дл. тела до 75 см. Задние конечности обычно значительно длиннее передних. Хвост короткий. Уши длинные. 10 родов, 45—47 видов. Ареал соответствует ареалу отряда. В СССР — на всей территории 4 вида рода зайцев (*Lepus*), в т. ч. русак, беляк, толай и 1 вид рода кроликов. Образ жизни сумеречный и ночной. Передвигаются обычно прыжками, со скоростью до 70 км/ч. Есть полуводные и лазающие формы. Держатся поодиночке. 2—5 помётов в год по 2—8 (до 15) детёнышей. У видов, живущих в норах, детёныши рождаются слепые, голые и беспомощные, у видов, не устраивающих постоянных убежищ, детёныши зрячие, покрытые шерстью, способные к самостоят. передвижению. Численность резко колеблется по годам. Охотничье-промысловые животные. Могут наносить

ущерб с.-х. и лесному х-ву. 4 вида в Красной книге МСОП.

ЗАЙЦЕОБРА́ЗНЫЕ (Lagomorpha), отряд млекопитающих. До сер. 20 в. З. обычно считали подотрядом (двупарнорезцовые — Duplicidentata) отр. грызунов. Однако сходство З. с грызунами конвергентное, а не дивергентное. Произошли З., очевидно, от примитивных насекомоядных в позднемеловую эпоху. Наиб. древние остатки — в отложениях верхнего палеоцена. Передние конечности 5-, задние 4 палые. Для нек-рых видов характерна сезонная линька с изменением цвета и структуры волосяного покрова. В верх. челюсти 2 пары резцов; более крупные — передние, растут постоянно. Эмаль на их передней поверхности значительно толще, чем на задней, и поэтому зубы стираются неравномерно и режущий край всегда острый. Характерно строение слепой кишки — со спиральными складками. Пища обычно дважды проходит через пищеварит. тракт (копрофагия). 4 сем., в т. ч. 2 современных: пищуховые и зайцевые; ок. 65 видов. Отсутствуют лишь в Антарктиде, юж. частях Юж. Америки, на Мадагаскаре и мн. др. островах. Зайцевые акклиматизированы в Австралии, Нов. Зеландии и на нек-рых океанич. островах. Местообитание — от арктических тундр до тропических лесов и пустынь, в горах — включая альпийский пояс.

● Гуреев А. А., Зайцеобразные (Lagomorpha), М.— Л., 1964 (Фауна СССР, т. 3, в. 10).

ЗАКА́ЗНИК, временно охраняемая природная территория (акватория), на к-рой сохраняют определ. виды растений и животных, геол. объекты, элементы ландшафта и др. В отличие от *заповедников* организуются на землях предприятий сельского, лесного, рыбного и др. х-в, обычно сроком на 10 лет. Хоз. деятельность в З. допускается лишь в той мере, в какой это не наносит вреда охраняемым объектам (охотничье-промысловым животным, гнездовьям, местам линьки и зимовок птиц, нерестилищам и местам нагула рыб, ценным лесным участкам и пр.). В СССР (1983) ок. 3 тыс. З. общей площадью ок. 29 млн. га. З. существенно дополняют систему заповедников, обеспечивая сохранение флористич. и фаунистич. богатства страны и мн. природных достопримечательностей (напр., Васильсурские дубравы в РСФСР, метеоритные кратеры Каали в Эст. ССР и мн. др.).

ЗАМАНИ́ХА, оплопанакс (*Oplopanax*), род листопадных кустарников сем. аралиевых. Выс. ок. 1 м. Ствол, ветви и листья покрыты игольчатыми ломкими шипами. Листья крупные, цветки мелкие, зеленовато-жёлтые, обоеполые и тычиночные, в метельчатых соцветиях. 3 вида, один из них на З. Сев. Америки, два — в Вост. Азии. В СССР 1 вид — З. высокая (*O. elatus*), на Ю. Приморского края; встречается также на п-ове Корея; растёт в елово-пихтовых лесах, иногда образует заросли, теневынослива, размножается семенами и укореняющимися стеблями, содержит эфирные масла, сапонины, алкалоиды, в листьях — гликозиды; лекарств. (корни и корневища) и декор. растение. В Красной книге СССР. См. рис. 3 при ст. *Аралиевые*.

ЗАМБА́Р (*Cervus unicolor*), млекопитающее рода оленей. У самцов сильно отогнутые назад рога, с небольшим числом отростков, обычно не больше трёх. Окраска тёмно-коричневая, низ более светлый. Дл. тела 125—135 см, масса до 300 кг. Распространён в Юж. и Юго-Вост. Азии. Обитает преим. в горных лесах. Ведёт ночной образ жизни. Самка рождает 1 детёныша. Объект охоты.

ЗАМО́Р, массовая гибель водных животных, вызываемая значит. уменьшением кол-ва растворённого в воде кислорода (до 5—30% нормального насыщения). Обычно содержание кислорода падает в водоёмах, богатых органич. веществами (напр., болотные воды), в стоячих водах при массовом развитии водорослей (цветение воды) и зоопланктона, а также в результате загрязнения водоёмов сточными водами. В пресных водоёмах З. чаще отмечается зимой (с января по апрель), а летом — в ночное время, в тихую, тёплую погоду. В высокоинтенсивных, удобряемых прудовых рыбоводных х-вах недостаток кислорода является гл. фактором, лимитирующим рост рыбопродуктивности. Т. о., явление З. связано с чрезмерным эвтрофированием водоёмов. Иногда З. бывают в морях и крупных реках. К недостатку кислорода наиб. чувствительны нек-рые водяные клопы, рыбы (лососёвые, осетровые, окунёвые), раки, моллюски (перловица, беззубка). Осн. способы борьбы с З.— насыщение воды кислородом и защита водоёма от сброса в него органич. и др. веществ. Иногда З. неправильно наз. массовые отравления рыб и др. водных организмов ядохимикатами, токсич. веществами сточных вод, выделениями фито- и бактериопланктона.

ЗАПОВЕ́ДНИК, охраняемая природная территория (акватория), на к-рой сохраняется в естеств. состоянии весь природный комплекс — типичные или редкие для данной зоны ландшафты, редкие и ценные виды животных и растений и пр. Гл. задача З.— сохранение и восстановление эталонных природных экосистем, а также свойственного для данного региона генофонда организмов. В СССР терр. З. навечно изымаются из хоз. пользования; в З. запрещены всякая охота, ловля животных, пастьба скота, рубки деревьев, сбор разл. растений, сенокошение и пр.

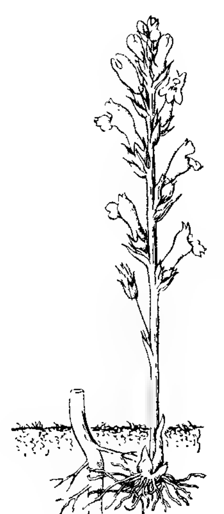
Первыми З. России были Лагодехский и Морицсала (1912), Кедровая Падь и Баргузинский (1916) и нек-рые др. В СССР фундамент заповедного дела заложили декреты «О земле» (1917), «О лесах» (1918), «Об охране памятников природы, садов и парков» (1921). В 1919 с одобрения В. И. Ленина был организован Астраханский заповедник, в 1920 Лениным был подписан декрет об учреждении Ильменского заповедника. Благодаря заповеданию сохранены мн. виды редких животных, в т. ч. зубр, кулан, горал, уссурийский тигр, выхухоль, гага и др., восстановлена до промыслового уровня численность соболя, бобра, неск. видов оленей; в З. сохраняются кедровые леса Сибири и Д. Востока, буковые леса Кавказа, ореховые леса и фисташковые рощи Туркмении, участки целинных степей, а также мн. ценные плодовые, лекарств. и технич. растения — аралия, тисс, бархатное дерево, женьшень и др.

З.— н.-и. учреждения охраны природы. В них ведутся многолетние стационарные исследования по программе «Летопись природы», выявляются взаимосвязи между отд. элементами природного комплекса, изучается экология мн. видов растений и животных, в большинстве З. имеются музеи природы. Многие З. участвуют в выполнении междунар. программ в рамках СЭВ, ЮНЕСКО и в двухсторонних соглашениях с рядом стран по темам охраны природы. В СССР (1985) имеется 150 заповедников (в т. ч. 13 нац. парков и один морской З.) общей пл. ок. 16 млн. га; 17 из них получили статус *биосферного заповедника*. Распространённые за рубежом национальные (природные и народные) парки и резерваты по своему режиму только отчасти сходны с З. СССР, поскольку в них широко практикуется туризм и отдых населения.

● Охраняемые природные территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследований, М., 1983; Заповедники СССР, М., 1984.

ЗАПЯ́СТЬЕ (carpus), проксимальный отдел кисти наземных позвоночных, расположенный между предплечьем и пястью. У древних наземных позвоночных (стегоцефалов) и хвостатых земноводных З. состояло из серии маленьких губчатых костей, расположенных в 3 ряда (3 в проксимальном, 4 в среднем и 5 в дистальном рядах). При перестройках З. в ходе эволюции происходило слияние одних элементов и исчезновение других. У человека З. состоит из 8 костей, расположенных в 2 ряда, в каждом из к-рых по 4 кости. См. рис. при ст. *Кисть*.

ЗАРАЗИ́ХА (*Orobanche*), род бесхлорофильных одно-, дву- или многолетних трав сем. заразиховых порядка норичниковых. Стебли светло-бурые, желтоватые, розоватые или синеватые, мясистые, с чешуевидными листьями. Корни превращены в гаустории, присасывающиеся к корням растений, на к-рых З. паразитирует. Цветки в колосовидном соцветии, опыляются пчёлами, мухами, возможно и самоопыление. Плод — многосемянная (до 2 тыс. семян) коробочка. Ок. 150 видов, в умеренных и субтропич. поясах; в СССР — св. 80 видов, преим. в юж. р-нах. З. подсолнечная, или волчок (*O. cumana*), паразитирует на подсолнечнике и др. сложноцветных, на томате и табаке, З. ветвистая (*O. ramosa*) — на конопле, табаке и др. культурах, З. египетская (O. *aegyptiaca*) — на бахчевых культурах, З. жёлтая (*O. lutea*) — на люцерне и клевере.



Заразиха ветвистая на корнях конопли.

ЗАРО́ДЫШ у животных, или эмбрион (греч. émbryon), организм в ранний (эмбриональный, зародышевый) период развития — от оплодотворения яйца до выхода из оболочек или рождения. См. *Зародышевое развитие*.

ЗАРО́ДЫШЕВАЯ ПЛА́ЗМА, зачатковая плазма, материальная субстанция ядер половых клеток, определяющая совокупность наследств. задатков организма. Концепция З. п. предложена А. Вейсманом (1883—85) и лежит в основе разработанного им эволюционного учения (неодарвинизма). Вейсман резко разграничил тело организма, его сому, клетки к-рой стареют и умирают, и половые клетки, к-рые не изменяются в течение всей жизни, до созревания сохраняют З. п. полностью и обеспечивают непрерывность её передачи (её потенциальное бессмертие) из поколения в поко-

ление (см. *Зародышевый путь*). Поэтому никакие возникающие в соматич. клетках изменения не могут передаться потомству, т. к. не могут отразиться в З. п. Новые наследств. изменения возникают лишь под влиянием непосредств. воздействия на З. п., они и передаются потомству по наследству. Вейсман впервые ясно сформулировал вопрос о наследовании приобретённых признаков и дал на него отрицат. ответ. В 1891 Вейсман локализовал З. п. в хромосомах. Разработанная им иерархия гипотетических наследств. единиц включала: б и о ф о р ы, определяющие каждое отд. свойство клеток; д е т е р м и н а н т ы, каждый из к-рых определяет совокупность клеток к.-л. типа; и д ы, объединяющие все типы детерминантов, необходимые для образования целого организма. Разл. иды, представляющие все формы предков, образуют и д а н т ы, отождествлённые Вейсманом с хромосомами. При редукционном делении происходит обмен идами между хромосомами; они рекомбинируются и попадают к разл. потомкам, определяя их наследств. разнообразие. Несмотря на свою гипотетичность, учение Вейсмана оказало большое влияние на развитие биологии и предвосхитило мн. положения совр. генетики.

● Роменс Д., Наследственность (Критическое изложение теории Вейсмана), [пер. с англ.], СПБ, 1894.

ЗАРО́ДЫШЕВОЕ РАЗВИ́ТИЕ, э м б р и о н а л ь н о е р а з в и т и е, э м б р и о г е н е з, развитие животного организма, происходящее внутри яйцевых оболочек вне материнского организма или внутри него в зародышевых оболочках. З. р. следует за предзародышевым развитием (оогенез, сперматогенез) и предшествует послезародышевому (постэмбриональному) развитию. Выход из оболочек или рождение у разных групп животных происходит на разл. стадиях развития. Так, у иглокожих и нек-рых земноводных зародыши выходят из оболочек очень рано, превращаясь в личинок; осн. процессы их развития проходят в послезародышевый период. У животных с разной биологией размножения (кол-во яиц, тип осеменения, продолжительность З. р., источники питания зародыша, степень заботы о потомстве) строение яйца и характер З. р. значительно различаются (рис. 1 и 2). Зародыши разных групп животных имеют большее сходство между собой, чем взрослые организмы, т. к. эволюц. изменения больше затрагивают поздние стадии развития. Т. о., ход З. р. до нек-рой степени отражает процесс эволюции (см. *Биогенетический закон*). Однако это сходство относительно, г. к. уже с самых ранних стадий развития зародыши приспособлены к специфической для каждого вида окружающей среде.

В ходе З. р. из одной внешне недифференцированной клетки (зиготы) в результате упорядоченной последовательности изменений образуется многоклеточный организм, способный к самостоят. существованию. З. р. начинается с момента оплодотворения (при партеногенезе — активации яйца) и складывается из делений дробления, гаструляции, органогенеза и становления функций тканей и органов. В процессе дробления происходит равнонаследственное деление ядер, но неравное распределение цитоплазмы, к-рая несколько различна в разных частях яйца (ооплазматич. сегрегация); эти первичные различия в цитоплазматич. окружении ядер определяют начальные этапы дифференцировки зародыша. Во время гаструляции путём морфогенетич. движений происходит обособление зародышевых листков и складывается общий план строения организма, сходный даже

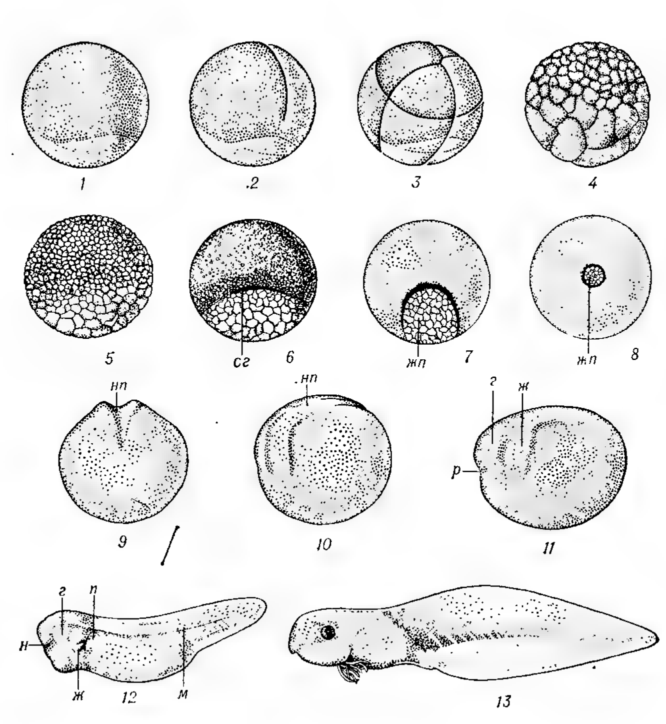
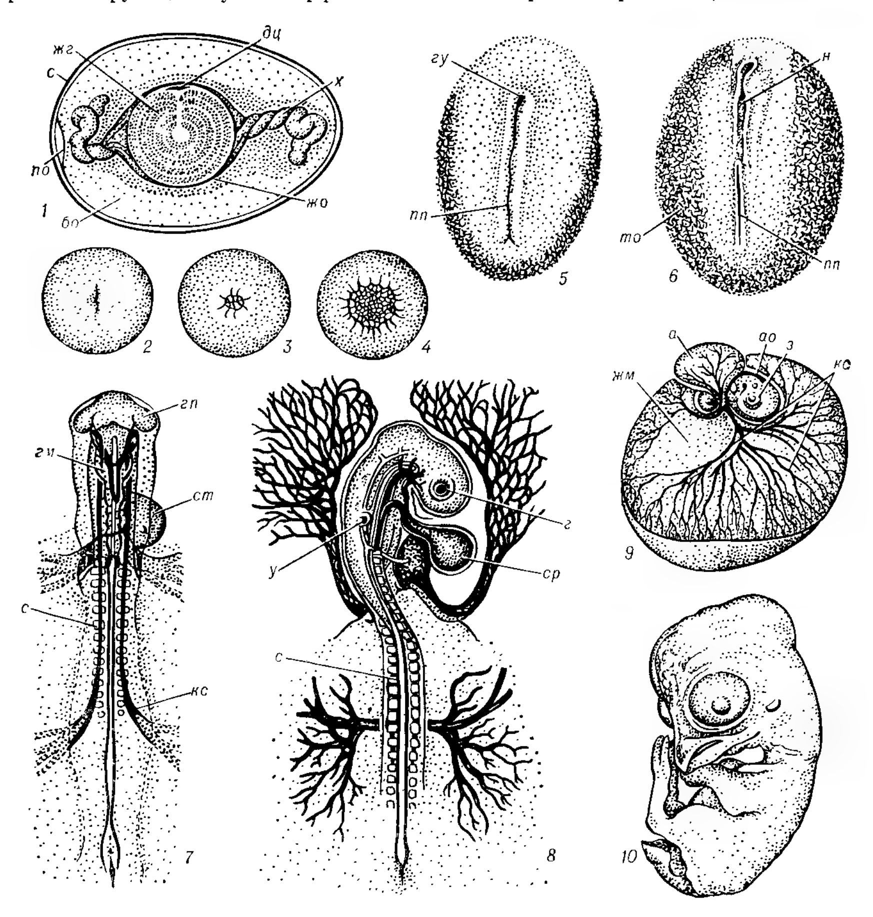


Рис. 1. Зародышевое развитие лягушки: *1* — оплодотворённое яйцо, видны отличающиеся по окраске зоны цитоплазмы; *2—5* — деления дробления яйца на бластомеры: стадии двух (*2*), восьми (*3*) бластомеров, крупноклеточной (*4*) и мелкоклеточной (*5*) бластулы; *6—8* — гаструлы: ранняя (*6*), средняя (*7*) и поздняя (*8*); *сг* — спинная губа бластопора — индуктор нервной системы, *жп* — желточная пробка — часть энтодермы, ещё оставшаяся снаружи; *9—10* — стадия нейрулы, вид сзади (*9*) и сбоку (*10*); *нп* — нервная пластинка — зачаток головного и спинного мозга; *11* — зародыш на стадии образования основных систем органов: будущие жабры (*ж*), глаз (*г*), рот (*р*); *12* — более поздняя стадия развития, различимы зачатки глаза (*г*), носа (*н*), жабр (*ж*), почки (*п*), мышц спины (*м*); *13* — подвижная личинка — головастик; у основания хвоста — зачатки задних конечностей.

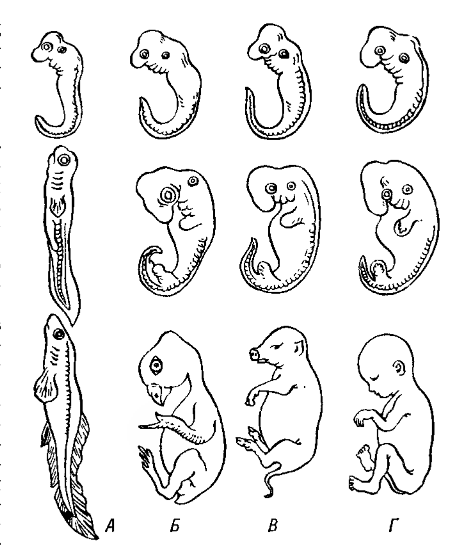


у отдалённых групп животных. В период органогенеза в зародышевых листках вычленяются зачатки тканей и систем органов, крупные зачатки дифференцируются на более мелкие и специализированные.

З. р. в целом определяется наследств. аппаратом клеток. Отдельные гены кодируют строение белков, к-рые, в свою очередь, определяют возникновение всех признаков организма и тем самым весь процесс З. р. Клетки зародыша получают при делении полный набор генов, но в каждой ткани функционирует только часть из них, определяющая синтез специфических для данной ткани белков. Функция генов осуществляется ещё в предзародышевом развитии, она определяет возникновение структур яйца, а также синтез белка на ранних стадиях З. р. Роль мн. генов и белков в дифференцировке зародыша известна, так, напр., гемоглобин синтезируется в дифференцирующихся эритроцитах, а миозин — в мышечных клетках, тубулин и актин в клетках входят в состав микротрубочек и микрофиламентов, к-рые, в свою очередь, влияют на форму клеток, их движения и поведение в З. р. Механизмы, определяющие включение и выключение генов в развитии, полностью ещё неизвестны. Неизвестно также, как функция определ. генов и синтез соотв. белков приводят к формированию сложных морфологич. структур или таких признаков, как наследуемые формы поведения.

● Корочкин Л. И., Взаимодействие генов в развитии, М., 1977; Зуссман М., Биология развития, пер. с англ., М., 1977; Нейфах А. А., Тимофеева М. Я., Проблемы регуляции в молекулярной биологии развития, М., 1978; Дьюкар Э., Клеточные взаимодействия в развитии животных, пер. с англ., М., 1978.

ЗАРО́ДЫШЕВОЕ СХО́ДСТВО, эмпирическое обобщение К. М. Бэра (1828), т. н. закон З. с.: в онтогенезе всех животных сначала выявляются признаки высших таксономич. категорий (типа, класса), в ходе дальнейшей эмбриональной дифференцировки развиваются особенности отряда, семейства, рода, вида и особи. В силу этой закономерности представители разных групп организмов (напр., классов подтипа позвоночных) на ранних стадиях эмбриогенеза обычно более сходны друг с другом, чем взрослые особи. Напр., в онтогенезе курицы прежде всего обозначаются характерные черты типа хордовых, позднее — подтипа позвоночных, затем класса птиц, отряда курообразных и т. д. В основе действия закона З. с. лежит бо́льшая жизнеспособность тех мутантов, у к-рых фенотипич. эффект мутаций проявляется на более поздних стадиях онтогенеза; рано проявляющиеся мутации чаще приводят к нарушениям работы сложных корреляционных систем в развивающемся организме, что



Последовательные стадии развития зародышей рыбы (*А*), курицы (*Б*), свиньи (*В*), человека (*Г*).

ведёт к гибели зародыша. Поэтому онтогенез в целом проявляет тенденцию оставаться консервативным (особенно на ранних стадиях). З. с. разных видов есть следствие их филогенетич. родства и указывает на общность происхождения, что впервые подчеркнул Ч. Дарвин. Существенно нарушать З. с. могут *ценогенезы* и *филэмбриогенезы*. См. также *Биогенетический закон.*

ЗАРО́ДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ́ (folia embryonal), зародышевые пласты, слои тела зародыша многоклеточных животных, образующиеся в процессе гаструляции и дающие начало разным органам и тканям. У большинства организмов образуются три З. л.: наружный — эктодерма, внутренний — энтодерма и средний — мезодерма. У амниот различают зародышевые и внезародышевые эктодерму, энтодерму и мезодерму. Последние участвуют в образовании зародышевых оболочек. Производные эктодермы выполняют в осн. покровную и чувствит. функции, производные энтодермы — функции питания и дыхания, а производные мезодермы — связи между частями зародыша, двигательную, опорную и трофич. функции. Одноимённые З. л. у разных групп животных могут иметь наряду с чертами сходства также и существ. различия, связанные с приспособлением их к разным условиям развития (см. *Гаструляция*). Учение о З. л.— одно из осн. обобщений эмбриологии — сыграло большую роль в истории биологии. На заре эмбриологии К. Ф. Вольф (1768—69) описал у куриного зародыша образование одного из них и превращение его в кишечную трубку, что послужило доказательством теории эпигенеза. Х. Пандер (1817) открыл факт образования трёх З. л., а К. М. Бэр (1828—37) описал З. л. у разных групп позвоночных, после чего образование З. л. стало рассматриваться как первый признак дифференцировки зародыша. В период создания клеточной теории открытие клеточного строения З. л. позволило говорить о клеточном строении организма животных на всех стадиях развития и о том, что клетки образуются только путём деления. В период становления эволюц. учения Ч. Дарвина открытие З. л. в развитии не только позвоночных, но и беспозвоночных (А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, Э. Геккель) явилось важным доказательством единства происхождения и эволюции всех животных. Позднее учение о З. л. благодаря использованию методов эксперим. эмбриологии обогатилось новыми данными: установлено положение материала разных З. л. на стадии бластулы (см. *Презумптивные зачатки*), изучено перемещение материала З. л. в процессе гаструляции и нейруляции (см. *Морфогенетические движения*), выяснены свойства материала разных З. л., их способность к дифференцировке на стадии бластулы и в период гаструляции (см. *Индукция, Детерминация*). См. рис. при ст. *Зародышевые оболочки, Мезодерма.*

ЗАРО́ДЫШЕВЫЕ ОБОЛО́ЧКИ, оболочки у зародышей нек-рых беспозвоночных и всех высших позвоночных, обеспечивающие жизнедеятельность зародыша и защиту его от повреждений,— амнион, хорион, аллантоис. Образуются за счёт внезародышевых частей *зародышевых листков.* В отличие от яйцевых оболочек, З. о. развиваются не при созревании яйца, а во время зародышевого развития и являются *провизорными органами.* Амнион формируется либо боковыми складками внезародышевой эктодермы и мезодермы (наруж. листком боковых пластинок), к-рые приподнимаются и смыкаются над зародышем, либо путём образования полости среди зародышевых клеток, постепенно преобразующихся в окружающую зародыш оболочку. Амнион заполнен жидкостью и предохраняет зародыш от высыхания, защищает его от соприкосновения с др. оболочками, иногда очень плотными (напр., скорлупа яйца), и от механич. повреждений. Наруж. стенка амниотич. складок образует хорион (имеется лишь у амниот). У пресмыкающихся и птиц эту З. о. обычно наз. серозой. У млекопитающих хорион непосредственно контактирует со стенкой матки, обеспечивая обмен веществ между организмом матери и плодом; он закладывается на ранней стадии развития (когда зародыш представлен ещё бластоцистой), образуется из окружающих бластоцисту клеток — трофобласта, к-рый затем подстилается внезародышевой мезодермой. Хорион имеет ворсинки, к-рые вначале представляют собой разрастания клеток трофэктодермы в тканях матки (первичные ворсинки). После врастания в них сосудов аллантоиса (вторичные ворсинки) они образуют плодную часть плаценты. Аллантоис (имеется лишь у амниот) закладывается как вырост заднего отдела кишечной трубки зародыша. У пресмыкающихся и птиц в результате срастания мезодермальных слоёв хорио-

Рис. 2. Зародышевое развитие курицы: *1* — разрез куриного яйца; в верхней (анимальной) области собственно яйцеклетки имеется диск свободной от желтка цитоплазмы (*дц*), в котором начинается развитие зародыша; *жг* — слои желточных гранул; *жо* — желточная оболочка; *бо* — белковая оболочка; *по* — подскорлуповая оболочка; *с* — скорлуповая оболочка; *х* — холаза; *2—4* — зародышевый диск (вид сверху) на последовательных стадиях делений дробления; *5* — зародышевый диск после 16 часов инкубации; гаструляция, видна первичная полоска (*пп*), в передней части которой — гензеновский узелок (*гу*) — зачаток хорды; *6* — после 21 часа инкубации; нейруляция, виден зачаток нервной системы — нервный желобок, окружённый нервными валиками (*н*), в тёмной области (*то*) образуются клетки крови и кровеносные сосуды; *7* — зародыш после 33 часов инкубации; на переднем конце нервной трубки расширения — глазные пузыри (*гп*) и пузыри головного мозга (*гм*), образовались пульсирующий зачаток сердца — сердечная трубка (*ст*) и кровеносные сосуды (*кс*), вдоль зачатка спинного мозга располагаются сомиты (*с*); *8* — зародыш после 48 часов инкубации, видны зачатки глаза (*г*) и уха (*у*), хорошо развиты сердце (*ср*) и сосуды, много сомитов; *9* — общий вид яйца без скорлупы и белковой оболочки на 6-й день инкубации; виден зародыш (*з*), лежащий в амниотической полости и окружённый амниотической оболочкой (*ао*), почти весь желток окружён стенкой желточного мешка (*жм*) с сетью кровеносных сосудов (*кс*), от зародыша отходит пузыревидный вырост — аллантоис (*а*); *10* — зародыш на 10-й день инкубации.

на и аллантоиса образуется хориоаллантоис, по форме напоминающий мешок, к-рый сильно разрастается и покрывает снаружи амнион и желточный мешок. Снабжённый большим кол-вом кровеносных сосудов, хориоаллантоис служит эмбриональным органом дыхания и для сбора продуктов обмена веществ зародыша (преим. мочи). У млекопитающих аллантоис невелик, в его мезенхиме образуются сосуды пуповины. На более поздних стадиях развития из внутризародышевой части аллантоиса образуется мочевой пузырь (у млекопитающих) или формируется клоака (у птиц и пресмыкающихся).

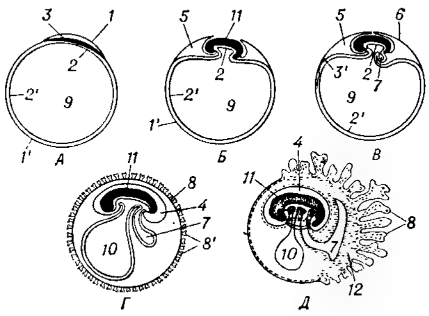
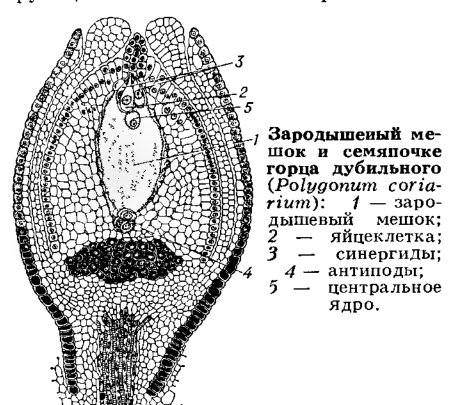


Схема развития зародышевых оболочек у млекопитающих: *А* — *Д* — пять последовательных стадий; *1* — эктодерма; *1'* — внезародышевая эктодерма; *2* — энтодерма; *2'* — внезародышевая энтодерма; *3* — мезодерма; *3'* — внезародышевая мезодерма; *4* — амниотическая полость; *5* — амниотические складки; *6* — трофобласт; *7* — аллантоис; *8* — хорион; *8'* — ворсинки хориона; *9* — полость желточного мешка; *10* — желточный мешок; *11* — зародыш; *12* — мезодерма аллантоиса.

ЗАРО́ДЫШЕВЫЙ МЕШО́К (sacculus embryonalis), центральная часть семяпочки цветковых растений, в к-рой развивается яйцеклетка и происходит двойное оплодотворение. По происхождению и функции З. м.— жен. гаметофит. Типичный З. м. развивается из одной гаплоидной клетки (мегаспоры), к-рая, сильно разрастаясь, делится трижды и превращается в 7-клеточное 8-ядерное тело с упорядоченным расположением клеток: одна центр. двуядерная и по 3 одноядерных у противоположных полюсов. У микропилярного полюса дифференцируется яйцевой аппарат с одной крупной яйцеклеткой и двумя менее развитыми вспомогат. клетками — синергидами. У халазального полюса — 3 одинаковых антиподы. В дальнейшем полярные ядра центр. клетки сливаются, образуя диплоидное центральное (вторичное) ядро З. м. После оплодотворения из зиготы развивается зародыш, а из центр. клетки с триплоидным ядром — эндосперм семени. Различают до 16 типов З. м.



Зародышевый мешок и семяпочке горца дубильного (*Polygonum coriarium*): *1* — зародышевый мешок; *2* — яйцеклетка; *3* — синергиды; *4* — антиподы; *5* — центральное ядро.

ЗАРО́ДЫШЕВЫЙ ПУТЬ, зачатковый путь, ряд поколений клеток от первичных половых клеток зародыша до гамет. Понятие З. п. было разработано М. Нуссбаумом (1880) и А. Вейсманом (1885), согласно к-рому половые клетки образуются на самых ранних этапах развития зародыша и в своих ядрах содержат зародышевую плазму — носителя наследств. свойств организма, обеспечивая этим непрерывность её передачи в смене поколений. Раннее образование половых клеток установлено у мн. животных. Так, у аскариды, ракообразных, насекомых и земноводных первичные половые клетки (ППК) обособляются уже в процессе первых стадий дробления, у млекопитающих — в эпибласте, у большинства животных конкретные стадии обособления ППК не известны. При уничтожении ППК УФ-облучением, прижиганием и т. д. (напр., у членистоногих, земноводных, птиц) половые железы не формируются или, в случае их образования, они стерильны. У позвоночных ППК (единств. источник половых продуктов), возникающие вне гонад и задолго до их формирования, в дальнейшем в результате сложной миграции заселяют целомич. эпителий гонад. ППК обладают морфологич. и биохимич. особенностями по сравнению с соматич. клетками. У млекопитающих они отличаются высокой активностью щелочной фосфатазы, у нек-рых пресмыкающихся — большим кол-вом полисахаридов и т. д. У насекомых, низших ракообразных и нек-рых земноводных в особом участке цитоплазмы яйца содержатся специфич. гранулы, к-рые затем обнаруживаются только в клетках З. п. и являются маркёрами ППК. См. *Гаметогенез.*

● Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных, пер. с франц., Л., 1968; Айзенштадт Т. Б., Цитология оогенеза, М., 1984.

ЗАРО́ДЫШЕВЫЙ УЗЕЛО́К (nodulus embryonalis), скопление клеток — производное эмбриобласта у млекопитающих на внутр. стороне стенки бластоцисты при её формировании. Состоит из внутр. слоя клеток — гипобласта и наружного— эпибласта, иногда их разделяет бластоцель. З. у. даёт начало всем клеткам зародыша, а также провизорных внезародышевых органов, кроме клеток, формирующихся из трофобласта.

ЗАРО́СТОК, проталлий (prothallium), половое поколение (гаметофит) у высших споровых растений (плаунов, хвощей, папоротниковидных). Развивается из споры и образует мужские (антеридии) и женские (архегонии) половые органы. Размеры З. от неск. мм до 5 см, имеют вид цельных или рассечённых пластинок, нитей, клубеньков. Б. ч. наземны, имеют зелёную окраску (фотосинтезируют) и снабжены ризоидами. Иногда подземные (у плаунов), бесцветны и питаются симбиотрофно (при помощи гриба, поселяющегося в ткани З.). Продолжительность жизни обычно невелика, но З. плаунов живут до 15—20 лет. После оплодотворения на З. из зиготы вырастает спорофит (бесполое поколение), образующий спорангии со спорами бесполого размножения. Т. о. происходит смена полового (З.) и бесполого (спорофит) поколений, т. е. *чередование поколений.*

ЗАРЯ́НКИ (*Erithacus*), род дроздовых. По морфологич. строению и биологии близки к соловьям и варакушке. Длина в среднем 14 см. Верх тела землисто-бурый, горло и грудь рыжие. В СССР 2 вида: зарянка, или малиновка (*E. rubecula*), распространённая в Евразии к В. до Томска, и японская З. (*E. akahigae*), встречающаяся на Ю. Сахалина и Юж. Курильских о-вах. Селятся в сырых зарослях кустарников. Гнёзда на земле, в пеньках, в полудуплах и т. п. Кормятся преим. на земле.

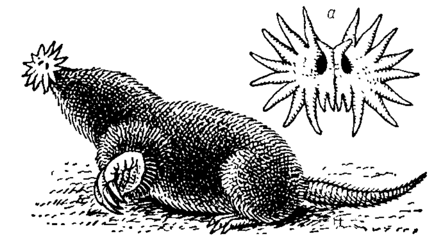
ЗАУРОЛО́ФЫ (*Saurolophus*), род вымерших пресмыкающихся сем. утконосых динозавров. Известны из верхнего мела Канады и Монголии. Выс. до 6 м. Череп (дл. до 1 м) с выступающим вверх и назад гребнем, образованным носовыми и лобными костями. Ходили на двух ногах. Общее число зубов ок. 1000. Растительноядные. 2—3 вида.

ЗАУРОПО́ДЫ (Sauropoda), подотряд вымерших пресмыкающихся отряда ящеротазовых динозавров. Известны от юры до мела на всех материках, кроме Антарктиды, в СССР — из Забайкалья и Ферганы. Дл. до 30 м. Гигантские четвероногие животные с маленьким черепом, длинной шеей и относительно коротким туловищем. Ноздри смещены к глазницам. Зубы мелкие, шпателевидные. Растительноядные животные. Часть жизни проводили в воде. До 13 сем., ок. 70 родов, ок. 130 видов. Типичные представители — апатозавры, брахиозавры, диплодоки.

ЗАЧА́ТКОВЫЙ ОТБО́Р, зародышевый отбор, гипотеза, выдвинутая А. Вейсманом в 1896 как дополнение к учению Ч. Дарвина о естеств. отборе. Согласно Вейсману, наиб. сильные элементы *зародышевой плазмы* (детерминанты) в процессе конкуренции за зародышевый материал увеличиваются в размерах, обеспечивая усиленное развитие соответствующих органов, а более слабые уменьшаются и могут исчезнуть, что ведёт к ослаблению или исчезновению зависящих от них органов; в результате лишь часть детерминантов передаётся след. поколению. Использовав идеи В. Ру (1881) о борьбе частей в организме и дарвиновский принцип отбора, к-рый был неоправданно перенесён им на внутриклеточные элементы, Вейсман пытался дать рациональное объяснение идеалистическим представлениям о направленной эволюции (см. *Ортогенез*).

ЗАЩЁЧНЫЕ МЕШКИ́, щёчные мешки, мешкообразные выросты преддверия ротовой полости у нек-рых сумчатых, мн. грызунов и большинства узконосых обезьян; служат временным складом для пищи, к-рая попадает в З. м. из ротовой полости. Обычно З. м. расположены в области шеи. У мешотчатых прыгунов имеются наружные З. м., представляющие собой впячивания кожи и расположенные вне ротовой полости.

ЗВЕЗДОРЫ́Л (*Condylura cristata*), млекопитающее сем. кротовых. Дл. тела 18—



Звездорыл: *а* — диск с отростками (вид спереди).

21 см. Морда оканчивается голым овальным диском с 22 мясистыми отростками по краям. В хвосте (дл. 6,5—8,3 см) к зиме откладывается запас жира. Распространён на Ю.-В. Канады и на С.-В. США. Роет сложные ходы в заболоченных почвах, хорошо плавает. Раз в год рождает 2—7 детёнышей.

ЗВЕЗДОЧЁТОВЫЕ, морские коровки (Uranoscopidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Тело покрыто мелкой чешуёй, дл. до 55 см, масса до 9 кг. Голова широкая, сверху уплощена, рот большой, верхний. З. обладают бинокулярным зрением. У нек-рых на голове есть ядовитые шипы и электрич. органы. Ок. 10 родов, 35 видов, в тропич. и умеренно тёплых океанич. водах. Малоподвижны. Зарываются в песок, приманивая жертву красным «язычком» (видоизменённая нижнечелюстная перепонка). Питаются ракообразными и мелкой рыбой. В СССР в Чёрном м. живёт европейский, или обыкновенный, звездочёт (*Uranoscopus scaber*), откладывающий до 125 тыс. икринок. Икра и личинки пелагические. Уколы ядовитых шипов опасны для человека.

ЗВЕЗДЧА́ТКА (*Stellaria*), род много-, реже одно- и двулетних трав сем. гвоздичных. Лепестки белые, двураздельные или выемчатые. Ок. 120 видов, по всему земному шару, в СССР более 50 видов. З. ланцетолистная (*S. holostea*) растёт в лесах, по опушкам, в садах и парках, образует заросли. Цветёт весной, цветки протандричны, преобладает перекрёстное опыление короткохоботковыми насекомыми; размножается семенами и ползучими корневищами. З. злаковидная, или пьяная трава (*S. graminea*), на лугах, в светлых лесах, по опушкам, иногда в посевах; протандрия выражена слабо, вследствие чего происходит самоопыление; ядовита для лошадей и рогатого скота. З. средняя, или *мокрица*, засоряет посевы.

ЗВЕ́РИ, то же, что *млекопитающие*. Иногда З. наз. только хищных млекопитающих.

ЗВЕРОБО́Й (*Hypericum*), род растений сем. клузиевых (или зверобойных). Травы или кустарники с листьями, обычно снабжёнными точечными желёзками. Цветки одиночные или в полузонтиках, собранных в щитковидные или метельчатые соцветия, б. ч. жёлтые, с пятичленным двойным околоцветником и многочисл. тычинками. Опыляются насекомыми. Плод — коробочка, семена распространяются птицами, ветром, дождём. 300—400 видов, в умеренном и субтропич. поясах и горах тропиков, в СССР ок. 50 видов, почти повсеместно. З. продырявленный (*H. perforatum*) широко используется как лекарств. растение. Кустарниковые виды З. выращивают как декоративные. З. прекрасный (*H. formosissimum*) и З. атропатанский (*H. atropatanum*) из Закавказья — в Красной книге СССР.

ЗВЕРОБО́ЙНЫЕ (Hypericaceae), семейство двудольных растений или подсемейство сем. *клузиевых*.

ЗВЕРООБРА́ЗНЫЕ, синапсиды, тероморфы (Synapsida, Theromorpha), подкласс вымерших пресмыкающихся. Известны с верхнего карбона до средней юры всех материков; единичные находки в Антарктиде и Австралии. Были широко распространены в перми, в триасе численность их резко сократилась. З. обособились от примитивных котилозавров. В верхнем карбоне и перми преобладали примитивные З., объединяемые в отряд пеликозавров, в верхней перми и триасе — терапсиды. Разнообразны морфологически, но для всех характерна 1 височная яма, ограниченная снизу скуловой дугой. У прогрессивных З. развивается вторичное костное нёбо. Обычно хорошо развиты клыки, есть нёбные зубы. З.— переходная группа от примитивных пресмыкающихся к млекопитающим, типичные признаки к-рых появились в ряду З. у териодонтов. В осн. наземные формы, но многие (офиакодонты — Ophiacodontia, нек-рые дейноцефалы и др.) вели амфибиотич. образ жизни. Большинство З. — хищники, часть — растительноядные. Ок. 60 сем., ок. 1000 видов. Руководящие ископаемые континентальных отложений, особенно на терр. Сев. Америки, Юж. и Вост. Африки, Европ. части СССР.

ЗЕ́БРЫ, подрод лошадей. Дл. тела 200—240 см, выс. в холке 120—140 см, дл. хвоста 47—57 см, масса до 350 кг. Окраска тела — чередующиеся тёмные и светлые полосы (т. н. расчленяющая окраска — защитное приспособление). Грива короткая, прямостоящая; хвост с кистью удлинённых волос. 4 вида, различающиеся по строению черепа и узору на теле: горная З. (*Equus zebra*) — в Юж. Африке, бурчеллова З. (*E. burchelli*) — в Вост. и Центр. Африке, З. Грэви (*E. grevyi*) — в Вост. Африке, и квагга (истреблена). Иногда бурчеллову З. считают подвидом квагги. Держатся З. обычно табунами по 10—30 голов, в открытых степях. Очень осторожны, бегают быстро. Половозрелость в 1—1,5 года. Шкура высоко ценится, что послужило причиной сокращения численности З. Горная З. и З. Грэви — в Красной книге МСОП. З. хорошо размножаются в неволе, но приручаются плохо. Акклиматизированы в СССР в Аскания-Нова. См. рис. при ст. *Непарнокопытные*.

ЗЕВ (isthmus faucium), отверстие, соединяющее у млекопитающих полость рта с глоткой и ограниченное по бокам нёбными дужками, между к-рыми расположены миндалины.

ЗЕЛЕНУ́ШКА, рулёна [*Symphodus* (*Crenilabrus*) *tinca*], рыба сем. губановых (Labridae) отр. окунеобразных. Дл. 10—30 см. Распространена в Вост. Атлантике от Испании до Марокко, в Средиземном м., в СССР — в Чёрном и Азовском морях. Обитает среди скал и камней, обросших водорослями, на глуб. от 1 до 50 м. Держится стайками. Созревает на 1—2-м году жизни. Нерест весной и летом. Плодовитость 12—58 тыс. икринок. Донную икру откладывает на растения. Питается моллюсками и мелкими ракообразными.

ЗЕЛЕНУ́ШКА (*Tricholoma flavovirens*), гриб сем. трихоломовых (Tricholomataceae), порядка агариковых. Шляпка диам. ок. 12 см, плоско-выпуклая, позже распростёртая, оливковая или зеленоватая, клейкая, мясистая. Ножка ровная, с мелкими чешуйками, дл. 3—5 см, толщина 1,5—2 см. Мякоть белая, с запахом свежей муки. Пластинки приросшие, широкие. Распространена в Евразии, Сев. Америке, в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Зап. Сибири. Растёт в сухих сосновых, реже листв. лесах на песчаных почвах с сентября по октябрь. Съедобна.

ЗЕЛЕНУ́ШКИ (Dolichopodidae), семейство прямошовных короткоусых. Дл. 2—8 мм. Тело зелёное, реже серое, с металлич. отливом. Ок. 3500 видов, распространены широко, в СССР ок. 800 видов. Держатся гл. обр. в траве, на листьях и стволах деревьев и кустарников, ряд видов — по берегам водоёмов, особенно на освещённых солнцем местах; нек-рые могут бегать по поверхности воды. Самцы рода *Dolichopus* выполняют характерные танцы перед спариванием. Гл. обр. хищники. Взрослые З. питаются мелкими, с мягкими покровами беспозвоночными, напр. тлями, ногохвостками, олигохетами. Хищные личинки живут в почве, в песке по берегам водоёмов, нек-рые (рода *Medetera*) — в ходах короедов, регулируя их численность. Виды рода *Thrypticus* — растительноядные, минируют стебли тростника и др. околоводных однодольных. Окукливание обычно в коконе из песка, ила, кусочков древесины.

ЗЕЛЕНУ́ШКИ (*Chloris*), род вьюрковых. Дл. 13,5—14,5 см. Оперение оливково-зелёное с серым, жёлтым или бурым. 2 вида. Обыкновенная З. (*C. chloris*) распространена в Евразии и Сев. Зап. Африке, в СССР — к В. до Зауралья и вост. части Ср. Азии. Китайская З. (*C. sinica*) — на В. Азии, в СССР — в Приамурье и Приморье, а также от Камчатки до Сахалина. Из сев. р-нов З. отлетают на Ю. Обитают в смешанных и листв. насаждениях, садах, парках; гнёзда на деревьях и кустах. Пение — характерное жужжание. Осн. пища — семена. См. рис. 6 при ст. *Вьюрковые*.

ЗЕЛЁНЫЕ БАКТЕ́РИИ, группа фотосинтезирующих бактерий. Грамотрицательны, размножаются делением. Два сем.: Chlorobiaceae — одноклеточные бактерии в виде палочек, вибрионов или с простеками (0,3—1,0 × 1,2—2,6 мкм), нек-рые образуют цепочки клеток или сетчатые колонии, неподвижны, строгие анаэробы и облигатные фотоавтотрофы; Chloroflexaceae — нитчатые формы, образуют трихомы и способны к скольжению. З. б. содержат бактериохлорофилл *a* (в небольшом кол-ве), свойственный мн. пурпурным бактериям, а также бактериохлорофиллы *c*, *d* или *e*, к-рые находятся в особых гранулах (хлоросомах), хлоробактерин или др. арильные каротиноиды (Chlorobiaceae), β и γ каротины (Chloroflexaceae). Фотосинтез без выделения O_2, т. к. используют при ассимиляции CO_2 и др. процессах в качестве доноров электронов H_2S, S, H_2, тиосульфат. *Chloroflexus aurantiacus*, видимо, окисляет и органич. соединения. При окислении H_2S образуют серу, к-рая накапливается в среде и может окисляться до сульфатов. Фотоассимиляция CO_2, как показано для *Clorobium limicola*, происходит в результате действия восстановит. цикла трикарбоновых к-т. Нек-рые З. б. фиксируют N_2. Распространены в пресных и солёных водоёмах, содержащих H_2S. З. б. часто образуют массовые скопления. Участвуют в круговороте серы.

ЗЕЛЁНЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Chlorophyta), отдел низших растений. Одноклеточные, колониальные, многоклеточные (нитевидные и пластинчатые) и неклеточного строения (сифоновые водоросли). Подвижные формы с 2—4 жгутиками и светочувствит. глазком. Клетки б. ч. с целлюлозной оболочкой. Обнаруживают сходство с высшими растениями: содержат те же пигменты (хлорофиллы *a* и *в*, каротины, ксантофиллы), запасное вещество — крахмал, тот же состав ферментов, участвующих в фотосинтезе. Как и для высших растений, для З. в. характерно правильное чередование поколений — бесполого (размножение зоо- и апланоспорами, акинетами) и полового (изо-, анизо-, оогамия, конъюгация). Электронно-микроскопич. изучение обнаружило много признаков, доказывающих филогенетич. происхождение наземных

растений от З. в. Ок. 400 родов, включающих от 13 до 20 тыс. видов. Распространены преим. в пресных водах, обитают и в морях. Нек-рые живут на стволах деревьев, в почве, являются компонентами лишайников и симбионтами животных. Одноклеточные и колониальные З. в., развиваясь в массе, вызывают «цветение» воды. Нек-рые улотриксовые и сифоновые водоросли употребляются в пищу. Ведутся исследования по пром. культивированию одноклеточных З. в. (хлорелла, сценедесмус и др.) в качестве источника пищи и корма и для регенерации воздуха в замкнутых системах (космич. корабли, подводные лодки).

ЗЕМЛЕРО́ЙКОВЫЕ (Soricidae), семейство насекомоядных. Известны с конца эоцена. К З. принадлежат одни из самых мелких млекопитающих мировой фауны — карликовая белозубка (*Suncus etruscus*) и крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus*). Дл. тела 3,5—18 см, хвоста 1—12 см. На боках тела и в паху железы, выделяющие пахучий секрет. Носовая часть вытянута в хоботок. Второй и третий резцы, клыки и передние предкоренные сходны по форме (наз. одновершинными). 21 род, ок. 290 видов.

Крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus*).

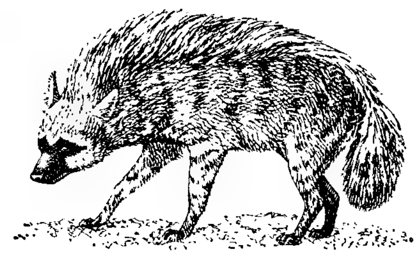
Распространены широко, кроме полярных областей, Австралии, центр. и юж. частей Юж. Америки. Обитатели разл. ландшафтов. В СССР 5 родов, в т. ч. путораки, бурозубки, белозубки и куторы. Ведут наземный, подземный и полуводный образ жизни. В сутки съедают кол-во пищи, в 1,5—2 раза превышающее собств. массу. З. в осн. насекомоядные. В год 2—3 помёта, в каждом 6—8 детёнышей, иногда до 14. Регулируют численность беспозвоночных, наносящих ущерб сел. и лесному х-вам. Носители опасных инфекций.

ЗЕМЛЯНИ́КА (*Fragaria*), род многолетних травянистых растений сем. розовых. Растения одно- и двудомные, цветки обое- и однополые. Ок. 50 видов, в Евразии и Америке, в СССР — 7. Широко распространены З. лесная (*F. vesca*) и З. зелёная, или полуница (*F. viridis*). В Европ. части встречается З. мускатная (*F. moschata*), с мелкими розоватыми ягодами у диких форм, тёмно-вишнёвыми коническими и шаровидными — у культурных. Возделывают З. очень широко, гл. обр. З. садовую, или ананасную (*F. ananassa*), полученную гибридизацией З. вирджинской (*F. virginiana*) и З. чилийской (*F. chiloensis*) в 18 в. Размножают укореняющимися розетками на стелющихся побегах (усах). З. садовую часто ошибочно наз. клубникой. З. лесная — лекарств. растение. Редкий вид из Тадж. ССР З. бухарская (*F. bucharica*) — в Красной книге СССР.

ЗЕМЛЯНИ́ЧНОЕ ДЕ́РЕВО, з е м л я н и ч н и к (*Arbutus*), род растений сем. вересковых. Небольшие (5—6 м) вечнозелёные деревья или кустарники с крупными кожистыми листьями; цветки мелкие, в верхушечных метёлках. Плод — ягодовидная многосемянная костянка, напоминающая плод земляники (отсюда назв.). Размножаются семенами. Св. 20 видов, в Сев. Америке и Средиземноморье, в СССР 1 дикорастущий вид — З. д. красное, или земляничник мелкоплодный (*A. andrachne*), встречается на приморских скалах в Крыму и Зап. Закавказье. Там же культивируется как декоративное вместе с З. д. крупноплодным (*A. unedo*) родом из Средиземноморья; плоды его используются на варенья и вина, древесина — на поделки, листья — для дубления кожи. Медоносы. З. д. красное — в Красной книге СССР.

ЗЕМЛЯ́НКИ, г е о ф и л ы (Geophilomorpha), отряд губоногих. Дл. 9—200 мм. Ноги короткие; глаз нет. Ок. 1000 видов, распространены широко, в СССР — ок. 150 видов. Развитие с эпиморфозом. Самки охраняют кладку яиц и вылупившуюся молодь от хищников и паразитов. Питаются дождевыми червями, за к-рыми уходят в почву на глуб. до 1,5 м, поедают и др. беспозвоночных; нек-рые З.— растительноядные. Известны З. (напр., *Scolioplanes maritimus*), обитающие на мор. берегу под камнями и способные временно переходить к жизни в мор. воде. Нек-рые З. при раздражении выделяют люминесцирующую слизь. В Европ. части СССР наиб. обычен *Pachymerium ferrugineum*, розоватый, дл. 45—50 мм, с 43—57 парами ног. См. рис. 8 при ст. *Многоножки*.

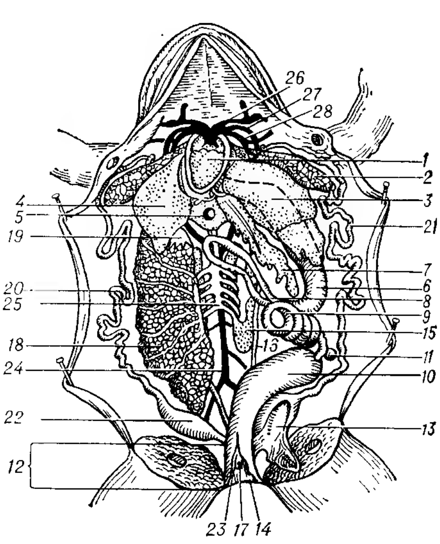
ЗЕМЛЯНО́Й ВОЛК (*Proteles cristatus*), млекопитающее сем. гиеновых. Единств. вид рода. Голова удлинённая, морда узкая, челюсти слабые. На передних конечностях 5 пальцев. Самый мелкий совр. представитель сем.— дл. тела 55—80 см, хвоста до 30 см. На хребте шерсть длиннее и образует своеобразную гриву. Окраска желтовато-серая, с поперечными



полосами, хвост в пестринах. Обитает в Юж. и Вост. Африке, в зарослях кустарников, а также на открытых равнинах. Питается насекомыми (особенно термитами) и мелкими грызунами. Везде редок.

ЗЕМЛЯ́НЫЕ ЗА́ЙЦЫ, п я т и п а л ы е т у ш к а н ч и к и (*Allactaga*), род тушканчиковых. Дл. тела 9,5—26 см, хвоста 16—30 см. Приспособлены к быстрому двуногому бегу на задних конечностях, к-рые в 4 раза длиннее передних. 10—12 видов, в Евразии, в пустынях, равнинных и горных (на выс. до 2500 м) степях, реже на открытых пространствах лесостепей. В СССР 6 видов (большой тушканчик — *A. major* и др.), от Украины до Прибайкалья. Образ жизни одиночный, ночной и сумеречный; роют глубокие (до 2,5 м) норы. Зимой впадают в спячку, на Ю. спячка прерывистая. Раз в год (иногда 2) рождают 2—8 (обычно 3—4) детёнышей. См. рис. 27 при ст. *Грызуны*.

ЗЕМНОВО́ДНЫЕ, а м ф и б и и (Amphibia), класс наземных позвоночных, обычно сохраняющих в онтогенезе ста



Вскрытая лягушка (самка): *1* — сердце; *2* — лёгкое; *3* — левая лопасть печени; *4* — правая лопасть печени; *5* — жёлчный пузырь на средней лопасти печени; *6* — желудок; *7* — поджелудочная железа; *8* — двенадцатиперстная кишка; *9* — тонкая кишка; *10* — толстая кишка; *11* — селезёнка; *12* клоака; *13* — мочевой пузырь; *14* — отверстие мочевого пузыря, открывающегося в клоаку; *15* — почка; *16* — мочеточник; *17* — отверстия мочеточников, впадающих в клоаку; *18* — правый яичник (левый удалён); *19* — жировое тело; *20* — правый яйцевод; *21* — левый яйцевод; *22* — маточный отдел яйцевода; *23* — отверстие яйцевода в клоаке; *24* — спинная аорта; *25* — задняя полая вена; *26* — общая сонная артерия; *27* — левая дуга аорты; *28* — лёгочная артерия.

дию водной личинки; б. или м. тесная связь с водной средой характерна для большинства видов З. и во взрослом состоянии. З. произошли от древних кистепёрых рыб в верхнем девоне и занимают промежуточное положение между рыбами и «настоящими» наземными позвоночными (амниотами). Поэтому их объединяют либо с рыбами в надкласс анамний, либо с амниотами в надкласс тетрапод (четвероногих). До сер. карбона, когда появились пресмыкающиеся, З. были единств. наземными позвоночными, с кон. карбона по разнообразию форм и кол-ву особей З. уступают место пресмыкающимся. С юры представлены совр. отрядами.

У древних З., к-рых раньше независимо от таксономич. принадлежности наз. стегоцефалами, длина черепа (со сплошным покровом дермальных костей) достигала у наиб. крупных форм 1 м. Дл. тела совр. З. от 2—3 см до 1,8 м. Кожа мягкая, голая, обильно увлажняемая секретами многочисл. слизистых желёз, проницаемая для газов и воды (газообмен в значит. степени осуществляется через кожу). Незначит. элементы кожного скелета встречаются только у обитающих в почве безногих (червяги) и нек-рых бесхвостых. У большинства З. в коже имеются также серозные железы, секрет к-рых иногда очень токсичен. Необходимость постоянного увлажнения кожных покровов не дала возможности З. устранить зависимость от первичной для них водной среды и полностью приспособиться к наземным условиям. В скелете совр. З. сохраняется много хрящей; череп платибазальный и сочленён с позвоночником двумя мыщелками. Передние конечности обычно четырёхпалые, задние — пятипалые. Из хвостатых З. сирены утра-

тили задние конечности, а безногие З.— и передние. Грудной клетки нет, при вдохе воздух нагнетается в лёгкие в результате сокращения мышц дна ротовой полости; у нек-рых лёгкие отсутствуют (безлёгочные саламандры). В головном мозге слабо развит мозжечок. У бесхвостых З. обычно имеется среднее ухо с барабанной перепонкой. Сердце, как правило, трёхкамерное, у безлёгочных форм — двухкамерное. В трёхкамерном сердце в левое предсердие поступает только артериальная кровь от лёгких, а правое получает не только венозную, но и артериальную кровь, приносимую кожными венами. Именно это делает неосуществимым полное разделение артериальной и венозной крови в сердце З. Почка, как и у большинства рыб, туловищная (*мезонефрос*), выводные протоки гонад и почек открываются в клоаку. З.— пойкилотермные животные — интенсивность обмена веществ невысока, темп-ра тела непостоянна. Подклассы: дугопозвонковые (Apsidospondyli), включающие совр. отряд бесхвостых З., трубчатопозвонковые (Lepospondyli), включающие совр. отряды хвостатых и безногих З., батрахозавры — вымершие. Иногда всех совр. З. объединяют в подкласс голых амфибий (Lissamphibia). В совр. фауне 25—30 сем., более 4000 видов, распространены широко, в СССР 34 вида из 13 сем. Большинство З. размножается в воде. Оплодотворение почти у всех бесхвостых и немногих хвостатых наружное, у большинства хвостатых и у безногих — внутреннее. Как правило, яйцерождение, встречается живорождение или яйцеживорождение. Развитие обычно с метаморфозом, личинки существенно отличаются от взрослых (особенно головастики бесхвостых). У нек-рых З., откладывающих икру на суше, развитие прямое. Нек-рым хвостатым З. (аксолотль, альпийский тритон и др.) свойственна *неотения*. Взрослые З. питаются разл. беспозвоночными, преим. насекомыми, личинки (головастики) — также и растениями. З.— важный компонент экосистем, регулируют численность мн. беспозвоночных, служат пищей др. животным. В ряде стран нек-рые З. (из бесхвостых) употребляются человеком в пищу. Отд. виды З.— классич. лабораторные животные. Численность ряда видов З. сокращается, гл. обр. в связи с загрязнением водоёмов, нек-рые виды — под угрозой исчезновения. 41 вид и подвид З. в Красной книге МСОП, 9 видов в Красной книге СССР. См. табл. 41.

● Банников А. Г., Денисова М. Н., Очерки по биологии земноводных, М., 1956; Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР, М., 1977; Жизнь животных, 2 изд., т. 5, М., 1985.

ЗЕ́РКАЛЬЦЕ, 1) то же, что *тапетум*. 2) Участки оперения, выделяющиеся по окраске, иногда с зеркальным блеском, на крыльях у самцов птиц, особенно у уток. Имеют сигнальное значение, в т. ч. в брачных играх. 3) Пластинки воска, образуемые воскоотделит. железами на стернитах брюшка у рабочих пчёл. 4) Часть звукового (стрекочущего) аппарата у самцов нек-рых кузнечиковых; резонатор, усиливающий звуки.

ЗЕРНО́ВКА (caryopsis), сухой односемянный плод с тонким околоплодником, плотно прижатым к семени и срастающимся с ним только у основания. Характерна для всего сем. злаков. У ржи и пшеницы З. опадают голыми, у овса, проса, ячменя и дикорастущих видов — вместе с цветковыми чешуями. Такие З. иногда снабжены хохолками из волосков (вейник, тростник), перистыми остями (ковыль, аристида) и др. придатками, способствующими распространению плодов.

ЗЕРНО́ВКИ (Bruchidae, или Lariidae), семейство жуков подотр. разноядных, близкое к листоедам. Тело короткое, выпуклое, у видов фауны СССР дл. 2—6 мм. Окраска обычно чёрная или бурая со светлым опушением. Личинки мясистые, безногие, С-образно изогнутые, белые с коричневой головой. Ок. 1200 видов, распространены широко, в СССР св. 120 видов. Фитофаги — развиваются в семенах преим. бобовых (напр., гороховая З.— *Bruchus pisorum*, дл. 4,5—5 мм), а также вьюнковых, зонтичных, пальм и др. Большинство откладывает яйца на цветки или стручки бобовых; личинки прогрызают оболочку боба и поселяются в зерне, в к-ром проходят все фазы развития. Фасолевая З. (*Acanthoscelides obtectus*) и ряд других могут размножаться в хранилищах. Нек-рые З.— объект внутр. (фасолевая З.) или внеш. (китайская бобовая З.— *Callosobruchus chinensis*) карантина в СССР. См. рис. 21 в табл. 29.

● Лукьянович Ф. К., Тер-Минасян М. Е., Жуки-зерновки (Bruchidae), М. — Л., 1957 (Фауна СССР. Жесткокрылые, т. 24, в. 1).

ЗИГОГА́МИЯ (от греч. zygón — пара, чета и *...гамия*), тип полового процесса у грибов зигомицетов и зелёных водорослей класса конъюгат. Заключается в слиянии содержимого особых клеток (гаметангиев) одного или разных талломов, не дифференцированных по признаку пола. З. может происходить как между гомоталличными (одного полового знака), так и гетероталличными — (+) «мужские» и (—) «женские» — особями. В результате слияния гаметангиев образуется зигоспора, располагающаяся, как правило, в месте контакта копулятивных отростков.

ЗИГОМИЦЕ́ТЫ (Zygomycetes), класс грибов. Таллом представлен хорошо развитым многоядерным (несептированным) мицелием. Вещество клеточных стенок — хитин и хитозан, иногда глюкан. Половой процесс — зигогамия с образованием зигоспор (отсюда назв. класса). Ок. 75% видов З. гетероталличны. Органы бесполого размножения морфологически разнообразны (систематич. признак). Неподвижные споры развиваются либо эндогенно в спорангиях (спорангиоспоры), либо экзогенно на конидиеносцах (конидии). 4 порядка: мукоровые (Mucorales), эндогоновые (Endogonales), энтомофторовые (Entomophthorales), зоопаговые (Zoopagales); св. 500 видов. Распространены широко. Сапротрофы в почве, на навозе, а также паразиты высших растений, членистоногих, др. животных и человека; часто встречаются на продуктах питания в виде белой плесени. Нек-рые виды из родов мукор, фикомицес и др. используют в микробиол. и пищ. пром сти, виды энтомофторовых — в биол. борьбе с насекомыми-вредителями.

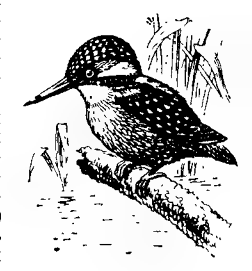
ЗИГОМО́РФНЫЙ ЦВЕТО́К (от греч. zygón — пара, ярмо и morphḗ — форма), цветок, околоцветник к-рого имеет одну плоскость симметрии. Обычно эта плоскость проходит через середину прицветника, цветоножку и ось соцветия, т. е. совпадает с медианной плоскостью цветка (бобовые, губоцветные, орхидные); редко встречаются цветки, у к-рых плоскость симметрии перпендикулярна медианной плоскости (хохлатка, дымянка). Появление З. ц.— результат приспособления к опылению насекомыми, к-рые могут проникать в цветок единств. путём. См. рис. в табл. 17.

ЗИГО́ТА (от греч. zygōtós — соединённый вместе), клетка, образующаяся в результате слияния гамет разного пола; оплодотворённое яйцо. При слиянии двух гаплоидных гамет в З. происходит восстановление присущего данному виду организмов диплоидного набора хромосом. Обычно З. сразу начинает развиваться, иногда (у нек-рых водорослей и грибов) она одевается плотной оболочкой и превращается в зигоспору. См. также *Оплодотворение*.

ЗИЗИ́ФУС (*Zizyphus*), род растений сем. крушиновых. Высокие деревья, кустарники, иногда лианы (листопадные или вечнозелёные). Листья яйцевидные или ланцетные, с острыми парными шипами при основании. Цветки мелкие, зелёно-жёлтые, обоеполые, в коротких пазушных кистях, опыляются насекомыми. Плод — костянка. Ок. 100 видов, в тропиках и субтропиках; растут на каменистых склонах, в зарослях кустарников, входят в состав шибляка, гарриги и др. Наиб. известны З. мавританский (*Z. mauritiana*) и З. настоящий, ююба, или унаби (*Z. jujuba*), крупные сладкие плоды к-рых используют в пищу. Оба вида издавна культивируют как плодовые и лекарств. растения в Средиземноморье и Вост. Азии. В СССР в Ср. Азии растёт ююба, на Кавказе встречается в одичавшем виде.

ЗИМНЕЗЕЛЁНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, растения умеренных широт, к-рые зимуют с зелёными листьями. У собственно З. р. побеги появляются осенью или в начале зимы и листья функционируют всю зиму; ранней весной наступает период бурного роста и цветения, после чего надземные побеги (а иногда и всё растение) отмирают. Это преим. однолетние («зимующие эфемеры») и нек-рые многолетние эфемероиды (мятлик луковичный, осока толстостолбиковая, виды эремуруса и др. лилейных). Ритм развития З. р. отражает специфику климата средиземноморского типа (с мягкой влажной зимой и сухим жарким летом). Летне-зимнезелёные растения (земляника, манжетка, кислица, мн. луговые злаки) сохраняют зелёную листву круглый год, но длительность жизни каждого их листа (в отличие от вечнозелёных растений) менее года.

ЗИМОРО́ДКОВЫЕ (Alcedinidae), семейство ракшеобразных. Дл. 10—45 см. Голова большая, шея короткая, клюв длинный, сжатый с боков или широкий у основания. Ноги очень короткие. 14 родов, 88 видов. Распространены всесветно, кроме полярных областей; наиб. разнообразны в тропиках Азии и Африки. Большинство видов добывает пищу (от насекомых до грызунов) на суше, нек-рые в воде (насекомых и рыб), ныряя за ними с ветки или берегового обрыва. Гнездятся в дуплах, термитниках или норах; в кладке 2—7 яиц; у нек-рых 2—3 кладки в год. В СССР 6 видов; 3 залётных и 3 гнездящихся. Наиб. обычен голубой зимородок (*Alcedo atthis*), распространён-

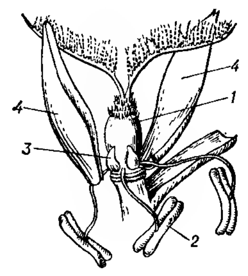


Голубой зимородок.

ный в Сев. Африке, Европе и Азии (к Ю. от 60° с. ш.). Дл. в среднем 16,5 см. Спинная сторона сине-зелёная, блестящая, ноги красные. Гнёзда в норах по обрывистым берегам; в кладке 6—7 яиц. Часть особей зимует на незамерзающих водоёмах (отсюда назв.).

ЗИНДЖА́НТРОП (от Зиндж — древнеараб. назв. Вост. Африки и греч. ánthrōpos — человек), представитель австралопитековых. Абс. возраст ок. 2 млн. лет. Первая находка сделана в 1959 в Олдовайском ущелье (Танзания), где был обнаружен череп, сходный с таковым у южноафр. австралопитека, но настолько превосходящий его по массивности, что Л. Лики выделил находку в особый вид — З. бойсеи (*Australopithecus boisei*, или *Zinjanthropus boisei*). У З. вдоль черепа проходит костный гребень, малые коренные зубы по форме приближаются к большим коренным, резцы и клыки сравнительно небольшие. Питался грубой растит. пищей. Первонач. рассматривался как древнейший представитель рода *Homo*.

ЗЛА́КИ, мятликовые, порядок (Poales) однодольных растений и единств. семейство этого порядка (Poaceae, или Gramineae). Обособленная и высокоспециализир. группа, обычно сближаемая с сем. флагелляриевых (Flagellariaceae) порядка рестиевых. Одно-, дву- и многолетние травы, реже древовидные растения (бамбуки). Цилиндрич. стебли (соломины)



Строение цветка злака: 1 — пестик; 2 — тычинки; 3 — цветковые плёнки (лодикулы); 4 — цветковые чешуи.

разделены вздутыми узлами на обычно полые междоузлия. Листья б. ч. с открытыми, реже замкнутыми влагалищами и линейными (до нитевидных) или ланцетными пластинками; в месте перехода влагалища в пластинку обычно есть язычок. Цветки мелкие, обоеполые, редко однополые (иногда растения двудомные), в элементарных соцветиях — колосках, к-рые образуют сложные соцветия — метёлки, колосья, кисти или головки. В колоске от 1 до 30 цветков, расположенных на оси колоска двумя рядами в пазухах прицветников — ниж. цветковых чешуй. Верх. цветковая чешуя б. ч. двукилевая, обычно имеется при каждом цветке. Кроме того, у основания цветка расположены 2, реже 3 бесцветные чешуйки, набухающие во время цветения, наз. цветковыми плёнками, или лодикулами. Тычинок б. ч. 3, реже 1, 2 или 6 (у одного из бамбуков — до 120). Гинецей рассматривается или как паракарпный, состоящий из 3 плодолистиков, или как апокарпный, состоящий из 1 плодолистика; завязь верхняя. Плод — зерновка. Семя с прямым зародышем и обильным эндоспермом. Опыление ветром, у нек-рых родов (пшеница, костёр и др.) обычно самоопыление. Для мн. родов (мятлик, вейник и др.) характерен апомиксис (обычно факультативный). Иногда образуются особые колоски с клейстогамными цветками. У нек-рых З., особенно в родах мятлик и овсяница, встречается вивипария (колоски видоизменяются в луковички). Плоды обычно распространяются животными или ветром. З.— одно из наиб. крупных сем. цветковых растений; ок. 650 родов, ок. 10 тыс. видов, по всему земному шару. Являются доминантами травянистых группировок растительности — степей, лугов, прерий, пампасов и саванн. В хоз. отношении З.— важнейшее сем. цветковых растений. К З. принадлежат осн. пищевые растения (пшеница, рис, кукуруза, рожь, ячмень, овёс, просо, сорго, сахарный тростник и др.), культивируемые человеком с глубокой древности, а также кормовые растения (мятлик, тимофеевка, овсяница, ежа, костёр и др.). З. используются также для устройства газонов, задернения аэродромов и спорт. площадок, для закрепления песков, насыпей. Ряд З. даёт строит. материал и сырьё для произ-ва бумаги (тростник, бамбук). Пырей ползучий, овсюг, костёр ржаной, виды ежовника и щетинника — злостные сорняки. 23 вида З. в Красной книге СССР. См. также табл. 21.

● Цвелев Н. Н., Злаки СССР, Л., 1976.

ЗЛА́КОВЫЕ МУ́ХИ (Chloropidae), семейство круглошовных короткоусых. Дл. от 1 до 8 мм. Ок. 2500 видов, распространены широко, в СССР ок. 500 видов. На лугах, опушках, полянах в лесу, полях, болотах. Нек-рые виды в массе появляются осенью в домах. Личинки преобладающего большинства З. м. (меромиз, шведских мух, зеленоглазок) растительноядные, на однодольных, могут повреждать зерновые злаки; есть сапрофаги; немногие хищные З. м. живут в яйцевых коконах пауков, богомолов, в почве на корневых тлях, регулируя их численность. Ряд тропических З. м. подлизывает секреты слюнных желёз, слизь, кровь из ран человека и животных и могут переносить возбудителей конъюнктивита, фрамбезии, гнойничковых заболеваний.

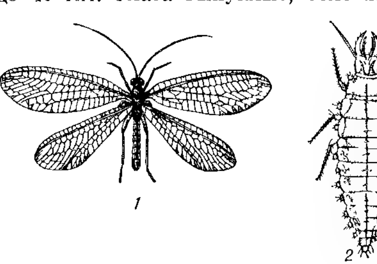
ЗЛА́ТКИ (Buprestidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 3—100 мм, окраска часто яркая с металлич. отливом (отсюда назв.). Ок. 12 000 видов, гл. обр. в тропиках, в СССР ок. 900 видов. Жуки активны днём, преим. в летние месяцы, встречаются на стволах и ветвях кормовых растений, нек-рые мелкие З.— и на цветках. Личинки белые, безногие, с расширенной грудью, развиваются под корой и в древесине деревьев и кустарников, а также на травянистых растениях, особенно в корнях (в сухих р-нах); мелкие виды рода *Trachys* минируют листья. Многие З. повреждают деревья (особенно в юж. р-нах), в т. ч.: большая сосновая З. (*Buprestis mariana*), синяя сосновая З. (*Phaenops cyanea*), тополевые З. (*Capnodis miliaris* и др.), ряд видов узкотелых З. (*Agrilus*), повреждающих лесные насаждения, чёрная З. (*C. tenebrionis*) — плодовые культуры. З. бухарская (*Julodis bucharica*), эндемик Ср. Азии,— в Красной книге СССР. См. также рис. 42, 43, 52 в табл. 28, рис. 15 в табл. 29.

Большая сосновая златка: 1 — жук; 2 — личинка.

● Рихтер А. А., Златки (Buprestidae), ч. 2, 4, М.— Л., 1949—52 (Фауна СССР. Насекомые. Жесткокрылые, т. 13, в. 2, 4).

ЗЛАТОГЛА́ЗИКИ, пестряки (*Chrysops*), род слепней. Дл. 7—12 мм. Тело пёстрое. Ок. 250 видов, распространены широко, в СССР ок. 30 видов. Личинки питаются детритом или хищники, обитают в ручьях, по берегам рек и озёр, в сфагновых болотах. Одно поколение в год. Обычны пестряки лесной (*C. caecutiens*) и обыкновенный (*C. relictus*), в лесной и степной зонах. Могут переносить возбудителей туляремии, сибирской язвы и др. заболеваний. См. рис. при ст. *Слепни*.

ЗЛАТОГЛА́ЗКИ (Chrysopidae), семейство сетчатокрылых. Крылья в размахе до 40 мм. Глаза выпуклые, золотистые.



Златоглазки: 1 — обыкновенная (*Chrysopa perla*); 2 — личинка простой (*Chrysopa vulgaris*).

Ок. 800 видов, на всех континентах; в СССР — ок. 40 видов. Личинки и взрослые З.— хищники, питаются преимущественно тлями и червецами. Яйца прикрепляют к поверхности листьев, нередко вблизи колоний тлей. В СССР З. мало изучены.

ЗЛАТОГУ́ЗКА (*Euproctis chrysorrhoea*), бабочка сем. волнянок. Крылья в размахе 26—40 мм; брюшко с пучком золотисто-оранжевых волосков на конце (отсюда назв.). Распространена в Европе, Сев. Африке, М. Азии, Сев. Америке, в СССР — в центр. и юж. р-нах Европ. части, в Крыму, на Кавказе. Лёт в июне — августе; яйцекладки (на листьях) прикрываются волосками. Зимуют молодые гусеницы группами (по 200—300) в гнёздах из листьев, оплетённых шелковинными нитями, взрослые покрыты волосками, к-рые, попадая на кожу человека, оказывают раздражающее действие. В годы массового размножения З. может уничтожить на деревьях, в т. ч. фруктовых, всю листву. См. рис. 9, 9а в табл. 27.

ЗЛАТОКРОТО́ВЫЕ (Chrysochloridae), семейство насекомоядных. Известны с нижнего миоцена. Дл. тела 7,5—23,5 см, хвост не виден. Морда оканчивается ороговевающей подушечкой. Передние конечности с четырьмя, задние с пятью пальцами. Когти двух средних пальцев передних конечностей сильно увеличены.

Лапы капского златокрота (*Chrysochloris asiatica*): *а* — передняя, *б* — задняя.

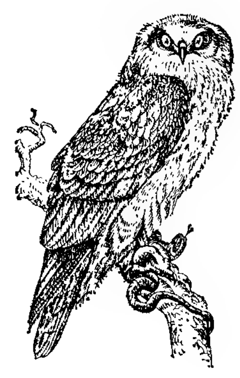
Глаза скрыты под кожей. Ноздри прикрыты кожистой складкой. 7 родов, 15—18 видов, в Юж. Африке (на С. до Камеруна). Образ жизни подземный, предпочитают песчаные почвы. Рождают обычно 2 детёнышей раз в год, в дождливый сезон. 2 вида в Красной книге МСОП.

ЗМЕЁВКА (*Cleistogenes*), род многолетних трав сем. злаков. Колоски с 2—8 обоеполыми цветками, в метёлках; во влагалищах верхних стеблевых листьев есть ещё веточки, несущие колоски с 1—2 клейстогамными цветками. Ок. 15 видов, в Евразии от Пиренейского п-ова до Вост. Сибири, Японских о-вов и Юго-Вост. Китая, в степях и полупустынях, на каменистых склонах и скалах; в СССР 6 видов. З. растопыренная (*C. squarrosa*) характерна для песчаных и каменистых степей (их наз. змеёвковыми).

ЗМЕЕГОЛО́ВЫЕ (Channidae, или Ophicephalidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. от 15 до 120 см. Голова сплющенная, покрыта чешуёй, напоминает голову змеи (отсюда назв.). Рот большой. Спинной и анальный плавники длинные. З. имеют наджаберный орган, служащий для дыхания атм. воздухом. 2 рода, 11 видов, в пресных водах тропич. Африки, Вост., Юж. и Юго-Вост. Азии. В СССР 1 вид — змееголов (*Channa argus*), дл. до 85 см, масса до 7 кг. Распространён в басс. р. Амур, оз. Ханка, акклиматизирован в Ср. Азии. З. могут жить в заросших водоёмах со стоячей и загрязнённой водой и даже без воды (до неск. дней). Половая зрелость на 3-м году. Нерест в июне — июле, порционный. Ср. плодовитость 7300 икринок. Икра пелагическая. Самка откладывает её в гнездо из стеблей и листьев у поверхности воды, к-рое охраняет самец. Хищники. Объект промысла и разведения. См. рис. 29 в табл. 35.

ЗМЕЕШЕ́ЙКОВЫЕ (Anhingidae), семейство пеликанообразных. Близки к баклановым. Дл. ок. 90 см. Клюв длинный с заострённой вершиной. Часто при плавании над водой видна лишь тонкая длинная шея с характерно покачивающейся головой (напоминает плывущую змею). Выражен половой диморфизм. Один род, 4 вида, в субтропиках и тропиках Азии (от Индостана до о. Сулавеси), Австралии и Нов. Гвинеи, Америки (от Ю. США до Аргентины), Африки (к Ю. от Сахары). Селятся колониями на деревьях и кустарниках по берегам рек и озёр. В кладке 3—6 яиц. Пищу — рыб, земноводных и пр.— добывают в воде; особое устройство шейных позвонков позволяет З. во время охоты молниеносно выбрасывать вперёд клюв, как копьё; добычу заглатывают подбросив её в воздух. См. рис. 2 при ст. *Пеликанообразные*.

ЗМЕЕЯ́Д (*Circaetus gallicus*, или *C. ferox*), птица сем. ястребиных. Размах



крыльев до 1,9 м. Пальцы с острыми когтями, приспособлены к схватыванию скользкой добычи. Распространён в Европе, Африке и Юго-Зап. Азии, в СССР — к Ю. от линии Ленинград — Казань — Алтай (в Европ. части очень редок, наиболее обычен в Туркмении). Перелётная птица. Селится в лесах или в безлесных невысоких горах. Гнёзда на деревьях или скалах. В кладке 1 яйцо. Питается земноводными, пресмыкающимися, особенно змеями, реже грызунами, птицами и насекомыми. Численность сокращается, в Красной книге СССР.

ЗМЕЕЯ́ЩЕРИЦЫ (*Ophiomorus*), род ящериц сем. сцинковых. Туловище змеевидное со слаборазвитыми конечностями (у нек-рых отсутствуют). Дл. до 20 см. В ниж. подвижном веке — прозрачное окошко. 9 видов, в горах и пустынях Евразии. Ведут роющий образ жизни, на поверхность выходят редко. В СССР на Ю. Туркмении малоизученный вид — З. Чернова (*O. chernovi*); в Красной книге СССР.

ЗМЕ́И (Ophidia, или Serpentes), подотряд чешуйчатых. Ископаемые остатки древних З. (дл. до 11 м) известны с мела. Предками являются, по-видимому, варанообразные ящерицы. Тело узкое, сильно вытянутое, дл. от 8 см до 10 м (удавы), покрыто роговыми щитками и чешуёй. Пояса конечностей отсутствуют (у нек-рых сохраняются рудименты таза и когтеобразные остатки задних ног). Число позвонков колеблется от 141 до 435, обычно не менее 200. Грудины нет, туловищные позвонки с подвижными рёбрами. Глаза покрыты прозрачными сросшимися веками. Наруж. ушного отверстия и барабанной перепонки нет, среднее ухо упрощено. Язык длинный, раздвоенный на конце; есть якобсонов орган. Кости лицевой части черепа соединены между собой эластичными связками, обеспечивающими сильное растяжение ротовой полости при заглатывании крупной добычи. Зубы тонкие, острые, загнуты назад, у неядовитых З. служат лишь для захвата и удержания добычи. У ядовитых З. на верх. челюсти ядовитые, иногда подвижные, зубы (с бороздкой или каналом для стекания яда). Внутр. органы асимметричны. Лёгкое обычно одно. Мочевого пузыря нет. Копулятивный орган самцов (в виде парных мешков, обычно с шипиками) расположен под кожей позади анального отверстия в основании хвоста. З. линяют неск. раз в год (наруж. роговой слой кожи — выползок — сбрасывается обычно целиком). 13 сем.: ужовые, аспидовые, морские змеи, гадюковые, ямкоголовые, слепозмейковые, узкоротые змеи, ложноногие (удавовые), аномалепидовые (Anomalepidae), вальковатые (Anilidae), щитохвостые (Uropeltidae), лучистые (Xenopeltidae), бородавчатые (Acrochordidae); ок. 3000 видов. Распространены по всему земному шару, кроме Антарктиды. В СССР ок. 60 видов из 6 сем. Большинство З. ведёт наземный образ жизни, чаще в густом растит. покрове, кронах деревьев, многие обитают в пустынях, нек-рые живут в пресных водоёмах и морях (морские змеи). Хищники. Добычу заглатывают живой или предварительно удушенной, убитой ядом. Размножаются откладывая яйца, нек-рые З.— яйцеживородящие. Играют важную роль, регулируя численность грызунов, моллюсков и насекомых. Кожа нек-рых З. используется в кожев. пром-сти. Яд З. широко применяют в медицине. Опасны укусы ядовитых З. (особенно в тропич. странах). Среди З., обитающих в СССР, опасны укусы кобры, гюрзы, эфы. Как правило, первыми З. на человека не нападают. Численность мн. видов сокращается, 26 видов и подвидов в Красной книге МСОП, 16 видов в Красной книге СССР. См. табл. 43.

ЗМЕИНОШЕ́ЙНЫЕ ЧЕРЕПА́ХИ, террапины (Chelidae), семейство черепах. Характерна длинная шея, к-рая вместе с головой закладывается сбоку под панцирь, а не втягивается внутрь. У австрал. З. ч. (*Chelodina longicollis*) шея с головой равна по длине туловищу. Панцирь обычно значительно уплощён. 10 родов, более 30 видов, в реках и озёрах Юж. Америки, Австралии, Нов. Гвинеи. Плотоядные. Откладывают 15—20 яиц. Нек-рые виды — объект охоты (мясо, яйца). 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 3 в табл. 44.

ЗОБ (ingluvies), расширенная часть пищевода у ряда беспозвоночных (мн. моллюски, черви, насекомые) и птиц; служит для накопления, хранения, а иногда и предварит. химич. переработки пищи. У пчёл в З. происходит переработка нектара в мёд.

У птиц З. лежит над ключицей и обычно имеет крупные железы. Перистальтич. движения З. обеспечивают поступление пищи в желудок, её отрыгивание при выкармливании птенцов или удалении непереваренных остатков. У голубей с 8-го дня насиживания клетки эпителия З. подвергаются жировому перерождению, отторгаются и вместе с секретом желёз З. образуют беловатую жидкость (зобное молоко) для выкармливания птенцов. Населяющие пустыни рябки переносят в З. воду для птенцов. З. развит у птиц, к-рые с трудом добывают себе пищу, но зато находят её в значит. кол-ве (хищники) или у птиц с относительно медленным пищеварением (нек-рые зерноядные).

ЗОЕ́А (от греч. zōē — жизнь), пелагическая личинка десятиногих ракообразных, следующая за *протозоеа*. У нек-рых видов (напр., у речных раков) стадия З. проходит в яйце. Из грудных конечностей развиты лишь передние — ногочелюсти (с их помощью З. плавает), из брюшных — только задние — уроподы (у З. крабов последних нет). Глаза стебельчатые. У креветок З. в процессе развития переходит в стадию мизидной личинки, у др. десятиногих — в т. н. декаподитную стадию, близкую по строению к взрослому раку. См. рис. 21 при ст. *Личинка*.

ЗОЛОТА́Я РЫ́БКА (*Carassius auratus auratus*), одомашненный подвид серебряного карася. Исходная форма — в пресных водоёмах Китая, где З. р. выведена путём длит. отбора жёлтых и красных мутантных форм (первые упоминания о З. р. в кит. источниках относятся к 7—9 вв.). От исходной формы отличается золотисто-жёлтой окраской, более коротким и широким (до шаровидного) туловищем, сильно изменёнными плавниками. В результате многовековой селекции и гибридизации получены сотни форм разл. окраски, отличающиеся также размерами и формой туловища, головы, плавников, величиной и положением глаз и др. признаками. Наиб. известны: вуалехвост, или рюкин (короткое округлое туловище, длинный раздвоенный хвостовой плавник в виде вуали), комета (хвостовой плавник в 3—4 раза длиннее тела), вакин (хвостовой и анальный плавники короткие, но раздвоенные), диакин (хвостовой плавник в виде бабочки), львиноголовка, или оранда (на голове разнообразные наросты), телескоп, или демекин (выпуклые глаза разл. формы

с разной ориентацией оптич. осей), водяные глазки (огромные водянистые глаза), шубункин (пёстрая окраска тела, наиб. ценна «ситцевая» — чёрные, красные, жёлтые и белые пятна по голубому фону). Нерест обычно весной. У самцов появляется брачный наряд — «жемчужная сыпь» (белые бугорки на жаберных крышках). Плодовитость до 3 тыс. икринок. З. р. всеядны. Используются в генетич. и др. экспериментах. Живут до 35—40 лет.

ЗОЛОТИ́СТЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Chrysophyta), отдел низших растений. Одноклеточные, колониальные, реже многоклеточные (нитевидные, пластинчатые), плавающие или прикреплённые организмы, дл. до 2 см. Хлоропласты золотисто-жёлтые или бурые, содержат хлорофилл *a*, иногда хлорофилл *c*, каротиноиды; окраска обусловлена фукоксантином. Нек-рые гетеротрофы, питающиеся голозойно. Запасные вещества — хризоламинарин и масло. Большинство З. в. подвижно, с 1—2 жгутиками или псевдоподиями, сократит. вакуолями и глазком, нек-рые одеты панцирем из чешуек или заключены в домик. Бесполое размножение делением и зооспорами. Половой процесс известен лишь у неск. видов. Способны образовывать окремнелые цисты. Распространены широко по всему земному шару, но гл. обр. в умеренных широтах. В СССР ок. 70 родов, св. 300 видов. Встречаются гл. обр. в чистых пресных водах. Характерны для кислых вод сфагновых болот; реже обитают в морях и солёных водоёмах, в почвах — единичные виды. З. в. — типичные представители фитопланктона, важное звено трофич. цикла водоёмов, где они являются первичными продуцентами органич. вещества. Иногда вызывают «цветение» воды, приводящее часто к гибели рыб. Особенно опасно массовое развитие *Prymnesium parvum*, выделяющего нейротоксин.

● Определитель пресноводных водорослей СССР, в. 3, М., 1954.

ЗОНА́ЛЬНАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ, естественная растительность, характеризующая соответствующие биомы (тундру, тайгу, степь, пустыню и др.), природные пояса и зоны. Обычно занимает ровные водораздельные пространства — т. н. плакоры. В природных зонах с С. на Ю. в зависимости от состава и строения растительности выделяют подзоны, напр. в степной зоне — луговых, настоящих и опустыненных степей. З. р. изменяется также с З. на В., напр. еловые леса Европ. части СССР в Сибири замещаются лиственничными лесами. З. р. встречается за пределами осн. зоны, на местообитаниях, особенно для неё благоприятных, образуя экстразональную растительность. Неоднородность рельефа и связанные с этим изменения условий увлажнения и почв вызывают появление интразональной растительности. В нек-рых зонах естеств. З. р. сохранилась лишь в заповедниках (напр., типичные еловые леса Средне-Русской возвышенности — в Центральнолесном заповеднике, ковыльные степи — в Аскании-Нова, пустыни — в Репетекском заповеднике).

ЗО́НТИК (umbella), простое ботрическое соцветие, в к-ром цветоножки всех цветков одинаковой длины и собраны на укороченной оси (напр., у вишни, первоцвета). Чаще встречаются сложные (двойные) З. (морковь, укроп, дудник и др. зонтичные), к-рые могут входить в состав ещё более сложных объединённых соцветий. См. рис. в табл. 18.

ЗО́НТИЧНЫЕ, сельдереевые (Umbelliferae, Apiaceae), семейство двудольных растений порядка аралиевых. Преим. одно- и многолетние травы, реже кустарники или деревца; листья обычно простые, очередные, сильно рассечённые. Цветки мелкие, в сложных, иногда простых зонтиках или головках. При основании зонтиков развивается обёртка, а у зонтичков — обёрточка из неск. цельных или рассечённых листочков. Цветки обоеполые, правильные. Плод — вислоплодник, состоящий из двух полуплодиков (мерикарпиев), висящих на колонке (карпофоре). Во всех органах — эфиромасляные ходы. Св. 3000 видов (ок. 300 родов), распространены очень широко, наиб. многочисленны в умеренных и субтропич. областях Сев. полушария, в СССР ок. 800 видов (ок. 150 родов). З. — моно- и поликарпич. растения; цветки протандричны, опыляются насекомыми. Медоносы. Одно из наиб. важных в хоз. отношении сем. цветковых растений. Среди З. много овощных (пастернак, морковь, сельдерей, петрушка), технич. (ферула, кориандр), эфирномасличных (кориандр, тмин, анис, айован), лекарств. (амми, укроп, ферула) и декор. (володушка, астранция, борщевик) растений. Нек-рые сильно ядовиты (вех, болиголов). Ряд видов (бутень, сныть, скандикс) засоряют посевы.

Зонтичные: *1* — тмин обыкновенный (*Carum carvi*), *а* — цветок, *б* — плод; *2* — бедренец камнеломковый (*Pimpinella saxifraga*), *а* — плод; *3* — володушка золотистая (*Bupleurum aureum*), *а* — плод; *4* — болиголов пятнистый (*Conium maculatum*), *а* — простой зонтик, *б* — плод; *5* — вех ядовитый (*Cicuta virosa*), *а* — продольный разрез корневища, *б* — плод.

ЗОО... (от греч. zṓon — животное), часть сложных слов, указывающая на отношение к животному миру (напр., *зоология*).

ЗООБЕ́НТОС (от *зоо...* и *бентос*), совокупность донных животных, обитающих на грунте и в грунте мор. и континентальных водоёмов.

ЗООГЕОГРА́ФИЯ (от *зоо...* и география), раздел биогеографии, изучающий закономерности распространения и распределения животных на земной поверхности.

● Дарлингтон Ф., Зоогеография, пер. с англ., М., 1966; Современные проблемы зоогеографии, М., 1980.

ЗООЛОГИ́ЧЕСКИЙ ПАРК, зоопарк, научно-просветит. учреждение, в к-ром содержат в неволе (в клетках, вольерах) или полувольно (на больших огороженных площадях, близких к естеств. местообитаниям) диких животных. Наряду с показом многообразия животного мира, изучением его представителей, распространением естественнонаучных знаний и пропагандой идей охраны дикой фауны, в задачи З. п. входит сохранение генофонда редких и исчезающих видов животных.

Исторически З. п. предшествовали зверинцы Вавилона, Ассирии, Рима. Большие З. п. существовали примерно за 1500 лет до н. э. в Др. Египте, под назв. «Сады знаний» — в Китае. В Европе первые З. п. были созданы в Вене (1752) и Мадриде (1770); в России — в Москве (1864), Петербурге (1865). Всего в мире ок. 850 З. п. (1984), в СССР — 33 (1984). Самые большие коллекции животных имеют зоопарки Зап. Берлина — ок. 1700 видов (ок. 10 000 экз.), Амстердама — ок. 1300 видов (ок. 6000 экз.), Лондона — ок. 1000 видов (ок. 9000 экз.). В Московском зоопарке содержится ок. 700 видов (более 3000 экз.), в зоопарках Ленинграда, Киева, Риги, Харькова и др. городов — от 400 до 600 видов в каждом. З. п. сыграли первостепенную роль в спасении от полного вымирания оленя Давида, лошади Пржевальского (эти виды существуют только в неволе), зубра, гавайской казарки и мн. др. Содержание в ряде З. п. животных (св. 50 видов птиц и ок. 140 видов млекопитающих и др.), внесённых в Красные книги МСОП, СССР и др., способствует сохранению природных популяций и в будущем могло бы дать возможность возвратить эти виды в их естеств. местообитания.

● Московский зоопарк, М., 1961; Даррелл Д., Ковчег на острове, пер. с англ., М., 1980; Zoos and aquaria of the World, в кн.: International Zoo Yearbook 1982, v. 22, L., 1982.

ЗООЛО́ГИЯ (от *зоо...* и *...логия*), наука о животных, часть биологии, изучающая многообразие животного мира, строение и жизнедеятельность животных, распространение, связь со средой обитания, закономерности индивидуального и историч. развития.

По задачам исследования З. распадается на ряд осн. дисциплин: систематика животных, морфология животных, физиология животных, эмбриология животных, генетика животных, экология животных, филогения, этология, зоогеография, палеозоология. По объектам исследования З. подразделяют на протозоологию, З. беспозвоночных и З. позвоночных, а также более дробно — на гельминтологию, малакологию, карцинологию, энтомологию, ихтиологию, герпетологию, орнитологию, териологию и т. д.

Описания животных известны с древнейших времён. З. как наука берёт начало в Др. Греции и связана с трудами Аристотеля, к-рый различал ок. 500 видов животных и сделал первую попытку их классификации. Значит. развитие З. получила в эпоху Возрождения. В 16—17 вв. накапливались знания о многообразии животных, их строении, образе жизни; благодаря изобретению микроскопа был от-

крыт мир микроскопич. животных и положено начало их изучению. Основы совр. системы животного мира были заложены в кон. 17 и 1-й пол. 18 вв. преим. работами Дж. Рея и особенно К. Линнея (1-е изд. его «Systema naturae» вышло в 1735). В этот же период начинается разделение З. на разл. дисциплины.

Ч. Дарвин — основатель материалистич. теории эволюции органич. мира, внёс большой вклад и непосредственно в З. В результате путешествия на корабле «Бигл» был опубликован его «Дневник изысканий» (1839, 2-е изд. 1845), где впервые дано описание многих южноамер. и островных грызунов, хищных птиц, вьюрков, ящериц, черепах и др. животных. Особое значение имели разработанная им теория происхождения коралловых рифов, подготовленный под его редакцией труд «Зоология» (т. 1—5, 1839—1843) и монография «Усоногие раки» (т. 1—2, 1851—54).

Большое значение в развитии З. имели труды Ж. Л. Бюффона, Ж. Кювье, Э. Жоффруа Сент-Илера, П. С. Палласа, Ж. Б. Ламарка, К. Ф. Рулье, К. Вольфа и К. М. Бэра, А. Уоллеса, Р. Оуэна, Э. Геккеля и Ф. Мюллера, А. О. и В. О. Ковалевских, И. И. Мечникова, М. А. Мензбира, И. И. Шмальгаузена, В. Н. Беклемишева и мн. др. В совр. З. наряду со сравнительным методом большую роль играет и экспериментальный, особенно в физиологии, эмбриологии, экологии животных, а также биометрич. обработка эксперим. данных.

З. служит науч. основой охраны и использования животного мира, для разработки мер по регуляции численности видов, наносящих ущерб с.-х. и лесным культурам, запасам пищевых и пром. товаров, а также — и переносчиков возбудителей опасных заболеваний человека и животных. Совр. З. тесно связана с медициной, с. х-вом и ветеринарией, нек-рые её разделы входят как составные части в такие комплексные дисциплины, как паразитология, гидробиология, эпизоотология, эпидемиология.

● Плавильщиков Н. Н., Очерки по истории зоологии, М., 1941; Огнев С.И., Зоология позвоночных, 4 изд., М., 1945; Наумов Н. П., Карташев Н. Н., Зоология позвоночных, ч. 1—2, М., 1979; Догель В. А., Зоология беспозвоночных, 7 изд., М., 1981.

ЗООМА́ССА, суммарная масса всех животных или к.-л. их группы в любом природном сообществе (экосистеме). З. наземных животных обычно меньше фитомассы; в водных пелагич. экосистемах З. намного превышает фитомассу. См. также *Биомасса*.

ЗООМАСТИГИ́НЫ, животные жгутиконосцы (Zoomastigophorea, Zoomastigina), класс (по др. системе — подкласс) жгутиконосцев. Бесцветные, свободноживущие или паразитические, одиночные или колониальные организмы с голозойным типом питания. Нек-рые питаются бактериями, водорослями, другие усваивают растворённые в воде вещества (гл. обр. путём пиноцитоза). Много паразитич. форм. Размножение преим. бесполое (продольным делением), половой процесс известен лишь в нек-рых отрядах. Осн. отряды: протомонадовые (Protomonadina) — мелкие амёбоидные формы с 1—3 жгутиками, обитают в пресных водоёмах разл. степени загрязнения, поглощают бактерий, способствуя очищению вод, встречаются в почве; кинетопластиды (в т. ч. опасные паразиты — трипаносомы и лейшмании); полимастигиды, гипермастигиды, дипломонадиды (Diplomonadida), к к-рым относятся лямблии.

ЗООПЛАНКТО́Н (от *зоо...* и *планктон*), совокупность животных, населяющих толщу мор. и пресных вод и пассивно переносимых течениями. См. *Планктон*.

ЗООПСИХОЛО́ГИЯ (от *зоо...*, греч. psychē — душа и *...логия*), раздел психологии, изучающий психику животных, её происхождение и развитие в процессе эволюции, предысторию и биол. предпосылки зарождения человеческого сознания. Изучение психич. активности животных было начато в 18—19 вв. трудами Ж. Л. Бюффона, Ж. Б. Ламарка, Ч. Дарвина и др. В России в 19 — нач. 20 вв. К. Ф. Рулье и В. А. Вагнер положили начало эволюц. направлению в З., к-рое получило дальнейшее развитие в трудах сов. зоопсихологов. Конкретное изучение психич. деятельности животных, их ощущений и восприятий, ориентировочно-исследоват. реакций, памяти, эмоций, навыков и др. форм научения, интеллекта и т. п. производится на основе анализа структуры поведения животных при всестороннем учёте экологич. особенностей изучаемого вида. З. тесно связана с оформившейся в 20 в. *этологией*, а также с экологией, нейрофизиологией, физиологией высшей нервной деятельности. Особое место в З. занимает изучение психики обезьян, т. к. манипулирование, орудийная деятельность, стадность, формы общения, интеллектуальные действия обезьян рассматриваются как биол. предпосылки зарождения трудовой деятельности, членораздельной речи, сознания и человеческого общества. Зоопсихологич. исследования имеют прикладное значение для медицины (психофармакологич. эксперименты и др.), для практики животноводства, собаководства, охраны животного мира, акклиматизации и одомашнивания диких животных, зверо- и рыбоводства и др.

● Фабри К. Э., Основы зоопсихологии, М., 1976. См. также лит. при ст. *Поведение*.

ЗООСПОРА́НГИЙ (от *зоо...* и *спорангий*), одноклеточный орган бесполого размножения у мн. водорослей и нек-рых низших грибов (хитридиомицеты, водные и наземные оомицеты), в к-ром образуются зооспоры. У многоклеточных зелёных водорослей в З. превращается одна из вегетативных клеток таллома. У водорослей со сложно устроенным талломом (бурые водоросли) З. формируется из спец. клеток, образующихся на талломе (ламинария), а у наземных оомицетов — из клеток на выростах мицелия — спорангиеносцах (фитофтора, плазмопара и др.). У водных оомицетов З. образуется из концевого участка гифы мицелия, а у жёлтозелёных водорослей с несептированным талломом — из выроста клетки и отчленяется поперечной перегородкой от остальной части таллома. У одноклеточных форм в З. превращается вся клетка.

ЗООСПО́РЫ (от *зоо...* и *спора*), зоогонидии, подвижные споры мн. водорослей и нек-рых грибов, служащие для бесполого размножения и расселения. Образуются в зооспорангии. В отличие от типичных растит. клеток лишены плотной оболочки. З. мн. водорослей, кроме хроматофора, имеют также красный глазок и пульсирующие вакуоли. Подобно подвижным простейшим, З. передвигаются в воде при помощи жгутиков (б. ч. двух). Их активное движение ориентировано благодаря способности к фото-, аэро- и хемотаксису. Проплавав нек-рое время, З. теряют жгутики, образуют плотную оболочку и развиваются в новый организм водоросли или гриба.

ЗООТО́МИЯ (от *зоо...* и греч. tomē — разрез, рассечение), наука о внутр. строении животных. См. *Сравнительная анатомия животных*.

ЗООФА́ГИ (от *зоо...* и *...фаг*), животные, пищей к-рых служат др. животные. К З. относятся и организмы, питающиеся особями своего вида (см. *Каннибализм*), а также паразиты животных. От рода пищи и способов её добывания зависят образ жизни З. и их морфофизиол. и этологич. адаптации. У активных хищников имеются органы захвата, умерщвления добычи, сильно развиты органы движения и органы чувств. Пищеварит. тракт обычно относительно короче, чем у фитофагов.

ЗООХОРИ́Я (от *зоо...* и *...хория*), распространение диаспор животными. З. — результат сопряжённой эволюции (*коэволюции*) растений и соответствующих групп животных. Наиб. древняя форма З. — эндозоохория — распространение семян, проходящих неповреждёнными через пищеварит. тракт животного. Во внетропич. поясах осн. агенты распространения — птицы, обладающие острым зрением и плохим обонянием, чему соответствуют и плоды эндозоохоров: ярко окрашенные, часто собранные в соплодия, но без запаха (рябина, калина, черёмуха, бузина, облепиха и т. п.). В тропич. лесах диаспоры разносят плодоядные млекопитающие — обезьяны, рукокрылые, отличающиеся хорошим обонянием, в связи с чем крупные сочные плоды и соплодия обладают сильным запахом (ананас, авокадо, манго, дуриан, дынное дерево и др.). Сухие диаспоры также поедаются птицами и млекопитающими, но в этом случае распространение осуществляется лишь травоядными, гл. обр. домашним скотом. Эпизоохория — пассивный разнос диаспор на теле животного — свойственна травянистым растениям и м. б. специальной (наличие цепких или клейких диаспор) или факультативной (мелкие диаспоры переносятся с сырой почвой и илом). В первом случае разносчики диаспор млекопитающие — хищники, домашний скот и др. травоядные, во втором — также водоплавающие и болотные птицы (эпиорнитохория). Наиб. специализир. форма З. — синзоохория — активное растаскивание диаспор, связанное с запасанием корма. Так, разносчики диаспор (снабжённых особым придатком, содержащим масла и аттрактанты) ряда травянистых растений (виды фиалки, марьянника и др.) — муравьи (мирмекохория). Ореховидные диаспоры (сосны кедровой, дуба, бука, каштана, лещины) распространяются птицами (кедровка, сойка) и грызунами (белка, бурундук, лесная мышь). Мышевидные грызуны способствуют распространению степных и сорных видов. Разл. формы З. приурочены к разным биоценозам: в широколиств. лесах господствуют эндозоохория (существенна также и в тропич. лесах) и синзоохория, эпизоохория более свойственна сорно-рудеральным и прибрежным сообществам.

ЗООЦЕНО́З (от *зоо...* и *ценоз*), совокупность животных, совместно обитающих при определ. условиях; составная часть *биоценоза*.

ЗОРА́ПТЕРЫ (Zoraptera), отряд насекомых. Близки к тараканoвым и термитам. Дл. 2—3 мм. Покровы слабо пигментированы. Ротовой аппарат грызущий. Большинство З. безглазые и бес-

крылые, но в пределах одного вида могут встречаться и крылатые, и бескрылые особи, с развитыми глазами и глазками, а также безглазые. Превращение неполное. Ок. 25 видов (1 род — *Zorotypus*), в тропиках и субтропиках, кроме Европы. В СССР не встречаются. Очень влаголюбивы. Обитают в лесной подстилке, гнилой древесине, под корой. Встречаются плотными скоплениями, но без признаков обществ. жизни.

ЗРАЧО́К (pupilla), отверстие в радужной оболочке глаза позвоночных, через к-рое световые лучи попадают на сетчатку. Диаметр З. изменяется рефлекторно (зрачковая реакция) в зависимости от освещённости (у человека от 2 до 8 мм). При переходе от тусклого освещения к яркому З. сужается примерно через 5 сек, при переходе от яркого к тусклому — расширяется через 5 мин. У рыб и хвостатых земноводных зрачковая реакция выражена слабо или отсутствует совсем. У животных форма, размер и положение З. (круглый, щелевидный, прямоугольный, горизонтальный, вертикальный) являются систематич. признаком. Зрачковая реакция у человека имеет диагностич. значение в медицине. См. также *Глаз.*

ЗРЕ́НИЕ, получение животными организмами информации о внешнем мире посредством улавливания отражаемых или излучаемых объектами электромагнитных излучений в диапазоне волн от 300 до 800 нм, называемых световыми. З. свойственно подавляющему большинству беспозвоночных и позвоночных животных. Способность «оценивать» степень освещённости (реакция на свет) присуща одноклеточным организмам. В ходе эволюции выделяются спец. фоточувствит. клетки, избирательно реагирующие на световой раздражитель (напр., в покровных тканях дождевых червей). У пиявок и нек-рых моллюсков светочувствит. аппарат позволяет различать и направление падающего на них света. Животные с развитым З. воспринимают свет с помощью сложных органов — глаз. У всех позвоночных и мн. беспозвоночных органы З. парные, располагаются либо по бокам головы, либо на её передней части. Пространство, из к-рого животное может воспринимать световые сигналы при неподвижной голове и глазах, составляет его п о л е З. Оно, в свою очередь, делится на монокулярную и бинокулярную зоны, соответствующие восприятию либо одним глазом (м о н о к у л я р н о), либо двумя одновременно (б и н о к у л я р н о), при этом происходит слияние монокулярных изображений объекта в единый зрительный образ. Бинокулярное З. обеспечивает точную оценку глубины пространства, качеств. анализ трёхмерной формы объектов и их пространств. расположения; наиболее развито у млекопитающих.

Важным свойством З. как физиол. функции является способность к адаптации в сильно меняющихся условиях, что обеспечивает высокую контрастную чувствительность органов З., их способность улавливать различия в яркости в широком диапазоне освещённости.

Наличие в сетчатке глаза неск. типов фоторецепторов, чувствительных к световым волнам разл. длины, обеспечивает возможность дневного (ф о т о п и ч е с к о е З.), ночного (с к о т о п и ч е с к о е З.), сумеречного (м е з о п и ч е с к о е З.), а также *цветового зрения.*

Один из осн. показателей качества З.— его о с т р о т а — характеризует способность зрительной системы различать мелкие детали объектов и зависит от интенсивности освещения, от степени совершенства оптич. аппарата глаза, плотности расположения фоторецепторов и т. д. Особенно высока острота зрения у нек-рых птиц. Совокупность структур организма, обеспечивающих З., образует *зрительную систему.*

● М а з о х и н - П о р ш н я к о в Г. А., Зрение насекомых, М., 1965; Физиология сенсорных систем, ч. 1. Физиология зрения, Л., 1971; Механизмы зрения животных, М., 1978.

ЗРЕ́НИЯ О́РГАНЫ (organa visuum), органы многоклеточных животных (кроме губок), обеспечивающие восприятие световых раздражений. Осн. элементы З. о.— светочувствит. клетки (фоторецепторы). Простые З. о. (напр., у дождевых червей) состоят из светочувствит. клеток без пигмента, рассеянных среди эпителиальных клеток наруж. покрова. Они воспринимают лишь изменения в интенсивности освещения и не реагируют на направление падающего света. У пиявок образуются скопления светочувствит. клеток, подостланные или заэкранированные пигментными клетками, к-рые изолируют светочувствит. клетки от боковых лучей, что позволяет различать не только интенсивность, но и направление падающего света. У нек-рых медуз и плоских червей З. о.— разрозненные светочувствит. клетки, концентрирующиеся в глазные пятна (стигмы). Дальнейшее усложнение З. о. привело к углублению эпителия глазного пятна в глазной бокал. Если края его смыкаются, З. о. принимают форму пузырька, заполненного студнеобразным веществом, образующим стекловидное тело. Такое постепенное развитие З. о. особенно характерно для многощетинковых червей и моллюсков. Зрительные клетки таких З. о. лежат под эпителием и вместе с пигментными клетками образуют сетчатку. У мн. членистоногих З. о. представлены *фасеточными глазами.* Дальнейшее усовершенствование пузырчатого З. о. приводит к увеличению числа фоторецепторов, появлению роговицы, радужной оболочки со зрачком, хрусталика, особого аккомодационного приспособления и мускулатуры, служащей для движения самого глаза. З. о., развиваясь независимо в разл. филогенетических ветвях животного мира, на высших ступенях приобретают сходное строение. При этом ведущим фактором эволюции З. о., по-видимому, была тенденция оптимального сочетания процессов как большего использования энергии светового потока, так и улучшения избират. чувствительности. Из беспозвоночных наиб. совершенные З. о. у головоногих моллюсков, из позвоночных — у птиц. См. также *Аналогия, Глаз, Глазки, Зрение.*

ЗРИ́ТЕЛЬНАЯ СИСТЕ́МА, з р и т е л ь н ы й а н а л и з а т о р, совокупность светочувствит. органов и отделов мозга, обеспечивающих восприятие и анализ зрит. раздражений и формирование зрит. ощущения и образа. В ходе эволюции З. с. совершенствуется по мере развития *зрения органов* и нервной системы. У животных с развитыми органами зрения фоторецепторы являются входными элементами многослойного нервного образования — сетчатки. Аксоны конечных нейронов сетчатки объединяются в зрит. нерв и направляются в центральные (мозговые) отделы З. с. У насекомых зрит. центры находятся в оптич. долях головного мозга. У рыб, земноводных и пресмыкающихся осн. зрит. центр — крыша среднего мозга. У млекопитающих зрит. сигналы из сетчатки поступают в кору больших полушарий по двум путям: через наружное коленчатое тело (таламич. ядро) и через верх. двухолмие (гомолог крыши среднего мозга низших позвоночных). Осн. зрит. зоны сосредоточены в затылочной части коры, а также в височной, теменной и др. Б. ч. зрит. зон коры организована ретинотопически, т. е. представляет собой проекции, или своеобразные «карты» сетчатки. В коре приматов, напр., имеется не менее 15 таких «карт». У низших позвоночных значит. часть всей переработки зрит. информации падает на сетчатку, где имеются специализир. элементы («детекторы»), к-рые реагируют только на биологически важные зрит. объекты (напр., у лягушек есть детекторы маленьких тёмных пятен, обеспечивающие ловлю насекомых). У высших позвоночных нейроны сетчатки менее специализированы; разнообразный и детальный анализ зрит. информации осуществляется гл. обр. в мозговых центрах. У животных с подвижными глазами З. с. работает в тесной и неразрывной связи с глазодвигательной системой.

● Г л е з е р В. Д., Зрительная система, в кн.: Физиология сенсорных систем, Л., 1976; Основы сенсорной физиологии, пер. с англ., М., 1984.

ЗРИ́ТЕЛЬНЫЙ НЕРВ (nervus opticus), у позвоночных II пара *черепномозговых нервов;* чувствительный нерв.

ЗРИ́ТЕЛЬНЫЙ ПИГМЕ́НТ, структурно-функц. единица светочувствит. мембраны фоторецепторов сетчатки глаза — палочек и колбочек. Молекула З. п. состоит из хромофора, поглощающего свет, и опсина — комплекса белка и фосфолипидов. Хромофор представлен альдегидом витамина A_1 (ретиналем) или A_2 (дегидроретиналем). Опсины (палочковый или колбочковый) и ретинали, соединяясь попарно, образуют разл. З. п., различающиеся по спектру поглощения: р о д о п с и н (наиб. изученный палочковый З. п.), й о д о п с и н (колбочковый З. п., максимум поглощения 562 нм), п о р ф и р о п с и н (палочковый З. п., 522 нм) и др. Различия в максимумах поглощения З. п. у животных разных видов связаны также с различиями в структуре опсинов, по-разному взаимодействующих с хромофором. В целом эти различия носят адаптивный характер. Напр., виды, у к-рых максимум поглощения З. п. сдвинут к голубой части спектра, обитают на больших глубинах океана, куда лучше проникает свет с дл. волн от 470 до 480 нм. См. также *Родопсин, Фоторецепция.*

ЗУБА́НЫ (*Dentex*), род рыб сем. спаровых. Дл. от 30 см до 1 м. Зубы клыковидные (отсюда назв.), жевательные и режущие отсутствуют. Ок. 15 видов, в Атлантич. и Индийском океанах — от тропич. до умеренной зон и в Средиземном м., на глубинах, не превышающих 100 м. Нерест на кромке континентального шельфа. В СССР в Чёрном м. изредка встречаются 2 вида, в т. ч. наиб. крупный представитель рода — лобастый З. (*D. filosus*, или *D. gibbosus*), к-рый имеет дл. до 1 м и массу до 15 кг. Питаются рыбой и беспозвоночными. Объект промысла.

ЗУБА́СТЫЕ ПТИ́ЦЫ (Odontognathae), вымерший надотряд веерохвостых птиц; единств. отр. гесперорнисообразные.

ЗУБА́ТКОВЫЕ (Anarhichadidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. до

2,5 м. Тело удлинённое, покрыто мелкой, погружённой в кожу чешуёй. Зубы мощные, дробящие, клыки служат для схватывания и отрывания пищи от субстрата. Зубы быстро снашиваются, выпадают и замещяются новыми. Брюшных плавников нет. 2 рода, 5 видов: 3 — в морях Сев. Атлантики и 2 — в сев. части Тихого ок. В СССР — 4 вида, в т. ч. пятнистая зубатка (*Anarhichas minor*) в сев. морях и восточная зубатка (*A. orientalis*) в дальневост. морях. Нерест З. обычно зимой, икра донная, крупная (до 5—6 мм). Плодовитость в среднем 14,5—31,5 тыс. икринок. Питаются иглокожими, моллюсками, ракообразными, реже рыбой. Все З.— объект промысла. См. рис. 15 в табл. 35.

ЗУБА́ТЫЕ КИТЫ́ (Odontoceti), подотряд китообразных. Дл. от 1,2 до 20 м. Самцы у большинства крупнее самок. Имеют от 2 до 240 одновершинных зубов. Дыхало непарное, открывается на темени. В отличие от беззубых (усатых) китов череп в лицевой части асимметричный, ниж. челюсти короче черепной коробки и неподвижно сращены спереди. З. к. ориентируются под водой и находят пищу в осн. при помощи эхолокации и отличного слуха. Используют сложную звуковую сигнализацию. 4 сем.: кашалотовые (Physeteridae) (3 вида — кашалот и когии), клюворылые, речные дельфины и дельфиновые; всего 74—75 видов, во всех морях и океанах. В водах СССР — 20 родов, 24 вида. Длина новорождённого ок. половины длины тела матери. Большинство З. к.— стадные животные со сложной групповой структурой. Питаются преим. рыбой, головоногими моллюсками и ракообразными. Численность мн. видов сокращается, в Красных книгах МСОП (4 вида) и СССР (7 видов и 1 подвид).

● Млекопитающие Советского Союза, т. 2, ч. 3 — Ластоногие и зубатые киты, М., 1976.

ЗУБА́ТЫЕ ПТИ́ЦЫ, ложнозубые, или костнозубые, птицы (Odontopterygiformes), вымерший отряд новонёбных птиц. Ранее включали в отр. пеликанообразных. Сочетают признаки совр. пеликанообразных (в строении черепа) и трубконосых (в строении посткраниального скелета), помещаются в системе между этими отрядами. Известны из нижнего эоцена — нижнего плиоцена Великобритании, Франции, Нигерии, Нов. Зеландии, США, Бразилии и СССР. 9 родов, 11 видов. У З. п. челюсти имели зубовидные выросты, а не зубы в альвеолах, как у зубастых птиц. Размеры от совр. баклана до лебедя. Вероятно, были типично морскими птицами с парящим полётом.

ЗУБОНО́ЖКИ (*Hydrotaea*), род насекомых сем. настоящих мух. Дл. 3—7 мм. Ок. 80 видов, распространены широко, но наиб. обычны в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — ок. 30 видов. Личинки З. обыкновенной (*H. dentipes*) и многих др. видов развиваются в навозе, питаются насекомыми, в т. ч. личинками комнатной мухи, жигалки осенней. Самки нек-рых видов З., напр. *H. irritans*,— кровососы, сильно докучают животным и человеку.

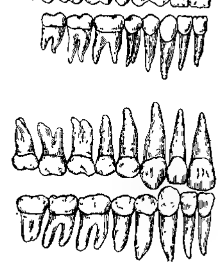
ЗУБР (*Bison bonasus*), млекопитающее сем. полорогих. Вместе с бизонами образует род зубров. Дл. тела до 3,5 м, выс. в холке до 2 м, масса до 1 т; самки мельче. Рога относительно небольшие (у самок меньше), с гладкой поверхностью. Волосяной покров густой, в передней части тела длинный, в задней — короткий; особенно удлинены волосы на подбородке и ниж. части шеи. 2 подвида: равнинный З. (*B. b. bonasus*) и кавказский З. (*B. b. caucasicus*). В историч. время был распространён в лесах Европы, в СССР — на З. Европ. части и на Кавказе. Гон в августе — 1-й пол. сентября. Около 1 самца — 2—6 самок. Беременность ок. 9 мес. Телёнок обычно 1. Лактация от 5 мес до года. Половозрелость в 2—3 года. К 20 в. З. сохранился лишь в заповедниках (к 1927 осталось 48 особей во всём мире). Благодаря разведению и расселению в СССР и ПНР удалось сохранить чистокровных З. как в питомниках, так и на воле. В СССР к 1981 было 830 чистокровных особей. Кроме чистокровных З. разводят гибридов (зубробизон и сложные гибриды с домашним скотом). В Красных книгах МСОП и СССР. В неволе размножается успешно. См. рис. 28 при ст. *Полорогие*.

● Зубр. European bison, М., 1979.

ЗУБРОБИЗО́Н, гибрид зубра с бизоном. Совмещает признаки и того и другого, но обычно крупнее обоих. От зубра отличается более крупной головой. Даёт плодовитое потомство как с зубром, так и с бизоном. Впервые З. получены в России (в 1907) в Аскании-Нова, в 1940 завезены в Кавказский заповедник, а позднее и в др. р-ны Кавказа, где успешно размножаются.

ЗУБРО́ВКА, лядник (*Hierochloë*), род растений сем. злаков. Многолетние травы, б. ч. с длинным ползучим корневищем. Соцветие — метёлка. Колоски с 3 цветками, из них верхний — обоеполый, 2 нижних — тычиночные или редуцированные. Ок. 30 видов, в Евразии, Америке, Австралии и Нов. Зеландии, гл. обр. во внетропич. поясах; в СССР — ок. 10 видов. З. душистая (*H. odorata*) широко распространена по лугам, полянам, кустарникам, как сорное на полях. Цветёт ранней весной. З. южная (*H. australis*) — излюбленный корм зубров (отсюда назв.). З. содержат кумарины. Из корневищ готовят ароматические настойки.

ЗУ́БЫ (dentes), костные образования, расположенные в ротовой полости у большинства позвоночных животных (у нек-рых рыб также в глотке) и служащие для захватывания, удержания и пережёвывания пищи, у хищных — также для её разрывания. З. человека наряду с др. органами принимают участие в звукообразовании. Произошли из плакоидной чешуи рыб. Закладываются у зародыша в виде эпителиальной складки — «зубной пластинки». Наиб. простая форма З.— коническая — характерна для большинства рыб, земноводных и пресмыкающихся. У млекопитающих, в связи с жеват. функцией, строение З. усложняется и происходит дифференцировка их формы (гетеродонтизм) на клыки, резцы и коренные. Различают три анатомич. части З.: вершину, или коронку, шейку и корень (или корни). Осн. массу З. составляет дентин, в области коронки он покрыт эмалью, в области шейки (у млекопитающих) — цементом. Внутри З. имеется полость — корневой канал, заполненный зубной мякотью, или пульпой. У рыб З. размещаются в мягких тканях и на костях ротовой полости, на жаберных дугах (глоточные зубы), у земноводных — на костях ротовой полости. У пресмыкающихся часто прирастают к челюстям. У крокодилов размещаются в альвеолах челюстей, у ядовитых змей в верх. челюсти развиваются ядовитые З. (снабжены каналом, связанным с ядовитой железой), у совр. черепах функцию З. выполняют режущие края роговых чехлов челюстей. Птицы лишены З., ископаемые (гесперорнисы) их имели. У млекопитающих З. расположены в альвеолах челюстей и характеризуются ограниченным ростом, у нек-рых они постоянны (монофиодонтизм), у других наблюдается полифиодонтизм, у большинства (и у человека) молочные З. заменяются постоянными (дифиодонтизм). Иногда нек-рые З. не развиваются, частичная редукция зубной системы приводит к образованию диастемы.



Зубные ряды гоминид: вверху — человека; внизу — синантропа.

Исходное кол-во З. плацентарных млекопитающих — 44. У многих происходит уменьшение резцов и коренных и кол-во З. снижается, так, у лемуров и цепкохвостых обезьян их 36, у человека 32. Число З. разной формы, характерное для данного млекопитающего, выражают зубной формулой, напр. $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$, в к-рой З. одной стороны верх. челюсти обозначены над чертой, а нижней — под нею; первая цифра обозначает число резцов, вторая — клыков, третья и четвёртая — коренных зубов (премоляров и моляров). В связи с функц. особенностями нек-рые З. обладают значит. или постоянным ростом, напр. верх. резцы у грызунов, бивни — у хоботных. Строение З.— один из осн. признаков в систематике животных, в т. ч. ископаемых гоминид. Исследование З., к-рые сохраняются лучше др. ископаемых остатков, сыграло большую роль при решении проблемы происхождения человека. Отличия в морфологич. деталях З. у разных групп людей используются наряду с др. антропологич. данными для решения проблем расо- и этногенеза.

● Зубов А. А., Одонтология, М., 1968.

ЗУЙКИ́ (*Charadrius*), род ржанковых. Дл. 15—25 см. Клюв относительно короткий. З. быстро бегают по твёрдому субстрату. 23 вида. Распространены широко, отсутствуют в Антарктике. В СССР 8 видов, почти на всей территории. Большинство З. живёт близ водоёмов, на незаболоченных участках, нек-рые — в пустынях и каменистых степях.

ЗЯ́БЛИК (*Fringilla coelebs*), птица рода вьюрков. Дл. в среднем 15 см. Распространён в Европе, Сев.-Зап. Африке и Зап. Азии, в СССР — в лесной и лесостепной зонах, вслед за вырубкой тайги расселился на В. до Иркутска и Тувинской АССР. Обычен в городских парках. Весной, как и у мн. др. птиц, первыми прилетают одни самцы — отсюда видовой эпитет в лат. назв., означающий «холостой». Песня звонкая с характерным «росчерком» в конце. См. рис. 1 при ст. *Вьюрковые*.

И

ИБИСОВЫЕ (Ibididae, или Threskiornithidae), семейство аистообразных. Дл. 48—106 см. Клюв длинный, изогнутый книзу (собственно ибисы) или прямой, уплощённый с расширением на конце (колпицы). Часть головы и иногда шея голые, нередко ярко окрашенные. Пальцы у основания соединены короткой перепонкой. Мн. виды немые, т. к. голосовая мускулатура гортани развита слабо или отсутствует. 20 родов, 32 вида, в тропич. и частью в умеренных поясах, в СССР гнездятся 2 вида: колпица и каравайка. В Приморском крае ранее гнездился красноногий ибис, на Каспии отмечался залёт священного ибиса, а в Приморье — черноголового ибиса (*Threskiornis melanocephala*). Гнездятся колониями на деревьях или скалах, в тростнике по берегам водоёмов и болот. Питаются водными животными. 6 видов и 1 подвид в Красной книге МСОП, 2 вида в Красной книге СССР.

ИВА (*Salix*), род растений сем. ивовых. Деревья выс. 10—40 м или кустарники (арктические и высокогорные виды — стелющиеся кустарнички выс. 8—30 см). Цветки с нектарниками, б. ч. в прямостоячих серёжках. Ок. 350 (по др. данным, св. 600) видов, в Сев. полушарии (в Юж. полушарии только 2). Растут гл. обр. по берегам водоёмов, часто образуя заросли, выносят длит. затопление, нек-рые виды — в подлеске сухих листв. лесов. В СССР — ок. 150 (по др. данным, ок. 180) видов, почти повсеместно от тундры до пустынь; широко распространены бредина, ветла, верба, ракита, чернотал, шелюга и др. Опыляются пчёлами и др. насекомыми. Цветут б. ч. до распускания листьев. Мн. видам свойственна протогиния. Размножаются семенами или укоренением ветвей, в культуре — черенками. Растут И. быстро, живут ок. 30 лет, иногда до 75—100. Древесина очень лёгкая и мягкая, быстро загнивает. Кора, листья и ветви служат кормом для диких (лось, заяц, бобр) и домашних животных, почки и серёжки — для промысловых птиц (куропатки, тетерев). И.— хороший ранний медонос. Разводится для живых изгородей, закрепления песков и берегов, на плантациях (т. н. корзиночные И.), в полезащитных придорожных полосах. Ряд видов (особенно «плакучие» формы) разводят как декоративные.

Ивы: *1* — ива козья (*Salix caprea*), *а* — олиственный побег, *б* — побег с мужскими серёжками, *в* — женская серёжка, *г* — мужской цветок, *д* — женский цветок, *е* — серёжка с раскрывшимися плодами, *ж* — раскрывшаяся коробочка, *з* — семя; *2* — ива пятитычинковая (*S. pentandra*), *а* — ветвь с мужскими серёжками, *б* — ветвь с женскими серёжками, *в* — мужской цветок; *3* — ива прутьевидная (*S. viminalis*), олиственный побег; *4* — ива травянистая (*S. herbacea*).

ИВА́Н-ДА-МА́РЬЯ, однолетнее растение из рода *марьянник*. Синяя или фиолетовая окраска его прицветников контрастирует с жёлтым венчиком цветков. И.-да-М. нередко наз. также анютины глазки (один из видов фиалки) и др. растения с неодинаково окрашенными лепестками венчика, с разными по окраске цветками и прицветниками и т. п.

ИВА́Н-ЧАЙ, растение рода *кипрей*; часто выделяют в особый род И.-ч., или хамерион (*Chamerion*).

ИВАСИ́, дальневосточная сардина (*Sardinops sagax melanosticta*), подвид тихоокеанской сардины. Дл. до 30 см. На боках вдоль спины до 15 тёмных пятен. В прибрежных водах Вост. Азии, в СССР — в Японском м., редко у Курильских о-вов и вост. берегов Камчатки. Планктофаг. Температурный оптимум обитания 10—20 °С. Плодовитость 27—84 тыс. икринок. Нерест в юж. частях ареала, нагуливается в северных. Живёт до 8 лет. Важный объект промысла. Численность подвержена колебаниям. См. рис. 2 при ст. *Сельдеобразные*.

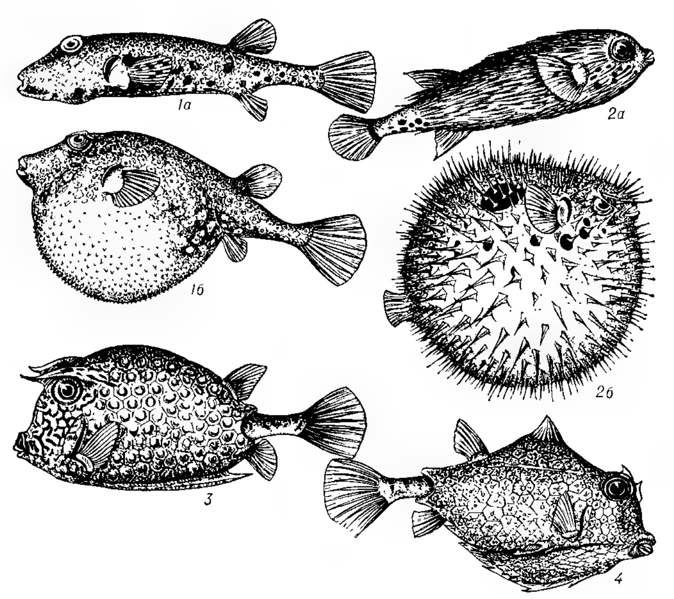
ИВОВЫЕ, порядок (Salicales), двудольных растений и его единств. семейство (Salicaceae). Деревья или кустарники, иногда кустарнички. Листья цельные, б. ч. очередные, цветки мелкие, однополые (растения двудомные), часто без околоцветника, собраны в однополые соцветия, т. н. серёжки. Гинецей паракарпный, завязь верхняя. Плод — коробочка. Семена б. ч. без эндосперма. 3 рода (тополь, ива, чозения), ок. 400 (по др данным, 700) видов, гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР ок. 200 видов — представители всех родов. Свето- и влаголюбивые растения. Опыляются насекомыми или ветром. Семена разносятся ветром на большие расстояния и прорастают обычно на 1—4-е сут (период покоя отсутствует), иногда на следующую весну. Пионерные растения при заселении карьеров, насыпей, залежей, речных наносов. Древесина используется как строит. материал, для произ-ва мебели, фанеры, спичек и т. д., кора — для дубления кож. Разводятся для быстрого облесения как мелиоративные и декор. растения. Ископаемые остатки И. известны с мела.

● Скворцов А. К., Ивы СССР, М., 1968.

ИВОЛГОВЫЕ (Oriolidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 18—30 см. 2 рода, 28 видов, в Африке, Евразии (кроме С.) и Австралии. Древесные птицы, держатся скрытно в кронах деревьев, выдавая своё присутствие лишь громким флейтовым свистом. Гнёзда в развилках ветвей. В кладке 2—5 яиц. Питаются насекомыми, плодами, нектаром. В СССР — 2 вида. У иволги (*Oriolus oriolus*) оперение у самца жёлтое, крылья чёрные, самка зеленовато-жёлтая. Дл. в среднем 25 см. Распространена в Сев.-Зап. Африке, Европе в Зап. Азии, в СССР — к Ю. от 64° с. ш. и на В. до Енисея. Перелётная птица, зимует в Африке и Индии. Селится отд. парами в листв. лесах, садах и парках, реже в борах. Численность в местах гнездования не более 2—3 пар на 1 га. Черноголовая, или китайская, иволга (*O. chinensis*) — на Д. Востоке. См. рис. 16 в табл. 46.

ИГЛИЦА, мышиный тёрн (*Ruscus*), род растений сем. спаржевых порядка лилейных. Двудомные, вечнозелёные кустарники, выс. до 60 см, с ползучими корневищами. Листья редуцированы до мелких плёнчатых чешуек, несущих в пазухах кожистые, обычно колючие листовидные ветви — филлокладии. Цветки мелкие, зеленоватые, однополые, развиваются по 1 (2—6) на филлокладиях. Размножение семенами и корневищами. Плод — ягода. Семена разносятся птицами. 5—6 видов, на Азорских и Канарских о-вах и о. Мадейра, а также в Европе; в СССР — 4 вида, в Крыму и на Кавказе. Растут в горных лесах, на каменистых склонах и скалах, среди кустарников. Декоративны. Стебли — корм для кр. рог. скота и коз. Плоды И. колхидской (*R. colchicus*) съедобны. Реликтовые виды И. колхидская, И. подъязычная (*R. hypoglossum*) и И. гирканская (*R. hyrcanus*) — в Красной книге СССР.

ИГЛОБРЮ́ХОВЫЕ, скалозубовые, рыбы-собаки (Tetraodontidae), семейство морских и пресноводных рыб отряда иглобрюхообразных. Дл. до 75 см. Тело укороченное, покрытое короткими шипиками, реже голое. Зубы слиты в 2 режущие пластины. 9—10 родов, ок. 90 видов, в тропических и субтропических океанических водах, изредка в пресных водах Африки, Юго-Вост. Азии и Юж. Америки; в СССР 1 вид — северная собака-рыба (*Fugu rub-*



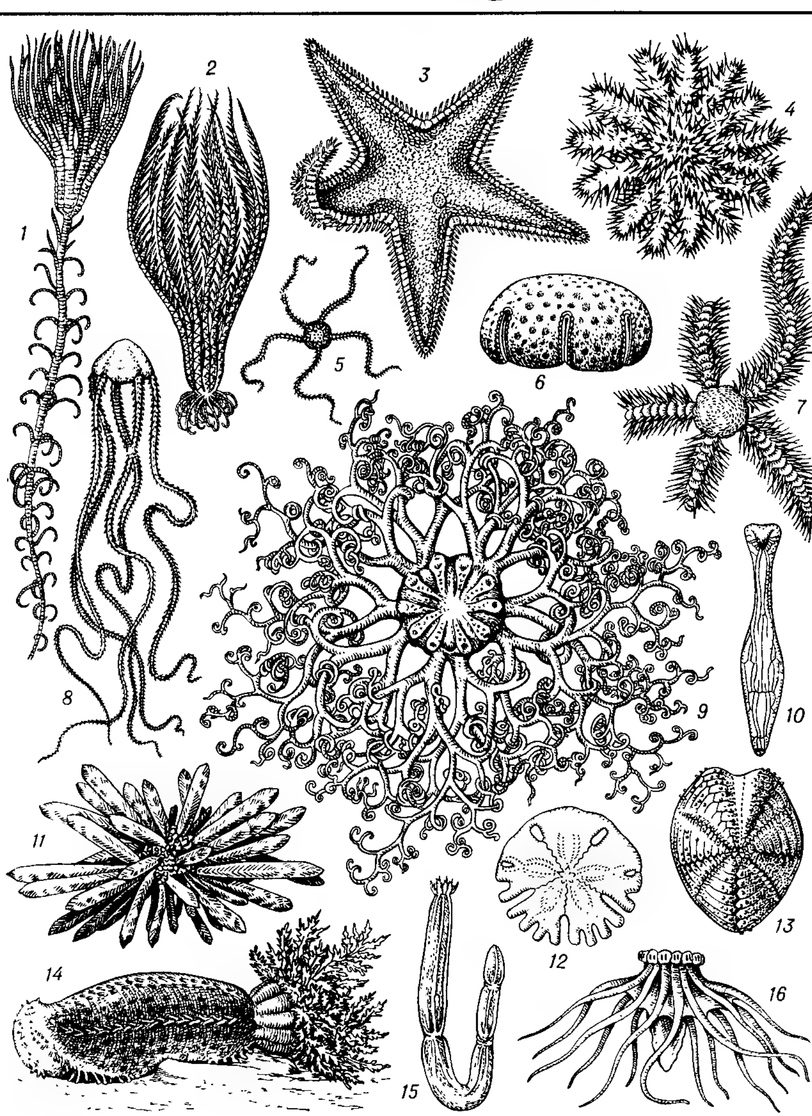
Иглобрюхообразные: *1* — флоридская собака-рыба (*Sphoeroides nephelus*), *а* — в норме, *б* — раздутая; *2* — ёж-рыба (*Diodon histrix*), *а* — в норме, *б* — раздутая; *3* — четырёхрогий кузовок (*Acanthostracion quadricornis*); *4* — горбатый кузовок (*Tetrasomus gibbosus*).

ripes, или *Sphoeroides borealis*), в Японском м. (летние заходы). Биология изучена слабо. При опасности тело И. раздувается в шар. Нек-рые И. охраняют икру. Бентофаги. Внутр. органы, гонады, брюшина и кожа мн. видов ядовиты (содержат сильный яд — тетродотоксин). В Японии и Корее мясо И. употребляют в пищу после спец. обработки. Морские И.— объект местного промысла, нек-рые пресноводные виды разводят в аквариумах. См. рис. 1 при ст. *Иглобрюхообразные*.

ИГЛОБРЮХООБРА́ЗНЫЕ, четырёхзубообразные (Tetraodontiformes), отряд костистых рыб. Известны с верхнего мела. Дл. обычно 10—40 см, нек-рые до 3 м. Челюстной аппарат обычно мощный, зубы у многих слиты в режущие пластинки. Брюшные плавники и первый спинной есть только у наиб. примитивных (спинороговые). Тело обычно покрыто костными пластинками, срастающимися в панцирь, или шипами, реже голое. Жаберные отверстия в виде коротких щелей. Локомоция с помощью грудного, спинного, анального плавников. 11 сем., в т. ч. спинороговые, кузовковые, иглобрюховые, ежи-рыбы, луны-рыбы, холлардиевые (Triacanthodidae), единороговые (Monacanthidae), араканowые (Aracanidae); ок. 350 видов, в прибрежных тропич. и субтропич. водах Мирового ок., реже в пресных водах; у дна и в пелагиали. Питаются моллюсками, иглокожими и кораллами, дробя их мощными зубами; нек-рые — планктофаги. Мало способны к длительному активному плаванию, но очень манёвренны. У многих И. икра, кровь, печень, мясо ядовиты.

И́ГЛОВЫЕ, иглы-рыбы, морские иглы (Syngnathidae), семейство гл. обр. мор. рыб отр. колюшкообразных. Дл. от 2,5 до 60 см. Тело игловидное, покрыто костными кольцами, иногда напоминает фигуру шахматного коня. Жабры в виде пучков. Спинной плавник без колючек. Грудные, анальный и хвостовой плавники иногда отсутствуют, брюшных плавников нет. Ок. 50 родов, св. 180 видов (150 видов морских игл и ок. 30 видов морских коньков), во всех морях и океанах, изредка в пресных водах. В СССР — 2 рода морских игл (*Nerophis*, *Syngnathus*) и 1 род морских коньков; 8 видов, в Японском, Чёрном, Азовском, Каспийском и Балтийском морях. Нерест весной или летом. Плодовитость ок. 100 икринок. Икру самка откладывает в выводковую камеру самца, находящуюся в брюшном (у морских игл) или хвостовом (у морских коньков) отделе тела. Планктонофаги и хищники. См. рис. 1,2 при ст. *Колюшкообразные*.

ИГЛОКО́ЖИЕ (Echinodermata), тип морских беспозвоночных. Размеры от неск. миллиметров до 1 м (редко более у совр. видов) и до 20 м у нек-рых ископаемых морских лилий. Целомические, вторич-



Современные иглокожие Морские лилии: *1 — Metacrinus rotundus*, *2 - Heliometra glacialis*; морские звёзды: *3 — Astropecten auranciacus*, *4 — Acanthaster planci*, *5 — Culcita coriacea*; офиуры: *6 — Ophiura robusta*, *7 — Ophiacantha truncata*, *8 — Asteronix loveni*, *9 — Gorgonocephalus arcticus*; морские ежи: *10 — Echinosigra phiale*, *11 — Heterocentrotus mamillatus*, *12 — Rotula augusti*, *13 — Spatangus purpureus*; голотурии: *14 - Cucumaria frondosa*, *15 — Leptosynapta inhaerens*, *16 — Pelagothuria natatrix*.

но радиально-симметричные животные, относящиеся к надтипу вторичноротых. Возникли в докембрии, в раннем палеозое, видимо, уже существовало 23 класса И., большинство из них вымерло в палеозое, в т. ч. все классы подтипа Homalozoa. По плану строения резко отличаются от всех др. животных. Радиальная симметрия чаще всего пятилучевая. Форма тела разнообразная: звездчатая, шаровидная, сердцевидная, дисковидная, бочонковидная, червеобразная или напоминающая цветок. И. обладают формирующимся в коже известковым скелетом, часто с многочисл. наруж. придатками (иглы, шипы, педицеллярии и т. п.), а также уникальной для всего животного царства амбулакральной системой. Есть кровеносная система. Спец. органов выделения нет. Нервная система примитивная (кольцевые и радиальные нервные тяжи в кожном эпителии). Кишечник трубчатый или мешковидный. Раздельнополые (редко гермафродиты). 5 совр. классов, относящиеся к 3 подтипам: морские лилии — подтип Crinozoa (Pelmatozoa); морские звёзды и офиуры — подтип Asterozoa; морские ежи и голотурии — подтип Echinozoa. Ок. 6000 совр. видов (известно ок. 16 000 вымерших видов), многочисленны во всех океанах и в морях с нормальной океанич. солёностью — от литорали до глуб. 11 км. Половые продукты обычно выметывают в воду. Развитие со стадией плавающей личинки и метаморфозом (нек-рые вынашивают зародышей до формирования молоди). Многие И.— детритофаги, есть полифаги (мн. офиуры), хищники (большинство морских звёзд), растительноядные (мн. морские ежи). И.— господствующая группа донных животных на больших глубинах (гл. обр. голотурии). Мн. мелководные И. ярко окрашены. Служат пищей придонным рыбам. Ряд видов (морские ежи, голотурии) — объект промысла. Нек-рые хищные морские звёзды уничтожают промысловых моллюсков (напр., астериасы), рифообразующие кораллы (терновый венец). См. рис. на стр. 222.

ИГЛОНО́ГАЯ СОВА́ (*Ninox scutulata*), птица сем. совиных. Дл. 20—25 см. Оперение тёмно-бурое, более светлое снизу. Лицевой диск небольшой. Над глазами — «брови» из жёстких пёрышек. Пальцы покрыты жёсткими щетинками (отсюда назв.). Распространена в Юж., Юго-Вост. и Вост. Азии, в СССР — в Приморье и на Ю. Хабаровского края. Лесная птица. Гнёзда в дуплах, в кладке 2—4 яйца, чаще 3. Охотится на лету, питается гл. обр. крупными насекомыми, а также мелкими птицами, грызунами, летучими мышами. См. рис. 7 при ст. *Совообразные*.

ИГЛЯ́НКИ, б а г р я н к и (Muricidae), семейство морских переднежаберных моллюсков. Известны с мела. Раковина (дл. до 30 см) разнообразной формы, богато скульптурирована шипами и иглообразными выростами (отсюда назв.), к-рые выполняют защитную функцию и ориентируют раковину устьем вниз при падении. Ок. 60 родов, более 400 совр. видов. Наиб. многочисленны на мелководьях в тропич. и субтропич. морях, но обитают и в морях умеренных широт и даже Полярного бассейна. В СССР — ок. 10 видов, в сев., южных и дальневост. морях. Раздельнополые. Яйца откладывают в капсулах, личинки развиваются внутри капсул или в планктоне. И. встречаются на глуб. до 1000 м. Хищники и трупоеды. Нападают на двустворчатых моллюсков, просверливая их створки радулой или вставляя выросты наруж. губы раковины между створками. Вредят марикультуре устриц, мидий и др. С древности в странах Средиземноморья из мантийных желёз болинуса средиземноморского (*Bolinus brandaris*) добывали пурпур; в Юж. Азии (Индия) и Америке для тех же целей использовали местные виды И. См. рис. 26, 27 в табл. 32.

● R a d w i n G. E., D'A t t i l i o A., Murex shell of the World, Standford, 1976.

ИГРУНКО́ВЫЕ ОБЕЗЬЯ́НЫ, к о г т и с т ы е о б е з ь я н ы (Callithricidae), семейство широконосых обезьян. Ископаемые И. о. (напр., *Dolichocebus*) известны из верхнего олигоцена Патагонии, остатки современных форм найдены в позднем плейстоцене Бразилии. Наиб. примитивные и самые мелкие среди человекоподобных приматов. Дл. тела от 16 до 35 см. Хвост длиннее тела, не хватательный. Тело густо покрыто длинными волосами, у нек-рых — усы, мантии, пучки длинных волос около ушей и на хвосте. На пальцах (кроме большого пальца стопы) когтеобразные ногти (отсюда одно из назв.). 32 зуба, у нек-рых И. о. очень большие ниж. клыки. Мозг гладкий, без борозд и извилин. Распространены в Центр. Америке (к Ю. от Панамы) и в Юж. Америке (до юж. части Бразилии, но лишь к В. от Анд). 5 родов: мармозетки, или собственно игрунки, карликовые мармозетки, каллимико (иногда выделяют в самостоятельное семейство), львиные игрунки, тамарины (22 вида); всего 35 видов. Большинство И. о. обитает в тропич. и субтропич. лесах. Ведут дневной образ жизни. Спят в дуплах или гнёздах. Очень подвижны. Живут семейными группами. Размножение сезонное, беременность ок. 140—150 дней. Рождают 1—4 (обычно 2) детёнышей; самцы участвуют в их воспитании. Питаются плодами, сочной зеленью, насекомыми, ящерицами и др. мелкими животными. Численность сокращается, 7 видов и 2 подвида в Красной книге МСОП. См. рис. 1, 2 в табл. 56.

ИГУА́НОВЫЕ, и г у а н ы (Iguanidae), семейство ящериц. Форма тела и окраска очень разнообразны. Размеры от неск. см до 2 м (*Iguana iguana*). Голова покрыта многочисл. мелкими щитками. В отличие от агам зубы у И. прикрепляются к внутр. краю челюстей. Конечности хорошо развиты. Ок. 50 родов (в т. ч. василиски), св. 700 видов. Распространены в Сев. и Юж. Америке, на Мадагаскаре и нек-рых о-вах Полинезии. Большинство живёт в лесах, на деревьях, многие — в пустынях и горах, нек-рые ведут полуводный образ жизни. Питаются преим. насекомыми и др. мелкими беспозвоночными; нек-рые растительноядные. Яйцекладущие, меньшинство — яйцеживородящие. Мясо и яйца съедобны. Кожа используется для разл. поделок. 13 видов и мн. подвиды в Красной книге МСОП. См. рис. 12 в табл. 42.

ИГУАНОДО́НТЫ (*Iguanodon*), род вымерших пресмыкающихся подотр. орнитопод. Известны из нижнего мела Зап. Европы, Сев. Африки и Азии (Монголия); наиб. богатые местонахождения («стада») в Зап. Европе (Бельгия). Размеры до 10 м. Череп удлинённый, с небольшими глазницами. Зубы двурядные. Первый палец кисти превращён в шип (защитное приспособление). Растительноядные. И.— предки утконосых динозавров. Ок. 5 видов.

Скелет игуанодонта (*Iguanodon bernissartensis*).

ИДИОАДАПТА́ЦИЯ (от греч. ídios — особый, своеобразный и *адаптация*), а л л о м о р ф о з, частное приспособление организмов к определ. образу жизни в конкретных условиях внеш. среды; соответствующее направление эволюц. преобразований наз. а л л о г е н е з о м. Термин «И.» введён А. Н. Северцовым (1925). И. не сказывается существенно на общем уровне организации данной группы в отличие от *ароморфоза* и регрессивных изменений — *катаморфоза*. И. обеспечивают адаптивную радиацию в пределах одного уровня организации и бывают специфич. признаками низших таксономич. категорий (видов, родов, семейств). Примеры И.: разные типы клювов у птиц в связи с использованием разл. пищи и способов её добывания, разные приспособления для распространения семян у растений и т. п. См. рис. при ст. *Прогресс*.

ИДИОБЛА́СТЫ (от греч. ídios— особый, своеобразный и ...*бласт*), одиночные клетки, включённые в к.-л. ткань и отличающиеся от клеток этой ткани размером, формой, функцией или внутр. содержимым, напр. клетки с кристаллами оксалата кальция или толстостенные опорные клетки в паренхиме листа (склереиды).

ИДИОГРА́ММА (от греч. ídios — особый, своеобразный и grámma — рисунок, линия), схематическое обобщённое изображение кариотипа с соблюдением усреднённых количеств. отношений между отд. хромосомами и их частями. На И. изображаются не только морфол. признаки хромосом, но и особенности их первичной структуры, спирализации, р-ны гетерохроматина и др. Сравнит. анализ И. используется в кариосистематике для выявления и оценки степени родства разл. групп организмов на основании сходства и различия их хромосомных наборов.

ИДИОПЛА́ЗМА (от греч. ídios — особый, своеобразный и *плазма*), гипотетическая материальная субстанция клеток организмов, определяющая их наследств. свойства. Термин и понятие И. были предложены К. Негели в 1884. Согласно его положениям, протоплазма состоит из надмолекулярных структур — мицелл, образующих цепочки нитей, пронизывающих все клетки организмов. Он полагал, что в отличие от т. н. питательной плазмы, в к-рой мицеллы расположены беспорядочно, в И. они образуют упорядоченные пучки, каждый из к-рых определяет конкретный признак организма. Изменения питательной плазмы под влиянием внеш. условий вызывают *модификации* организмов. Наследств. изменения возникают лишь в И. по внутр. молекулярно-механич. причинам. На-

ряду с подобными изменениями И., затрагивающими, по Негели, осн. структурные особенности организмов и ведущие к усложнению их организации, возможно возникновение и приспособит. изменений в результате длит. воздействия внеш. условий на протяжении ряда поколений. Теория Негели была эклектична (представляла смесь автогенетич., телеологич. и ламаркистских взглядов). Термин «И.» использовал в своих первых публикациях А. Вейсман для обозначения совокупности наследств. субъединиц, заменив его затем термином «зародышевая плазма» и уточнив её местонахождение в клетках.

● Филипченко Ю. А., Эволюционная идея в биологии, 3 изд., М., 1977.

ИЕРА́РХИЯ (греч. hierarchía) у животных, система поведенч. связей между особями в группе, регулирующая их взаимоотношения и доступ к пище, убежищу, особям противоположного пола. И. может быть неустойчивой, меняющейся в зависимости от обстоятельств (относительное доминирование), или жёсткой, устойчивой во времени (абсолютное доминирование). В последнем случае чаще всего имеет место линейная И. (особь А доминирует над особью Б, Б над В и т. д.), когда каждая особь имеет свой осн. ранг. При нелинейной И. отд. её звенья могут быть обратимыми: в присутствии третьей особи А доминирует над Б, в её отсутствии — Б над А (зависимые ранги). Часто у самцов и самок группы складываются в две относительно автономные системы И. В др. случаях самцы доминируют над самками, взрослые особи — над молодыми. В многосамцовых стадах приматов система И. осложняется существованием коалиций.

И. является лишь одним из регуляторов жизни группы, а концепция доминирования не в состоянии дать достаточно полную характеристику её структуры.

При изучении сложноорганизованных группировок (у обществ. насекомых, приматов) эта концепция постепенно уступает место иным подходам (напр., исследованию внутригрупповой структуры с точки зрения функц. ролей). У животных, не образующих компактных групп, относительное доминирование возможно при высокой плотности популяции; при низкой плотности оно уступает место *территориальному поведению*.

Термин «И.» широко используется в биологии по отношению к разл. объектам и процессам. Напр., говорят об иерархич. структуре сообщества, об И. регуляторных систем в организме и т. п.

● См. лит. при ст. *Поведение*.

ИЗВЕСТКО́ВЫЕ ГУ́БКИ (Calcarea, или Calcispongiae), класс губок. Скелет образован трёх-, четырёхлучевыми и одноосными иглами из углекислого кальция. Тело часто бочонковидное или трубковидное. Единств. губки, имеющие все 3 типа канальной системы. Небольшие (выс. до 7 см) одиночные или колониальные организмы. Св. 100 видов, в морях умеренных широт, гл. обр. на мелководье; в СССР — ок. 20 видов. Древнейшие находки И. г., имеющих спаянный скелет (фаретронные Г.), относятся к перми, наибольший расцвет в мелу.

ИЗВЕСТКО́ВЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, морреновские железы, парные выпячивания (3 пары) боковых стенок пищевода у дождевых червей. Функция И. ж. состоит в накоплении углекислого кальция, к-рый, выделяясь в пищевод, нейтрализует содержащиеся в пище гуминовые к-ты, а в крови, переходя в гидрокарбонат кальция, снижает содержание CO_2, обеспечивая эффективность гемоглобина.

ИЗВИ́ЛИНА (bostryx, ychis), соцветие (сложный монохазий), в к-ром от гл. одноцветковой оси (ветви) последовательно отходят вправо и влево боковые одноцветковые оси. И. характерна для гладиолуса, незабудки. См. рис. 14а в табл. 18.

ИЗИ́ДИИ [от греч. Ísidos tríches, букв.— волосы Исиды (др.-егип. богиня)], выросты наруж. поверхности таллома лишайников. Покрыты коровым слоем, внутри содержат клетки водорослей и гифы гриба. Будучи оторванными, в благоприятных условиях разрастаются в новые организмы. Служат для вегетативного размножения, а также увеличивают ассимиляционную поверхность слоевища. Развиваются у 15% видов лишайников, в осн. у высокоорганизованных кустистых и листоватых. Форма И. для каждого вида определённа и постоянна.

ИЗМЕ́НЧИВОСТЬ, свойство живых организмов существовать в разл. формах (вариантах). И. может реализоваться у отд. организмов или клеток в ходе индивидуального развития или в пределах группы организмов в ряду поколений при половом или бесполом размножении. По механизмам возникновения, характеру изменений признаков различают неск. типов И. Наследственная, или генотипическая, И. обусловлена возникновением новых генотипов и приводит, как правило, к изменению фенотипа. В основе генотипич. И. могут лежать мутации (мутационная И.) или новые комбинации аллелей, образующиеся за счёт закономерного поведения хромосом в мейозе и при оплодотворении (эукариоты) или за счёт рекомбинации (комбинативная И.). Ненаследственная, или модификационная, И. отражает изменения фенотипа под действием условий существования организма, не затрагивающих генотип (см. *Модификации*), хотя степень И. этого типа может определяться генотипом. Онтогенетическая И. отражает реализацию закономерных изменений в ходе индивидуального развития организма (морфогенез) или клеток (дифференцировка). При этом типе И. генотип остаётся неизменным, хотя в данном случае онтогенетич. изменения детерминированы и предопределены генетич. факторами. Это и приводит к необходимости выделения онтогенетич. И. в самостоят. тип. Причина онтогенетич. И.— функционирование разл. наборов генов на разных этапах онтогенеза организма или жизненного цикла клетки в пределах одного генома, причём порядок «выключения» или «включения» определ. генов наследуется при делении клеток или половом размножении организмов. Для обозначения такого типа И. используют также термины: «парагеномная», «эпигенотипическая», «эпигенетическая», «эпигеномная». Существуют и др. классификации И. Так, Ч. Дарвин различал определённую и неопределённую И. По совр. понятиям, неопределённая И. соответствует генотипич. И., а определённая — модификационной. Подразделение И. на наследственную и ненаследственную представляется искусственным, поскольку вариации в пределах любого типа И. обычно в той или иной степени определяются наследств. факторами. Противопоставление терминов «фенотипическая» и «генотипическая» И. тоже не всегда оправдано, т. к. причиной изменения фенотипа м. б. изменения генотипа, т. е. понятие «фенотипическая И.» в широком смысле включает в себя все типы И. По характеру изменений признаков различают качественную (альтернативную, прерывистую) и количественную (флюктуирующую, непрерывную) И. Причины возникновения этих типов И. бывают различны: модификации, изменения генотипа.

И.— один из важнейших факторов эволюции, обеспечивающей приспособленность популяций и видов к изменяющимся условиям существования. Генотипич. И. лежит в основе практич. селекции при создании новых пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов, модификационная — при подборе условий существования организмов, в к-рых реализуется один из пределов нормы реакции для особей данного генотипа.

● Левонтин Р., Генетические основы эволюции, пер. с англ., М., 1978.

ИЗО... (от греч. ísos — равный, одинаковый, подобный), часть сложных слов, означающая равенство, подобие (напр., *изогамия*).

ИЗОГА́МИЯ (от *изо...* и *...гамия*), тип полового процесса, при к-ром сливающиеся (копулирующие) гаметы не различаются морфологически, но имеют разл. биохимич. и физиол. свойства. И. широко распространена у одноклеточных водорослей, низших грибов и мн. простейших (корненожки радиолярии, низшие грегарины), но отсутствует у многоклеточных организмов. Ср. *Гетерогамия*, *Оогамия*.

ИЗОЛЕЙЦИ́Н (сокр. Иле, Ile), незаменимая аминокислота. Входит в состав почти всех белков. Исходные соединения для биосинтеза И. у растений и микроорганизмов — пируват и α-кетомасляная к-та, образующаяся из треонина. См. формулу в ст. *Аминокислоты*.

ИЗОЛИМО́ННАЯ КИСЛОТА́, трикарбоновая оксикислота, изомер лимонной кислоты. В свободном состоянии обнаружена в растениях, особенно богаты ею суккуленты (бриофиллум и др.) и нек-рые плоды (напр., ежевики). В обмене веществ у животных, растений и микроорганизмов участвует в виде солей — изоцитратов — промежуточных продуктов цикла трикарбоновых к-т и глиоксилатного цикла. В цикле трикарбоновых к-т изоцитрат образуется из цитрата. В растениях И. к. синтезируется также из α-кетоглутаровой к-ты путём темновой фиксации CO_2.

ИЗОЛЯ́ЦИЯ (от франц. isolation — отделение, разобщение), исключение или затруднение свободного скрещивания между особями одного вида, ведущее к обособлению внутривидовых групп и новых видов. Географическая И.— обособление определ. популяции от др. популяций того же вида к.-л. трудно преодолимым геогр. барьером. Подобная И. может возникнуть в результате изменения физико-геогр. условий в пределах ареала вида или при расселении групп особей за прежние пределы ареала, когда «популяции основателей» могут закрепиться в нек-рых обособленных р-нах с благоприятными для них условиями внеш. среды. Геогр. И.— один из важных факторов видообразования, т. к. она препятствует скрещиванию и тем самым обмену наследств. информацией между обособленными популяциями. Репродуктивная (биологическая) И.— нескрещиваемость в природных условиях между обитающими вместе организмами. Выделяют неск. осн. форм репродуктив-

ной И.: этологическая (различия поведения), экологическая (разные предпочитаемые местообитания), сезонная, или временна́я (разл. сроки размножения), морфологическая (различия в размерах, пропорциях и структуре организмов и отд. органов), генетическая (различия наследств. аппарата, приводящие к несовместимости половых клеток). Все эти формы И. возникают независимо друг от друга и могут сочетаться в любых комбинациях. Репродуктивная И. обусловливает возникновение независимости генофондов двух популяций, к-рые после этого могут стать самостоят. видами. Возникновению репродуктивной И. часто способствует длительная геогр. изоляция.

ИЗОМЕРА́ЗЫ, класс ферментов, катализирующих внутримолекулярные реакции перестройки органич. соединений, в т. ч. взаимопревращения изомеров. И., превращающие оптически активные соединения в рацематы, наз. рацемазами, в эпимеры — эпимеразами; И., осуществляющие перенос к.-л. группы от одного участка молекулы к другому, наз. мутазами. И. широко распространены в природе, особенно у микроорганизмов, и отличаются высокой специфичностью. Известно св. 50 И.

ИЗОПРЕНО́ИДЫ, терпеноиды, природные соединения из группы липидов, образующиеся в живых организмах из мевалоновой к-ты. Формально все И.— полимеры углеводорода изопрена (C_5H_8), к-рый, однако, не участвует в метаболизме И. Построение углеродного скелета И. происходит в живых клетках путём последоват. ферментативной конденсации образующегося из мевалоновой к-ты изопентенил-пирофосфата (C_5 OPP). Огромное структурное разнообразие И. обусловлено способностью первичных продуктов конденсации к реакциям циклизации, окисления, восстановления, перегруппировки, а также к включению или элиминированию одного или неск. одноуглеродных фрагментов и к присоединению к др. метаболитам клетки (т. н. смешанные И.). По структурному признаку И. подразделяются на подклассы терпенов (монотерпены), сесквитерпенов и т. д. (см. табл.). Нек-рые дитерпены, напр. витамин А или триспоровые кислоты, образуются при окислит. расщеплении тетратерпенов, напр. β-каротина.

Среди И. множество физиологически активных веществ: антибиотики, витамины A, D, E, K, гамоны и гормоны, жёлчные к-ты и спирты, кардиотонич. вещества, феромоны, пигменты, в т. ч. участвующие в фотосинтезе, и т. д.

Распределение в природе изопреноидов и их производных

Подкласс (n — число C_5-звеньев)	Характерные углеводороды $(C_5H_8)_n$	Окислённые представители	Распределение в природе
Изопрен ($n=1$)	В природе не встречается	C_5-OPP	Повсеместно
Терпены ($n=2$) (монотерпены)	Мирцен (I) Лимонен	Гераниол Цитраль Ментол	Растения, насекомые
Сесквитерпены ($n=3$)	β-Фарнезен (II)	Фарнезол Сантонин Сиренин Ювенильные гормоны Абсцизовая кислота	Растения, насекомые, моллюски, микроорганизмы
Дитерпены ($n=4$)	«C_{20}-терпен» (III) Каурен (IV)	Фитол Гиббереллины Смоляные кислоты	Растения, насекомые, микроорганизмы
Тритерпены ($n=6$)	Сквален	Стерины ($\leqslant C_{30}$) Сапогенины($\leqslant C_{30}$) Стероиды Экдизоны	Повсеместно
Тетратерпены ($n=8$)	Фитоин β-Каротин	Ксантофиллы	Растения, микроорганизмы
Политерпены ($n>500$)	Каучук Гуттаперча	—	Растения

ИЗОСПО́РЫ (*Isospora*), род простейших подкласса кокцидий. Внутриклеточные паразиты кишечника, гл. обр. хищных позвоночных, а также беспозвоночных. Возбудители заболеваний — кокцидиозов. Как правило, гомоксенные. Ок. 200 видов. У нек-рых видов (*I. felis*, *I. rivolta*) наблюдается переход к гетероксенности с факультативным включением промежуточного хозяина, в к-ром происходит внекишечное бесполое размножение паразита. Распространяются И. алиментарно ооцистами, спорулирующими во внеш. среде. Ооцисты с двумя спороцистами, в каждой из к-рых по 4 спорозоита. В кишечнике человека паразитирует только *I. belli*.

ИЗОФЕРМЕ́НТЫ (от *изо...* и *ферменты*), изоэнзимы, каталитически сходные множеств. формы определ. фермента у организмов одного и того же вида, отличающиеся по своим физико-химич. и иммунологич. свойствам. Обнаружены в тканях животных, растений, а также у микроорганизмов. Играют важную роль в регуляции ферментативной активности, а также в процессах развития. Набор И. (изоферментный спектр) возникает вследствие генетически обусловленных различий (в количеств. и качеств. отношении) для разных тканей и органов животных и растений и часто строго специфичен. Наличие или отсутствие определ. И. широко используется как генетич. маркёр для определения принадлежностей особи к определ. группе, а анализ частот И. одного белка — для определения границ популяций. Предложены методы количеств. анализа сходства и различия популяций по спектрам И. (генетич. дистанция, коэффициенты генетич. сходства). Анализ изоферментного спектра используется в хемосистематике и в медицине для диагностики нек-рых заболеваний.

ИЗОЦИТРА́Т, анион изолимонной к-ты или соль этой к-ты.

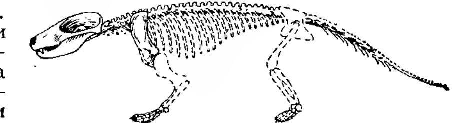
ИЗЮБРЬ (*Cervus elaphus xanthopygus*), млекопитающее рода оленей; раса благородного оленя. Распространён в горах Вост. Сибири и Д. Востока, а также в сев.-вост. и сев. частях Китая. И. разводят в оленеводч. х-вах (ради пантов). См. рис. 3 при ст. *Олени*.

ИКРА́, женские половые клетки (яйца) моллюсков, иглокожих, костных рыб, земноводных и др. животных, вымётываемые в воду. Различают донную и пелагич. И. Донная И. тяжелее воды, иногда клейкая. Рыбы откладывают её на дно, растения или зарывают в грунт. Пелагич. И. благодаря малой плотности плавает в толще воды или у её поверхности. Плавучесть И. также обусловлена присутствием жировых капель, увеличенным и обводнённым перивителлиновым пространством и выростами оболочки. Диаметр икринок рыб от 0,6 мм у песчанок до 7,0 мм у нек-рых лососей. Кол-во вымётанных икринок от неск. десятков (у нек-рых арктич. рогаток) до сотен млн. у лун-рыб. И. морских ежей и земноводных — яйца — классич. объекты биологии развития. И. мн. иглокожих (голотурий и морских ежей) употребляют в пищу в сыром, жареном или солёном виде. Солёная И. осетровых и лососёвых рыб — деликатесный продукт. См. также *Яйцо*.

ИКСО́ДОВЫЕ КЛЕЩИ́ (Ixodidae), семейство клещей отр. паразитиформных. Дл. голодных К. 1—10 мм. Тело мешковидное, покрыто эластичной кутикулой, сильно растягивающейся при питании клеща. Ротовые органы образуют головку, к-рой клещ присасывается к хозяину на неск. суток. Личинки, нимфы и самки имеют небольшой спинной щиток, самцы — крупный спинной и брюшные щитки. Ок. 1000 видов (самый многочисленный род *Ixodes* — 220 видов), распространены широко, кроме Антарктиды, наиб. разнообразны и многочисленны в тропиках и субтропиках; в СССР — ок. 100 видов. Пастбищные кровососущие эктопаразиты диких и домашних животных. Мн. виды И. к. нападают и на человека. Ряд видов — переносчики возбудителей клещевого (таёжного) энцефалита (*I. persulcatus*, *I. ricinus*), клещевого сыпного тифа, туляремии (*Dermacentor marginatus*), геморрагич. лихорадки, ку-лихорадки, а также пироплазмозов с.-х. животных. Плодовитость обычно до 10 тыс. яиц (у нек-рых тропич. видов — до 30 тыс.). См. рис. 14, 15 в табл. 30 А.

● Филиппова Н. А., Иксодовые клещи подсем. Ixodinae, Л., 1977 (Фауна СССР. Паукообразные, т. 4, в. 4); Колонин Г. В., Мировое распространение иксодовых клещей (род Ixodes), М., 1981; Таежный клещ Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение, Л., 1985.

ИКТИДОЗА́ВРЫ, диартрогнаты (Ictidosauria, Diarthrognathoidea), надсемейство вымерших пресмыкающихся подотр. териодонтов. Дл. до 30 см. Известны из верхнего триаса Юж. Африки. Прогрессивные формы по строению скелета и зубной системы близки к млекопитающим. Лицевая часть черепа широкая и короткая, теменного отверстия нет, вторичное нёбо хорошо развито, ряд костей крыши черепа и задние кости ниж. челюсти редуцированы, но зубная кость развита. Нёбных зубов нет. Щёчные зубы расширенные. 2 сем. Растительноядные или всеядные формы.



Скелет иктидозавра *Diarthrognathus broomi* (реконструкция).

ИЛЬМ (*Ulmus*), род листопадных, реже вечнозелёных деревьев сем. ильмовых.

Мн. виды И. известны под назв. вяз, берест, карагач. Преим. высокие деревья с толстым стволом и раскидистой кроной. Св. 30 (по др. данным, до 45) видов, гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария. Растут в широколиств. лесах (примесь), часто одиночно на лугах, полянах. В СССР — ок. 10 видов. Наиб. обычны вяз гладкий (*U. laevis*) и И. горный, или вяз шершавый (*U. glabra*). Дальневосточный И. японский, или долинный (*U. japonica*),— полиморфный вид, представленный высокими деревьями св. 30 м (на скалах и каменистых россыпях лишь 3—4 м). И. цветут весной, до распускания листьев. Сухие крылатые плоды разносятся ветром. И. используют для озеленения и защитного лесоразведения, особенно мелколистный засухо- и солеустойчивый И. приземистый, или ильмовник (*U. pumila*), способный расти в пустыне. Прочная, стойкая к воздействию воды древесина И. применяется в стр-ве и мебельном произ-ве.

ИЛЬМОВЫЕ, вязовые (Ulmaceae), семейство древесных растений порядка крапивных. Ок. 15 родов, 150 (по др. данным, св. 230) видов, в тропич., субтропич. и умеренных поясах; в СССР — ок. 15 видов из родов ильм, каркас, дзельква. В порядке крапивных И. нередко считают относительно примитивной группой. Из И. иногда выделяют сем. каркасовые (Celtidaceae). Наиб. крупные роды И.— каркас, ильм и трема (*Trema*).

ИЛЬНИЦЫ, мухи-пчеловидки (*Eristalis*), род мух сем. журчалок. Дл. 7—16 мм. Внешне напоминают пчёл. Неск. десятков видов, распространены широко; в СССР — св. 20 видов. Мухи встречаются на цветках в течение всего лета, питаясь нектаром. Личинки И., т. н. крыски, имеют цилиндрич. тело, оканчивающееся состоящей из 3 частей дыхат. трубкой с парой дыхалец на конце. При сокращении дыхат. трубки её средняя и вершинная части втягиваются одна в другую и внутрь проксимальной. У личинки обыкновенной И. (*E. tenax*) при дл. тела ок. 2 см длина вытянутой дыхат. трубки до 4 см (у нек-рых видов её дл. до 6—7 и даже 15 см). При помощи трубки крыски, находящие обильную пищу в сточных канавах, мелких водоёмах с гниющим илом, в выгребных уборных, дышат атмосферным воздухом. Окукливание на берегу. Зимуют личинки и, возможно, мухи.

ИМАГИНА́ЛЬНЫЕ ДИ́СКИ, скопления клеток или однослойные участки гиподермы у личинок и куколок насекомых и нек-рых др. групп беспозвоночных, находящиеся в недифференцированном (эмбриональном) состоянии в течение всей личиночной фазы и представляющие основу для формирования дефинитивных, или имагинальных (см. *Имаго*), органов. И. д. расположены непосредственно под кутикулой, нек-рые — в полости тела, но сохраняют связь с кутикулой. Число И. д. зависит от типа метаморфоза; нек-рые из них, напр. крыловые зачатки, увеличиваются в размерах при каждой личиночной линьке. У куколки при гистолизе личиночных тканей клетки И. д. активно размножаются и дифференцируются, давая начало развитию дефинитивных органов.

ИМА́ГО (от лат. imago — образ, вид), взрослая (дефинитивная) стадия индивидуального развития насекомых и нек-рых др. членистоногих. В этой стадии членистоногие размножаются, а иногда и расселяются, как правило, не линяют и не растут. Для И. большинства высших насекомых, в отличие от предшествующих стадий, характерно полное развитие крыльев и половых придатков. У насекомых с полным превращением (напр., бабочек, жуков, перепончатокрылых, двукрылых) И. развивается из куколки. У насекомых с неполным превращением (напр., прямокрылых, уховёрток, равнокрылых, полужесткокрылых) стадия куколки отсутствует и личинка-нимфа после ряда линек непосредственно превращается в И. Продолжительность стадии И. обычно от неск. суток до неск. лет. У нек-рых подёнок эта стадия длится часы, у бабочек-мешочниц — минуты; нек-рые жуки (долгоносики, чернотелки) живут в этой стадии 2—3 года, пчелиная матка — до 5 лет, самки муравьёв — до 15 лет.

ИМБИ́РНЫЕ, порядок (Zingiberales) и семейство (Zingiberaceae) однодольных растений. Вероятно, имеют общее происхождение с лилейными. Многолетние корневищные травы, реже древовидные формы. Листья б. ч. двурядные. Цветки обычно обоеполые, неправильные, с двойным или венчиковидным околоцветником, в соцветиях; реже одиночные. Гинецей синкарпный, иногда паракарпный; завязь нижняя. Плод — коробочка или ягодообразный. 8 сем., из них важнейшие: имбирные, банановые (Musaceae), канновые (Cannaceae) и марантовые (Marantaceae). Распространены почти исключительно в тропич. поясе, растут гл. обр. во влажных или болотистых лесах. В сем. И. ок. 45 родов и 700 (по др. данным, св. 1300) видов, в Юж. и Юго-Вост. Азии, отчасти в тропич. Америке и Африке. Корневищные травы, все вегетативные органы и семена к-рых содержат эфирные масла со специфич. ароматом. Разводят как пищ. (банан), пряные (имбирь), лекарств. и декор. (канна) растения.

ИМБИ́РЬ (*Zingiber*), род растений сем. имбирных. 80—90 видов, в Вост. Азии, Юж. Африке, Австралии. Наиб. известен И. обыкновенный (*Z. officinalis*). Стебли выс. до 1 м. Листья ланцетовидные. Цветки фиолетово-жёлтые, всегда стерильные, в коротких колосовидных соцветиях. Размножается вегетативно. Широко возделывается в странах Юж. Азии. Сухое корневище, обладающее приятным запахом и жгучим вкусом, под назв. имбирь применяют как пряность в кулинарии и в пищ. пром-сти для ароматизации нек-рых продуктов.

ИММИГРА́ЦИЯ (от лат. immigro — вселяюсь), вселение, 1) в эмбриологии — один из способов гаструляции, а также выход отд. клеток из зачатков органов и перемещение их в зародыше. 2) В биогеографии — вселение в к.-л. местность живых организмов, ранее в ней не обитавших. Может происходить волнами, т. е. повторно или с чередующимися усилениями и ослаблениями.

ИММОБИЛИЗО́ВАННЫЕ ФЕРМЕ́НТЫ, искусственно получаемые препараты ферментов, молекулы к-рых ковалентно связаны с полимерным носителем, в результате чего значительно повышается их устойчивость к денатурирующим воздействиям. Применяют И. ф. в аналитич. исследованиях (созданные на их основе ферментные электроды позволяют определять в биол. пробах очень малые кол-ва, до 10^{-8} г, разл. веществ), в тонком органич. синтезе, перспективно использование их в медицине, в пром-сти (получение аминокислот, антибиотиков, пищ. продуктов).

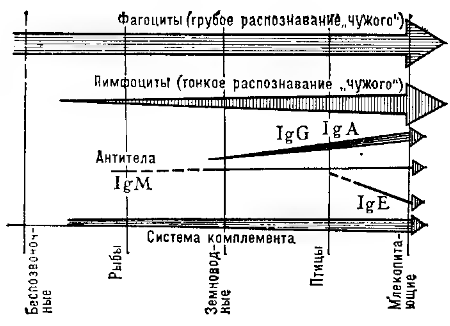
● Введение в прикладную энзимологию. Иммобилизованные ферменты, М., 1982.

ИММУНИТЕ́Т (от лат. immunitas — освобождение, избавление от чего-либо), невосприимчивость, резистентность, сопротивляемость, способность организма защищать собственную целостность и биологич. индивидуальность. Частное проявление И.— невосприимчивость к инфекционным заболеваниям.

И. животных. В поддержании И. животных принимают участие неспецифич. и специфич. защитные механизмы. Первые лежат в основе врождённого, конституционального, видового И., а также естественной индивидуальной неспецифич. резистентности. К ним относят барьерную функцию эпителия кожи и слизистых оболочек, бактерицидное действие молочной кислоты и жирных кислот в выделениях потовых и сальных желёз, бактерицидные свойства желудочного и кишечного содержимого, *лизоцим*, присутствующий в слёзной жидкости, и т. п. Проникшие во внутреннюю среду микроорганизмы устраняются воспалительной реакцией, которая сопровождается усиленным фагоцитозом, неспецифич. опсонизирующим действием фибронектина, *пропердина* и *комплемента*, бактерицидными эффектами комплемента, лизоцима и катионных полиэлектролитов воспалит. экссудата, а также вирусостатич. действием *интерферона*.

Формирование и поддержание приобретённого специфич. И. осуществляется иммунной системой (ИС) организма, которая распознаёт, перерабатывает и устраняет чужеродные антигены. Она включает красный костный мозг, тимус, фабрициеву сумку у птиц, селезёнку, лимфатич. узлы, а также скопления лимфоидной ткани по ходу пищеварит. и дыхат. путей. Центр. место среди клеток ИС занимают разл. субпопуляции и функциональные подклассы лимфоцитов (см. *Иммуноциты*). При контакте с чужеродными антигенами ИС способна давать разл. формы иммунного ответа: образование циркулирующих с кровью специфич. антител («гуморальный иммунитет»); появление повышенного кол-ва избирательно реагирующих с данным антигеном Т-лимфоцитов («клеточный иммунитет»); появление долгоживущих Т- и В-лимфоцитов «иммунологической памяти», к-рые при повторной встрече с антигеном способны к быстрому и усиленному ответу; формирование иммунологич. толерантности, к-рая выражается в избирательном отсутствии ответа на данный антиген (толероген) при повторной встрече; возникновение аллергии — повышенной чувствительности к специфическому антигену.

ИС возникла с появлением многоклеточных организмов и развилась как фактор, способствующий их выживанию. Многие из иммунологич. механизмов первонач. не относились к защите против инфекции, но стали выполнять эту функцию в ходе эволюции. Напр., распознавание «своего» и «чужого» у оболочников служит механизмом, исключающим самооплодотворение и поддерживающим гетерозиготность. Фагоцитоз — гл. механизм защиты против инфекции у беспозвоночных и центр. механизм неспецифич. И. у позвоночных, выполняет функцию питания у простейших и нек-рых растений. Защита макроорганизма от патогенных микробов — основной, но не единств. фактор эволюции И. Взаимодействие хозяин — паразит при глистных инвазиях,



Эволюция механизмов внутренней защиты у животных. IgM, IgG, IgA, IgE — различные классы антител.

взаимоотношения материнского организма и плода при беременности у живородящих, злокачеств. опухолевый рост у высших животных — факторы, к-рые обусловили развитие иммунологич. механизмов отторжения генетически инородного организма, развивающегося в тканях хозяина. Эволюц. прототипом реакции отторжения трансплантата можно считать деструктивное взаимодействие между клетками разных колоний у кишечнополостных (коралловые полипы). В филогенезе специфичность иммунологич. реакций нарастает постепенно (см. рис.). Клеточные формы И. возникали раньше, чем гуморальные (сщё раньше появилась неспецифич. резистентность). Только антитела (см. *Иммуноглобулины*), имеющиеся лишь у позвоночных, благодаря бесчисл. вариациям одной осн. молекулярной структуры белка, обеспечивают тонкое распознавание антигенов и макс. специфичность И. Специфич. и неспецифические защитные механизмы находятся в тесном взаимодействии. Антитела, в частности *опсонины*, усиливают фагоцитоз и делают его специфическим. Комплементфиксирующие антитела обеспечивают специфичность разрушения бактерий, вирусов и простейших под влиянием комплемента. При контакте избирательно реагирующих Т-лимфоцитов с антигеном в окружающую среду выделяются медиаторы клеточного И.— лимфокины, к-рые вовлекают в иммунный ответ неспецифически реагирующие клетки — макрофаги. И специфич., и неспецифич. формы И. определяются генотипом. Распознавание антигенов Т-лимфоцитами осуществляется в ассоциации с антигенами гл. комплекса гистосовместимости. В течение внутриутробного периода и после рождения постоянно происходит дифференцировка и размножение лимфоцитов. Появляется множество клеток, в каждой из к-рых сохраняет активность лишь один ген (остальные репрессируются) из всего набора генов, кодирующих вариабельные части молекулы антитела. Потомки каждой такой клетки образуют клон клеток, реагирующих благодаря специфич. антигенсвязывающему рецептору только с одним определ. антигеном. В результате ещё до встречи с антигеном в организме предсуществуют клоны лимфоцитов, запрограммированных синтезировать антитела ко множеству (не менее 10 000) разл. антигенов. Проникший во внутр. среду антиген выбирает (осуществляет селекцию) среди лимфоцитов клетки клона, предназначенного для реакции только с ним, и стимулирует их к размножению. Число клеток этого клона быстро увеличивается, и они начинают синтезировать специфич. антитела. Изложенное выше представление лежит в основе клонально-селекционной теории И., к-рую в 1959 предложил Ф. М. Бёрнет, развив теорию «боковых цепей» П. Эрлиха (1897) и селекционную теорию образования антител Н. Ерне (1955). Осн. положения клонально-селекц. теории полностью подтверждены. Антитела, выделенные из крови иммунизир. донора и введённые неиммунному реципиенту, создают пассивный И. В первые месяцы жизни пассивным И. обладает детёныш млекопитающих, получивший проникшие через плаценту или с молоком материнские антитела. Трансплантация костного мозга от иммунного донора неиммунному реципиенту создаёт у последнего адаптивный (воспринятый) И.

Учение об И. (иммунология) положено в основу специфич. профилактики и лечения инфекц. заболеваний (вакцинация, иммунодиагностика, лечение препаратами антител).

● См. лит. при статьях *Иммунология, Иммуногенетика, Иммунологическая память.*

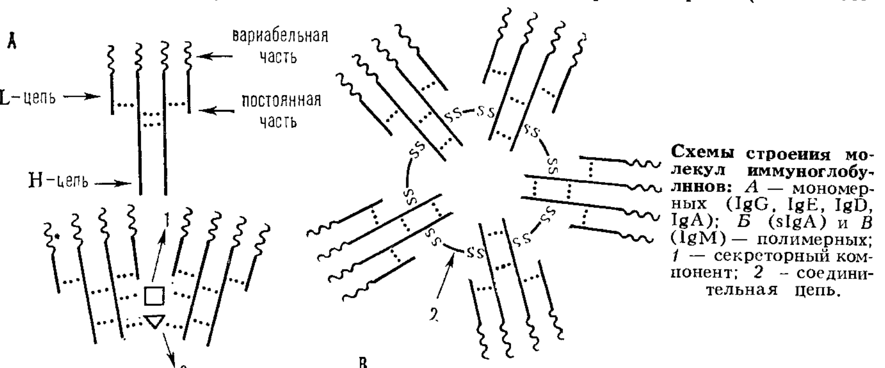
И. растений, или фитоиммунитетом, в широком смысле наз. всю сумму свойств растения, повышающих его невосприимчивость к фитопатогенным организмам — вирусам, бактериям, грибам, нематодам, насекомым, цветковым паразитам. В узком смысле И. наз. полную невосприимчивость, в отличие от устойчивости (частичная восприимчивость), толерантности (высокая восприимчивость при слабом снижении продуктивности) и уязвимости (высокая восприимчивость при сильном снижении продуктивности). Индивидуальный И. растения обусловлен след. группами факторов: репеллентными свойствами поверхности растения (фитонцидное облако, окружающее растение, кутикулярный воск, слой мёртвых клеток на поверхности и др.), защитными реакциями, развивающимися в ответ на заражение (замуровывание фитопатогенов продуктами ресинтеза клеточной стенки, накопление токсич. продуктов в погибших клетках — реакция сверхчувствительности, образование специфич. фенольных соединений — фитоалексинов и др.) и неблагоприятными условиями для паразита в растении как пищ. субстрате (недостаток питат. веществ, повыш. концентрация вредных продуктов). Основатель учения об И. растений Н. И. Вавилов выделил две его формы — сортовой И. и видовой (родовой) И. Первым обладают сорта и разновидности, в исходном виде восприимчивые к болезни. Второй присущ видам, находящимся за пределами специализации паразита. Напр., гибрид яровой пшеницы № 21 устойчив к большинству рас бурой ржавчины, распространённых на терр. СССР (сортовой И.), в то время как картофель вообще не поражается бурой ржавчиной (видовой И.). Видовая устойчивость может быть вертикальной (ВУ) и горизонтальной (ГУ). ВУ расоспецифична, т. е. её носители высокоустойчивы к одним расам паразита, но поражаются другими. В основе ВУ лежат активные защитные реакции, протекание к-рых регулируется доминантными генами устойчивости. ГУ неспецифична и снижает восприимчивость растений ко всем расам паразита. В её основе лежит устойчивость к заражению и замедление внутритканевого развития паразита. И. растит. популяций обусловлен их полиморфизмом по генам ВУ и общим высоким уровнем ГУ и толерантности. На использовании И. растений основана селекция болезнеустойчивых сортов. У растений можно вызвать индуцированный И. обработкой ослабленными штаммами фитопатогенов и химич. иммунизаторами.

● Вавилов Н. И., Избр. труды, т. 4, М.—Л., 1964; Горленко М. В., Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням, 3 изд., М., 1973; Борьба с болезнями растений: устойчивость и восприимчивость, пер. с англ., М., 1984.

ИММУНОГЕНЕ́ТИКА (от *иммунитет* и *генетика*), раздел иммунологии, изучающий генетич. обусловленность факторов иммунитета, внутривидовое разнообразие и наследование тканевых антигенов, генетич. и популяц. аспекты взаимоотношений макро- и микроорганизма и тканевую несовместимость. Начало И. положили работы Э. Дунгерна и Л. Хиршфельда, открывших наследование групповых антигенов крови (1910). Термин «И.» предложили М. Ирвин и Л. Коле (1936).

● Эфроимсон В. П., Иммуногенетика, М., 1971; Петров Р. В., Иммунология и иммуногенетика, М., 1976.

ИММУНОГЛОБУЛИ́НЫ, Ig, антитела, сложные белки (гликопротеиды), к-рые специфически связываются с чужеродными веществами — антигенами; гл. эффекторные молекулы гуморального иммунитета. Содержатся в глобулиновой фракции сыворотки крови, в лимфе (циркулирующие антитела), в молозиве, слюне (секреторные антитела) и на поверхности клеток (связанные с мембраной антитела). Молекула мономерного И. образована 4 полипептидными цепями: 2 одинаковыми «лёгкими», или L-цепями (мол. м. ок. 25 000), и 2 одинаковыми «тяжёлыми», или Н-цепями (мол. м. 50 000—70 000). Каждая цепь имеет вариабельную по аминокислотным остаткам (NH_2-концевую) и постоянную (СООН-концевую) части. Вариабельные части L- и Н-цепей образуют активный центр, или паратоп (полость осо-



Схемы строения молекул иммуноглобулинов: *А* — мономерных (IgG, IgE, IgD, IgA); *Б* (sIgA) и *В* (IgM) — полимерных; *1* — секреторный компонент; *2* — соединительная цепь.

бой конфигурации, по размерам и структуре соответствующую детерминантным группам антигена), к-рый определяет способность антитела специфически (комплементарно) связываться с антигеном. Молекула мономерного И. имеет 2 активных центра одинаковой специфичности. Множеств. аминокислотные замены в вариабельных частях L- и H-цепей создают неисчерпаемый набор активных центров, способных специфически связываться с любой природной или искусственно синтезир. антигенной детерминантой.

Тяжёлые и лёгкие цепи И. примерно через каждые 110 аминокислотных остатков образуют стянутые внутрицепочечными дисульфидными связями петли, каждая из к-рых складывается в клубок — домен; молекула мономерного И. имеет 2 вариабельных и 4—5 постоянных доменов. Домены попарно формируют компактные глобулы. Между 2-м и 3-м доменами расположена «шарнирная область» из 15—60 аминокислотных остатков, среди к-рых много остатков полуцистина и пролина — место наибольшей «подвижности» и «обнажённости» в молекуле. Именно здесь разл. протеолитич. ферменты расщепляют И., напр. папаин даёт 2 Fab-фрагмента (сохраняющих способность связываться с антигеном) и Fc-фрагмент (определяющий прохождение антител через мембраны, способность связывать комплемент и фиксироваться на клетках). Все фрагменты в составе молекулы И. обладают определ. свободой вращения относительно друг друга вокруг «шарнира».

L- и H-цепи синтезируются на полирибосомах плазматич. клеток (см. *Иммуноциты*). Каждая из цепей транслируется с мРНК, к-рая считывается с 2 разных групп генов, кодирующих вариабельные домены (V гены), и с сегментов ДНК, кодирующих постоянные домены (C-гены). Цепи объединяются в молекулу на мембранах эндоплазматич. сети. У млекопитающих И. относятся к 5 классам (IgG, IgM, IgA, IgD, IgE), различающимся по антигенным свойствам своих H-цепей, структуре (мономерные, полимерные), мол. массе, содержанию углеводов и, главное, по функции. У человека: IgG — осн. эффекторные молекулы иммунитета (проходят через плаценту); IgM — эффекторные молекулы раннего противоинфекционного ответа, рецепторы B-лимфоцитов; IgA — эффекторы местного иммунитета на слизистых оболочках и в секретах слюнных, слёзных и молочных желёз; IgD — рецепторы B-лимфоцитов; IgE — реагины, эффекторы аллергии и противопаразитарного иммунитета. В филогенезе антителоподобные белки появляются уже у кольчатых червей, моллюсков, членистоногих, но антитела характерного строения впервые обнаруживаются лишь у низших позвоночных (миног и миксин) одновременно с закладкой тимуса и примитивной селезёнки. И., связанные с поверхностной мембраной лимфоцитов, а также секреторные И. появляются у хрящевых и костистых рыб, в частности у акул. У этих же животных имеются плазматич. клетки, синтезирующие И. Разделение И. на классы происходит у двоякодышащих рыб (IgM, IgN), земноводных и пресмыкающихся (IgM, IgG), птиц (IgM, IgI, IgA, секреторный sIgA). Препараты специфич. антител (т. н. иммунные сыворотки) широко используют для диагностики, предупреждения, лечения инфекц. заболеваний (антитоксич. сыворотки, гамма-глобулины). Антитела — осн. реагент иммунохимич. анализа, используемого в разл. областях биологии для выявления антигенов. См. также *Иммунитет*, *Антигены*.

● Брондз Б. Д., Рохлин О. В., Молекулярные и клеточные основы иммунологического распознавания, М., 1978; Иммуноглобулины, пер. с англ., М., 1981; Образование антител, пер. с англ., М., 1983; Структура и функции антител, пер. с англ., М., 1983.

ИММУНОКОМПЕТЕ́НТНЫЕ КЛЕ́ТКИ (от *иммунитет* и лат. competens, род. падеж competentis — подходящий, соответствующий), клетки иммунной системы организма, способные специфически взаимодействовать с антигеном. См. *Иммуноциты*.

ИММУНОЛОГИ́ЧЕСКАЯ ПА́МЯТЬ, способность иммунной системы организма после первого взаимодействия с антигеном специфически отвечать на его повторное введение. Наряду со специфичностью, И. п. — важнейшее свойство иммунного ответа. П о з и т и в н а я И. п. проявляется как ускоренный и усиленный специфич. ответ на повторное введение антигена. При первичном гуморальном иммунном ответе после введения антигена проходит неск. дней (латентный период) до появления в крови антител. Затем наблюдается постепенное увеличение кол-ва антител до максимума с последующим снижением. При вторичном ответе на ту же дозу антигена латентный период сокращается, кривая увеличения антител становится круче и выше, а её снижение происходит медленнее. В клеточном иммунитете И. п. проявляется ускоренным отторжением вторичного трансплантата и более интенсивной воспалительно-некротич. реакцией на повторное внутрикожное введение антигена. Позитивная И. п. к антигенным компонентам окружающей среды лежит в основе аллергич. заболеваний, а к резус-антигену (возникает при резус-несовместимой беременности) — в основе гемолитич. болезни новорождённых. Н е г а т и в н а я И. п. — это естеств. и приобретённая иммунологич. *толерантность*, проявляющаяся ослабленным ответом или его полным отсутствием как на первое, так и на повторное введение антигена. Нарушение негативной И. п. к собств. антигенам организма является патогенетич. механизмом нек-рых аутоиммунных заболеваний. Выработка негативной И. п. — наиб. перспективный приём преодоления гистонесовместимости при трансплантации органов и тканей.

И. п. при ответе на разные антигены различна. Она может быть краткосрочной (дни, недели), долговременной (месяцы, годы) и пожизненной. Напр., человек, иммунизированный столбнячным анатоксином или живой полиомиелитной вакциной, сохраняет И. п. св. 10 лет. И. п. представляет собой разновидность биол. памяти, принципиально отличающуюся от нейрологич. (мозговой) памяти по способу её введения, уровню хранения и объёму информации. Осн. носители И. п. — долгоживущие T- и B-лимфоциты, к-рые образуются при первичном иммунном ответе и продолжают циркулировать с кровью и лимфой в качестве специфич. предшественников антиген-реактивных лимфоцитов. При вторичном ответе эти клетки размножаются, обеспечивая быстрое увеличение клона антителообразующих или антиген-реактивных лимфоцитов данной специфичности. Из др. механизмов И. п. (кроме клеток памяти) определ. значение имеют иммунные комплексы, цитофильные антитела, а также блокирующие и антиидиотипич. антитела. И. п. можно перенести от иммунного донора неиммунному реципиенту, переливая живые лимфоциты или вводя лимфоцитарный экстракт, содержащий «фактор переноса» или иммунную РНК. Ввод информации в И. п. осуществляется антигеном, хотя информация об антигене к этому моменту уже существует в генетич. памяти, возникшей в филогенезе и в т. н. онтогенетич. памяти, появившись в эмбриогенезе при дифференцировке лимфоидных клеток. Информац. ёмкость И. п. — до 10^6—10^7 бит на организм. У позвоночных включается более 100 бит в сутки. В филогенезе И. п. возникла одновременно с нейрологич. памятью. Полной ёмкости И. п. достигает у взрослых животных со зрелой иммунной системой (у новорождённых и старых особей она ослаблена).

Появление антител в крови при первичном и вторичном иммунных ответах.

● Ашмарин И. П., Загадки и откровения биохимии памяти, Л., 1975; Купер Э., Сравнительная иммунология, пер. с англ., М., 1980; Phylogeny of immunological memory, ed. by M. J. Manning, Amst., 1980.

ИММУНОЛО́ГИЯ (от *иммунитет* и ...*логия*), биол. наука, изучающая защитные реакции организма, направленные на сохранение его структурной и функц. целостности и биол. индивидуальности. И. возникла в 19 в. как отрасль мед. микробиологии, исследующая иммунитет к инфекционным заболеваниям. Основоположниками И. являются Э. Дженнер, к-рому эмпирически удалось найти способ предупреждения натуральной оспы (1798), Л. Пастер, впервые разработавший науч. принципы иммунопрофилактики (1879), И. И. Мечников, сформулировавший клеточную теорию иммунитета и открывший защитную роль фагоцитоза (1883). В дальнейшем чрезвычайно плодотворными для И. оказались работы Э. А. Беринга, предложившего способ иммунизации антитоксич. сыворотками (1890), К. Ландштейнера, открывшего группы крови у человека (1900), П. Эрлиха — создателя теории образования антител (1897), А. Тиселиуса, разработавшего первый метод концентрирования антител с помощью электрофореза (1938) и мн. др. Благодаря широкому использованию достижений биохимии, клеточной биологии и генетики с сер. 20 в. началось интенсивное развитие И. как самостоят. биол. науки. Среди осн. достижений этого периода — открытия гл. генетич. локуса тканевой совместимости у мышей (Дж. Д. Снелл, 1948), природы иммунологич. толерантности (П. Медавар, 1958), гл. комплекса антигенов тканевой совместимости у человека (Ж. Доссе, 1958), создание клонально селекционной теории иммуните-

та (Н. Ерне и Ф. М. Бёрнет), расшифровка мол. структуры антител (Р. Р. Портер, 1958, Дж. Эдельман, 1959).

В 60—70-е гг. центр. место в И. заняло изучение мол. биологии иммунного ответа. Б. Бенасеррафом была сформулирована концепция генов иммунореактивности (1963), Т. Томази описал функц. и структурные свойства секреторного иммуноглобулина А (1963), К. Ишизака открыл гл. эффектор аллергии — иммуноглобулин Е (1966), Д. Дюмонд описал лимфокины (1969). В 1975 С. Мильштейн и Г. Кёлер разработали биотехнологию получения моноклональных антител, секретируемых клеточными гибридами.

Значит. вклад в развитие отечеств. и сов. И. внесли Н. Ф. Гамалея, Г. Н. Габричевский, Л. А. Тарасевич, Л. А. Зильбер, П. Ф. Здродовский и др. Важнейшие разделы совр. И.: иммунохимия, иммуногенетика, сравнительная И., клиническая И. См. также *Иммунитет*.

● Петров Р. В., Иммунология от Пастера до наших дней, М., 1968; Бернет Ф. М., Клеточная иммунология, пер. с англ., М., 1971; Петров Р. В., Иммунология, М., 1982; Klein J., Immunology. The science of selfnonself discrimination, N. Y., 1982.

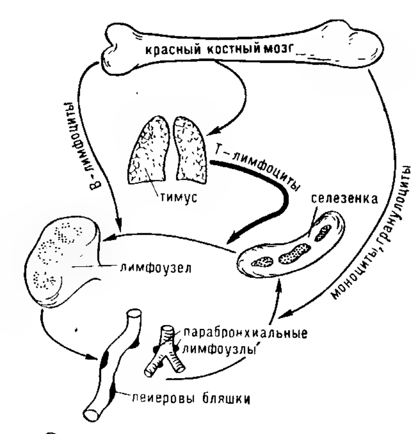
ИММУНОХИ́МИЯ (от *иммунитет* и химия), раздел иммунологии, изучающий химич. основы иммунитета — строение, свойства и взаимодействие антител (иммуноглобулинов) и антигенов.

● Иммунохимический анализ, М., 1968; Кэбот Э. А., Мейер М. М., Экспериментальная иммунохимия, пер. с англ., М., 1968.

ИММУНОЦИ́ТЫ (от *иммунитет* и *...цит*), клетки, осуществляющие иммунный ответ. У позвоночных образуют единую функциональную (иммунную) систему. Происходят из стволовых кроветворных клеток, к-рые у зародыша появляются сначала в желточном мешке, затем в печени, а после рождения на протяжении всей жизни образуются в костном мозге. В нём, а также в первичных лимфоидных органах — вилочковой железе (тимусе) и фабрициевой сумке (у птиц),— под действием гормоноподобных факторов начинается размножение и созревание разл. И., заканчивающиеся во вторичных лимфоидных органах — лимфатич. узлах, селезёнке, лимфоидной ткани пищеварит. и дыхат. путей. По морфологич. и функциональным особенностям выделяют 5 классов И.: А-клетки, Т- и В-лимфоциты, NK- и К-клетки.

А-клетки (от англ. accesory — вспомогательный) перерабатывают чужеродные антигены, представляют их для распознавания др. клеткам иммунной системы, а также секретируют интерлейкин I для активации Т- и В-лимфоцитов. К ним относятся мононуклеарные фагоциты: моноциты крови, макрофаги (гистиоциты) соединит. ткани, эндотелиальные клетки Купфера, альвеолярные, нейроглиальные, плевральные, перитонеальные (брюшинные) макрофаги; отростчатые клетки селезёнки, лимфатич. узлов и кожи (клетки Лангерганса). За исключением отростчатых клеток, мононуклеарные фагоциты, а также полиморфноядерные гранулоциты способны к фагоцитозу (их цитоплазма содержит большое количество лизосом). Цитоплазматич. мембрана фагоцитов несёт на себе рецепторы для иммуноглобулинов, комплемента и лимфокинов. Для представления чужеродных антигенов Т-лимфоцитам особое значение имеют антигены гл. комплекса тканевой совместимости II класса, к-рых больше всего содержится на поверхности отростчатых клеток. А-клетки размножаются и созревают в костном мозге и через кровоток расселяются по тканям. Мононуклеарные фагоциты — самая древняя система иммунитета, присутствующая у всех групп животных. Т-лимфоциты (от лат. thymus) образуются из костномозговых предшественников, к-рые мигрируют через кровоток в тимус, где размножаются, созревают, проходят селекцию (более 90% их погибает в тимусе) и затем по кровеносным и лимфатич. путям заселяют паракортикальные области лимфатич. узлов, периартериолярные муфты и красную пульпу селезёнки, где вновь размножаются и созревают, потом снова возвращаются в кровоток с лимфой и т. о. рециркулируют. Т-лимфоцит является центр. клеткой иммунного ответа на тимусзависимые антигены. Его антигенсвязывающий рецептор распознаёт антигены, представленные А-клетками. В ходе иммунного ответа функции Т-лимфоцитов разнообразны: Т-хелперы оказывают помощь В-лимфоцитам и Т-эффекторам; Т-амплифайеры усиливают ответ эффекторных Т- и В-лимфоцитов; Т-супрессоры тормозят ответ Т- и В-лимфоцитов на антиген; Т-киллеры повреждают опухолевые и инфицированные вирусами клетки. В-лимфоциты (от лат. bursa Fabricii — фабрициева сумка) размножаются и созревают в костном мозге, затем в фолликулах вторичных лимфоидных органов. В ходе иммунного ответа они превращаются в синтезирующие и секретирующие антитела плазматические клетки и В-клетки *иммунологической памяти*. На поверхности В-лимфоцитов имеются иммуноглобулиновые рецепторы для связывания антигенов, рецепторы для комплемента, а также антигены гистосовместимости, участвующие в представлении чужеродных антигенов Т-лимфоцитам. NK-клетки (от англ. natural killer — естественный истребитель) — большие лимфоциты с гранулами в цитоплазме, способные без предварительной иммунизации оказывать цитотоксич. действие на опухолевые и инфицированные вирусами клетки. Происходят из костного мозга; имеют рецепторы для иммуноглобулинов; активируются интерфероном. К-клетки (от англ. killer — истребитель) — лимфоциты костномозгового происхождения, способные в отсутствие комплемента осуществить зависимый от антител IgG и IgM цитолиз клеток-мишеней. NK- и К-клетки не имеют типичных маркеров Т- или В-лимфоцитов и наз. поэтому также «нуль»-клетками. Иммунный ответ — это кооперативное взаимодействие И. После контакта с антигеном иммунокомпетентные клетки (Т- и В-лимфоциты, несущие антигенраспознающий рецептор) вступают в антигензависимую пролиферацию и дифференцировку (клональная экспансия), что и составляет сущность иммунного ответа. Медиаторами взаимного влияния И. друг на друга служат разнообразные гликопротеиды (интерлейкины) и низкомолекулярные вещества типа простагландинов, кининов и гистамина.

Трансплантация костного мозга, тимуса и лейкоцитарной массы как источников И. используется для лечения врождённой и приобретённой недостаточности иммунной системы. См. также ст. *Лимфоциты*, *Фагоциты*, *Иммунология* и лит. при них.



Органы и клетки иммунной системы.

ИМПА́ЛА, пала, чернопятая антилопа (*Aepyceros melampus*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Внешне напоминает газелей. Дл. тела 130—180 см, выс. в холке 75—100 см. Самцы значительно крупнее самок. У самцов рога дл. 50—92 см. Боковых копыт нет. В Юго-Вост. и Юж. Африке (к С. до Заира, Руанды, Уганды и сев.-вост. Кении), в разрежённых лесах, кустарниковой саванне. При опасности способна прыгать до 3 м в высоту и до 10 м в длину. Детёныш 1, реже 2. Подвид *A. m. petersi* — в Красной книге МСОП.

ИМПЛАНТА́ЦИЯ [от лат. in(im) — в, внутрь и plantatio — сажание, пересадка], прикрепление зародыша к стенке матки у млекопитающих с внутриутробным развитием (сумчатых и плацентарных).

ИМПРИ́НТИНГ (англ. imprinting, от imprint — отпечатывать, запечатлевать), запечатление, формирование в раннем периоде развития особи устойчивой индивидуальной избирательности к внеш. стимулам. Основы науч. концепции И. заложил в 30-х гг. 20 в. К. Лоренц, сосредоточивший внимание на половом И. Он считал, что у птиц способность к правильному опознанию полового партнёра не является всецело врождённой: половое поведение взрослого индивида направлено на особей того вида, с к-рым он воспитывался в раннем детстве. По К. Лоренцу, половой И. необратим и в этом смысле принципиально отличается от *обучения*. Однако у уток, напр., способность самок к опознанию самца своего вида запрограммирована генетически, а у самцов половой И. во мн. случаях обратим. Другой тип И.— выработка т. н. реакции следования. Утята, выращенные в инкубаторе, в возрасте 5—24 сут начинают охотно следовать за любым впервые предъявленным им одушевлённым или неодушевлённым объектом. Этот тип И. обратим: инкубаторные утята, у к-рых выработан И. на человека, легко переключаются на следование за живой уткой, к-рую они никогда не видели прежде. К категории И. относят также устойчивое запоминание животным места своего рождения (см. *Хоминг*), карты звёздного неба и т. д. И. возможен лишь на определ. этапе раннего онтогенеза — в критический, или чувствительный, период, причём для разных типов И. (половой, реакция следования и т. д.) и для стимулов разной модальности (визуальные, акустические, ольфакторные) чувствит. периоды могут не совпадать. Т. о., И. представляет собой особую форму обучения, происходящего в период созревания сенсорных систем организма.

● См. лит. при ст. *Поведение*.

ИНАДАПТА́ЦИЯ (от лат. in- — приставка, означающая отрицание, и *адаптация*), инадаптивная специализация, направление эволюции, при к-ром приспособление к определ. условиям жизни ведёт к возникновению внутр. противоречий в организме, препятствующих дальнейшему совершенствованию приспособления. Инадаптивная эволюция была впервые описана В. О. Ковалевским (1873) на примере филогенетич. преобразований конечностей парнокопытных млекопитающих. В эволюции копытных в связи с приспособлением к быстрому бегу по плотной почве происходила редукция боковых пальцев. У нек-рых форм (*Anthracotherium*, *Entelodon* и др.) редукция пальцев шла быстрее, чем соответствующая перестройки запястья и предплюсны, сохранявших примитивное строение. В результате возникла механически непрочная конечность, к-рая, возможно, явилась одной из причин вымирания этих форм при их конкуренции с теми парнокопытными, эволюц. преобразования конечностей к-рых осуществлялись медленнее, но более гармонично. И. может возникнуть потому, что естеств. отбор благоприятствует любому изменению, повышающему приспособленность организмов на данном этапе, но такое изменение при дальнейших эволюц. преобразованиях может оказаться неэффективным. И. прослеживается в историч. развитии разных групп животных и растений.

ИНБРИ́ДИНГ (англ. inbreeding, от in — в, внутри и breeding — разведение), близкородственное скрещивание, скрещивание организмов, имеющих общих предков. Общность происхождения скрещиваемых организмов увеличивает вероятность наличия у них одних и тех же аллелей любых генов, поэтому вероятность появления гомозиготных организмов возрастает с повышением степени родства. Наибольшая степень И. достигается при самоопылении у растений и самооплодотворении у животных. Поскольку высокая степень И. часто на практике приводит к появлению организмов с разл. наследств. аномалиями, в селекции с целью сохранения для породы или сорта аллелей, ценных с хоз. точки зрения, применяют И. умеренной степени. Неблагоприятные последствия И. высокой степени служат генетич. обоснованием нежелательности близкородств. браков у человека. И. используется для выявления рецессивных аллелей, получения гомозиготных по мн. аллелям организмов (чистых линий), для сохранения в популяциях (породах, сортах) аллелей, определяющих наличие тех или иных признаков. В селекции растений применяют термин «инцухт».

ИНВАГИНА́ЦИЯ (от лат. in — в, внутрь и vagina — ножны, оболочка), впячивание, один из способов гаструляции, а также образования зачатков нек-рых органов в эмбриогенезе.

ИНВЕ́РСИЯ (от лат. inversio — переворачивание), тип хромосомной перестройки, заключающейся в перевороте участка генетич. материала на 180°. Приводит к изменению чередования сайтов в пределах гена или генов в пределах хромосомы.

ИНВОЛЮ́ЦИЯ (от лат. involutio — изгиб, завиток, свёртывание). 1) Редукция или утрата в эволюции отд. органов, упрощение их строения и функций. 2) Обратное развитие органов, тканей, клеток, напр. И. матки после родов. 3) Атрофия органов при патологии и старении. 4) Образование плеоморфных клеток микроорганизмов, вызванное действием токсич. веществ, радиации, недостатка питат. веществ и др. факторов; наблюдается также в стареющих культурах микроорганизмов. 5) Вворачивание клеточного пласта при инвагинации или вселение клеток при иммиграции с поверхности зародыша вовнутрь; иногда термин «И.» используется как синоним инвагинации.

ИНГИБИ́ТОРЫ (от лат. inhibeo — сдерживаю, останавливаю), вещества разл. химич. природы, подавляющие каталитич. активность отд. ферментов или ферментных систем. Наряду с репрессорами синтеза ферментов И. участвуют в регуляции обмена веществ, замедляя или приостанавливая определ. метаболич. процессы. Часто такая регуляция осуществляется по принципу обратной связи (т. н. ретроингибирование), т. е. конечный продукт в цепи биосинтетич. реакций ингибирует фермент, катализирующий начальную стадию всего процесса. И. могут быть как природными, так и синтетич. веществами. И. используют для изучения механизма действия ферментов, для лечения нарушений обмена веществ, а также в качестве пестицидов. В более широком смысле термин «И.» используют для обозначения веществ, тормозящих разл. биол. процессы (напр., рост растений).

● Уэбб Л., Ингибиторы ферментов и метаболизма, пер. с англ., М., 1966.

ИНГИБИ́ТОРЫ РО́СТА РАСТЕ́НИЙ, соединения, вызывающие кратковременное торможение роста растений или их переход в состояние покоя. К природным И. р. р. относятся абсцизовая к-та и нек-рые фенольные вещества (*n*-кумаровая, коричная, салициловая к-ты), к-рые в больших кол-вах накапливаются в почках и семенах осенью в период приостановки процессов роста при переходе растения в состояние покоя. Синтетич. И. р. р. (морфактины, ретарданты, уменьшающие длину и увеличивающие толщину стеблей, дефолианты, вызывающие опадение листьев, десиканты, подсушивающие растения на корню, гербициды, уничтожающие нежелат. растительность) используются для предотвращения полегания злаков, уничтожения сорняков, облегчения машинной уборки урожая, напр. хлопчатника и т. п. По механизму действия И. р. р. противоположны природным (ауксины, гиббереллины и др.) и синтетич. стимуляторам роста.

ИНДЕ́ЙКОВЫЕ (Meleagridae), семейство курообразных. Дл. 85—100 см. Голова и часть шеи голые, у самцов с мясистыми выростами, набухающими во время тока. Токующие самцы ставят хвост почти вертикально, развёртывая его веером. Оперение тёмное с металлич. блеском. Хорошо ходят и бегают, летают неохотно. 2 вида: обыкновенная индейка (*Meleagris gallo-pavo*), на Ю. США, в Мексике, и глазчатая индейка (*Agriocharis ocellata*), занимающая небольшой ареал в Центр. Америке (Гватемала и Белиз). Стайные лесные птицы. Кормятся на земле, ночуют на деревьях. В кладке 8—15 яиц. Растительноядные. Обыкновенная индейка завезена в Европу вскоре после открытия Америки; родоначальник домашних пород индеек.

ИНДИГОФЕ́РА (*Indigofera*), род растений сем. бобовых. Травы или кустарники б. ч. с непарноперистыми листьями. Цветки в пазушных кистях, розовые, пурпуровые или белые. Плод — боб. Св. 700 видов, в тропиках и субтропиках, в СССР — 3 вида, как декоративные выращиваются в Крыму, Зап. Закавказье и Ср. Азии. И.— красиве цветущие растения, размножаются семенами, нек-рые виды распространяются муравьями. Многие И., в т. ч. И. красильная (*I. tinctoria*) и И. анильная (*I. anil*), дают синий краситель индиго. Из листьев И. красильной получают басму.

ИНДИКА́ТОРНЫЕ РАСТЕ́НИЯ (от лат. indico — указываю, определяю), растения (или их сообщества), тесно связанные с определ. экологич. условиями, к-рые могут качественно и даже количественно оцениваться по присутствию этих растений (или сообществ). И.р. используются при оценке механич. состава и засоления почв, в поисках пресных вод в пустынях и нек-рых полезных ископаемых. Так, на содержание в почве свинца указывают виды овсяницы (*Festuca ovina* и др.), полевицы (*Agrostis tenuis* и др.); цинка — т. н. галмейные растения: виды фиалки (*Viola tricolor* и др.), ярутки (*Tlaspi alpestre* и др.); селена — виды астрагала; меди и кобальта — смолёвки (*Silene vulgaris* и др.), мн. злаки и мхи. Пример сообществ И. р.— «медные флоры» Юж. Африки. См. также *Биоиндикаторы*.

ИНДОЛИЛУ́КСУСНАЯ КИСЛОТА́, гормон растений из группы *ауксинов*.

И́НДРИЕВЫЕ (Indriidae), семейство полуобезьян. 3 рода; индри, или бабакото (*Indri*), авагисы, или мохнатые индри (*Avahi*), сифаки, или хохлатые индри (*Propithecus*). 4 вида. Дл. тела от 30 см (авагисы) до 1 м (индри). У индри хвост почти редуцирован, у авагисов и сифак — длинный. Задние конечности значительно длиннее передних, кисти и стопы удлинены, на втором пальце стопы есть «туалетный» коготь. Обитают на о. Мадагаскар. Образ жизни древесный, но часто спускаются на землю. Сифаки передвигаются по деревьям многометровыми прыжками (у них по бокам тела имеется кожная складка — подобие летательной перепонки), по земле — на двух ногах с поднятыми вверх передними конечностями. Индри и сифаки — дневные, авагисы — ночные животные. Отдыхают и спят в сидячем положении, уцепившись за ветку. Держатся парами или небольшими группами. Растительноядные. Рождают 1 детёныша. В неволе выживают с трудом и не размножаются. Численность в природе резко сократилась, все в Красной книге МСОП. См. рис. 8 в табл. 55.

ИНДРИКОТЕ́РИЕВАЯ ФА́УНА, комплекс животных, обитавших в умеренной зоне Евразии (от Китая до Балканского п-ова) в среднем олигоцене. Впервые открыта в 1915 в Зап. Казахстане А. А. Борисяком, описавшим в Тургайской ложбине (отсюда второе назв.— тургайская фауна) типичного для И. ф. индрикотерия и ряд др. теплолюбивых млекопитающих — обитателей лесных, лесостепных и болотистых ландшафтов. Одним из основных элементов И. ф. были непарнокопытные: индрикотерии, бегающие (гиракодонты) и болотные (аминодонты) носороги, а также тапироиды, халикотерии. Кроме них в составе И. ф. известны: из насекомоядных — примитивные ежи и землеройки, из хищных — креодонты и др., древние зайцеобразные, из грызунов — белкообразные, хомяки, бобры *Palaeocastor* и др., из парнокопытных — нежвачные (энтелодоны и антракотерии), примитивные жвачные — коротконогие (*Lophiomeryx*) и длинноногие (*Prodremotherium*) оленьки. В И. ф. входили также птицы,

черепахи, рыбы, насекомые, моллюски. В пределах огромного пространства, населённого И. ф., её состав, а также растительность не были однородны.

ИНДРИКОТЕ́РИИ (*Indricotherium*), род вымерших гигантских безрогих носорогов. Известен из олигоцена — раннего миоцена Евразии. Типичный представитель т. н. индрикотериевой фауны. И. отличались от всех др. носорогов крупными размерами (самое крупное наземное млекопитающее — дл. до 7 м, выс. до 5 м), коротким туловищем, длинной шеей, высокими прямыми (колонновидными) трёхпалыми ногами с сильно развитым ср. пальцем. Коренные зубы примитивного строения. Неск. видов. Питались (судя по строению зубов и скелета) листьями и ветвями кустарников и деревьев.

Индрикотерий (реконструкция).

ИНДУ́ЗИЙ (от лат. indusium — женская верхняя туника), покрывальце, небольшой эпителиальный вырост на листе, прикрывающий группы спорангиев (сорусы) у папоротников.

ИНДУ́КЦИЯ (от лат. inductio — побуждение, наведение) в физиологии, термин, используемый для обозначения возбуждающих и тормозящих взаимовлияний нервных центров. Явление И. характерно для всех отделов нервной системы.

В эмбриологии И. — взаимодействие между частями развивающегося организма у мн. беспозвоночных и всех хордовых, в процессе к-рого одна часть — индуктор, приходя в контакт с другой частью — реагирующей системой, определяет направление развития последней.

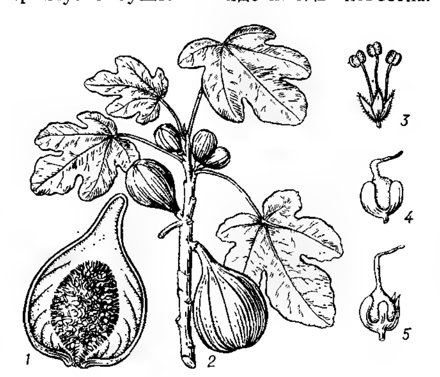
Явление И. открыто в 1901 Х. Шпеманом при изучении образования зачатка хрусталика глаза из эктодермального эпителия у зародышей земноводных. Позже он показал, что и для образования у этих животных нервной пластинки из эктодермы гаструлы необходим контакт эктодермы с хордомезодермой (см. *Экзогаструляция*). Это взаимодействие наз. первичной эмбриональной И., а индуктор — материал спинной губы бластопора — организатором. В эксперименте было показано, что реагирующая система, дифференцируясь под влиянием индуктора, часто сама становится индуктором для возникающих позже зачатков органов и тканей и всё развитие зародыша представляет собой как бы цепь следующих друг за другом индукционных взаимодействий. В ряде случаев установлено не только воздействие индуктора на реагирующую систему, но и влияние последней на дальнейшую дифференцировку индуктора.

Для осуществления И. необходимо, чтобы клетки, подвергающиеся действию индуктора, обладали соответствующей компетенцией. Действие индукторов, как правило, лишено видовой специфичности. Органоспецифич. действие собств. индукторов может быть в эксперименте заменено действием ряда органов и тканей зародышей старшего возраста и взрослых животных (чужеродные, или гетерогенные, индукторы) или выделенными из них химич. веществами — индуцирующими факторами (напр., из туловищных отделов 9—11-дневных куриных зародышей выделен т. н. вегетализующий фактор — белок с мол. м. ок. 30 000, вызывающий в компетентной эктодерме гаструлы земноводных образование энтодермы и вторично — хорды, мышц и др. производных мезодермы). Действие индукторов может быть имитировано обработкой клеток компетентной ткани более простыми химич. соединениями, напр. солями натрия и лития, сахарозой, а также нек-рыми повреждающими клетки воздействиями; по-видимому, при этом в клетках высвобождаются собств. индуцирующие факторы, находившиеся в них в связанном состоянии. Такую И. иногда наз. эвокацией, а индуцирующие стимулы — эвокаторами. Часто термины «И.» и «индукторы» используют для обозначения более широкого круга явлений и говорят об И. дифференцировки органов и тканей животных и растений гормонами, факторами внеш. среды (свет, темп-ра и др.), называя эти внутр. и внеш. факторы индукторами.

● Саксен Л., Тойвонен С., Первичная эмбриональная индукция, пер. с англ., М., 1963; Игнатьева Г. М., Ранний эмбриогенез рыб и амфибий, М., 1979.

ИНДУЦИ́РУЕМЫЕ ФЕРМЕ́НТЫ, адаптивные ферменты, ферменты, скорость синтеза к-рых изменяется в зависимости от условий существования организма. Регуляция синтеза И. ф. происходит на генетич. уровне под действием индукторов (активаторов), к-рыми могут быть соответствующие субстраты и метаболиты, а также гормоны. Механизм индукции заключается в дерепрессировании генов, контролирующих синтез И. ф. Пример И. ф.: β-галактозидаза (катализирует гидролитич. расщепление лактозы на составляющие моносахариды) нек-рых микроорганизмов, биосинтез к-рой происходит лишь тогда, когда единств. источником углерода в питат. среде является лактоза или её аналоги. Ср. *Конституитивные ферменты*.

ИНЖИ́Р, фиговое дерево, фига, смоковница (*Ficus carica*), растение рода фикус. Растёт в Средиземноморье, М. Азии, Иране и на С.-З. Индии, в СССР — в диком и одичавшем состоянии в Закавказье, Ср. Азии, Крыму. Листопадные деревья, выс. до 10 м, в культуре, как правило, двудомные. Крошечные цветки (муж. — тычиночные, жен. — пестичные короткостолбиковые, или галловые, и длинностолбиковые) расположены на внутр. поверхности грушевидного соцветия — сикония. Из опылённых сикониев с длинностолбиковыми цветками развиваются крупные, сочные плоды (соплодия), наз. инжиром, фигой (как и само жен. дерево). Сиконии с муж. и галловыми цветками меньше, всегда остаются твёрдыми и наз. каприфигами (как и муж. дерево). В них развивается пыльца, а также проходит личиночную стадию перепончатокрылое насекомое бластофага (*Blastophaga psenes*) — специализир. опылитель (см. *Капрификация*). И. культивируют с глубокой древности (в Азии — ок. 5 тыс. лет, в Европе — не менее 2 тыс. лет). Ценятся зрелые плоды, богатые сахаром, содержащие белки, крахмал, витамины и др. Возделывается наиб. широко в М. Азии, Сев. Америке (Калифорния), в СССР — в Ср. Азии, на Кавказе, в Крыму. В сушёном виде плоды известны под назв. винные ягоды. Много партенокарпич. сортов. Иногда И. наз. и др. виды рода фикус. В Красной книге СССР.



Инжир: *1* — разрез соцветия; *2* — ветка с плодами; *3* — мужской (тычиночный) цветок; *4* — женский короткостолбиковый (галловый) цветок; *5* — женский длинностолбиковый цветок.

И́НИИ (*Inia*), род речных дельфинов. Иния, или буту (*I. geoffrensis*), обитает в реках и нек-рых озёрах Юж. Америки. Дл. до 2,5 м. На длинном и узком рыле одиночные вибриссы. Глаза очень маленькие. Верх тела у взрослых И. бледно-голубоватый, брюхо белое; молодые — серые (в озёрах И. темнее, чем в реках). Питается рыбой и беспозвоночными. В 1976 восстановлен как второй самостоятельный вид — боливийский дельфин (*I. boliviensis*), обитающий в реках Боливии. См. рис. 10 в табл. 39.

ИНКВИЛИНИ́ЗМ (от лат. inquilinus — пришелец, арендатор, жилец), одна из разновидностей комменсализма. Животное-инквилин, проникая в жилище др. животного, обычно уничтожает хозяина. Личинки нек-рых наездников, поселяясь в галлах, сначала высасывают личинку насекомого-галлообразователя, а потом переходят к питанию стенками галла. Нек-рые мухи откладывают яйца в раковины моллюсков, затем их личинка питается тканями моллюска и превращается в пупарий, используя раковину как убежище.

ИНОЗИ́Н, гипоксантозин, нуклеозид, состоящий из пуринового основания гипоксантина и углевода рибозы. Промежуточный продукт обмена нуклеозидов и нуклеотидов. Образуется в организме при дезаминировании аденозина, дефосфорилировании инозинфосфорных к-т, а также в обратимой реакции, катализируемой нуклеозидфосфорилазой: гипоксантин + рибозо-1-фосфат ⇄ инозин + фосфат. Обнаружен в составе нек-рых тРНК, в свободном виде — в мышцах, соке сах. свёклы, дрожжах и др.

ИНОЗИНФО́СФОРНЫЕ КИСЛО́ТЫ, инозинфосфаты, нуклеотиды, состоящие из остатков гипоксантина, рибозы и фосфорной к-ты. В организме образуются путём дезаминирования соответствующих аденозинфосфорных к т. Инозиновая к-та (инозин-5-монофосфат, ИМФ) — промежуточный продукт биосинтеза пуринов, предшественник гуаниловой и адениловой к-т; в небольших

кол-вах обнаружена в составе тРНК; в организме присутствует также циклич. форма ИМФ. При фосфорилировании ИМФ последовательно образуются инозин-5'-дифосфат (ИДФ) и инозин-5'-трифосфат (ИТФ), макроэркроэргич. соединение, играющее роль богатого энергией субстрата в нек-рых реакциях обмена веществ.

ИНОСТРАНЦЕ́ВИИ (*Inostrancevia*), род вымерших пресмыкающихся подотр. териодонтов (назван в честь А. А. Иностранцева). Известны из поздней перми Вост. Европы. Дл. 3—3,5 м. Голова крупная (дл. черепа до 50 см), вторичное нёбо не развито. В верх. челюсти — крупные резцы, огромные, сплющенные с боков, с пильчатым заострённым задним краем клыки, служившие, вероятно, для закалывания крупной жертвы. Скелет относительно лёгкий, что связано, по-видимому, с подвижностью животного. На пальцах большие когти. Околоводные или водные хищники. 2 вида. См. рис. 2 в табл. 4 Б.

ИНСА́ЙТ (от англ. insight — интуиция, понимание) в зоопсихологии, внезапное решение животным относительно сложной задачи после немногих случайных, хаотич. попыток достичь желаемого результата. И. был впервые описан у человекообразных обезьян и рассматривается как довод в пользу существования у них и у др. высших позвоночных элементарной рассудочной деятельности. В основе И. может лежать латентное (скрытое) *обучение*.

ИНСТИ́НКТ (от лат. instinctus — побуждение), совокупность сложных, наследственно обусловленных актов поведения, характерных для особей данного вида при определ. условиях. Истоки понятия об И. восходят к идеям Сократа о существовании у животных т. н. «низшей формы души», или «побуждения», противопоставлявшейся душе человека с её «мыслительной силой». Первоначальные представления о неизменности И. на протяжении всей жизни особи явились причиной резкого противопоставления И.— разуму, И.— обучению, врождённого поведения — приобретённому. Данные, накопленные этологией и генетикой поведения, привели к отказу от подобного противопоставления и к созданию совр. концепции генетически обусловленного поведения. В связи с этим термин «И.» в совр. науке употребляется реже. См. также *Поведение*.

● Слоним А. Д., Инстинкт. Загадки врожденного поведения организмов, Л., 1967.

ИНСУЛИ́Н, белковый гормон, вырабатываемый поджелудочной железой. Открыт Ф. Бантингом и Ч. Бестом (1921—1922), первичная структура установлена Ф. Сенгером (1945—56).

Молекула И. (мол. м. ок. 6000) состоит из двух пептидных цепей (51 аминокислотный остаток), соединённых двумя дисульфидными мостиками, присутствие к-рых необходимо для проявления гормональной активности. Аминокислотный состав И. у разл. видов животных варьирует — лишь менее 40% аминокислотных остатков известных структур И. неизменны. И. синтезируется в β-клетках островков Лангерганса поджелудочной железы из своего предшественника — проинсулина. В сыворотке крови присутствует в свободной и связанной (комплекс И. с др. белками крови, в частности с трансферрином) формах. И.— универсальный анаболич. гормон. Один из наиб. важных физиол. эффектов И.— снижение содержания сахара в крови (повышает проницаемость клеточных мембран для глюкозы, способствуя её переходу в ткани, стимулирует превращение глюкозы в гликоген в мышцах, задерживает распад гликогена и синтез глюкозы в печени). И. обеспечивает нормальное окисление глюкозы в цикле трикарбоновых к-т, способствует образованию макроэргич. соединений и поддержанию энергетич. баланса клеток. Обусловливает преобладание синтеза белков и жирных к-т над их распадом, способствует переходу углеводов в жирные к-ты и образованию жиров. Усиленная секреция И. у нек-рых млекопитающих приводит к наступлению сезонной спячки (связана с гипогликемией). Наиб. активно метаболизм И. протекает в печени, а также в мышечной и жировой тканях, почках и плаценте. Физиол. антагонист И. в регуляции углеводного обмена — *глюкагон*. Недостаток И. в организме приводит к сахарному диабету. Препараты И., получаемого из поджелудочных желёз убойного скота и др. животных, применяют в медицине. Перспективен способ получения И. методом генетич. инженерии.

ИНТЕГРА́ЦИЯ (лат. integratio — восстановление, восполнение, от integer — целый), целесообразное объединение и координация действий разных частей целостной системы. Применительно к живым организмам принцип И. был впервые сформулирован Г. Спенсером (1857). И. живых систем осуществляется на разных уровнях их организации — молекулярном, клеточном, организменном, а также в разл. биол. системах надорганизменного уровня — популяциях, видах, биоценозах и т. д., причём механизмы И. разных уровней специфичны. В биол. системах с жёсткими внутр. связями обычно имеются спец. компоненты, обеспечивающие И., напр., во взрослом организме высших многоклеточных животных — нервная, сосудистая и эндокринная системы. Наиб. известная форма И. процессов онтогенеза — эмбриональная индукция. И. популяций, видов, лишённых жёстких внутр. связей между составляющими их элементами (особями), обусловлена половым процессом и (у животных) наследственно закреплёнными особенностями поведения, определяющими взаимоотношения особей друг с другом. И. экосистем осуществляется через посредство потоков органич. вещества, энергии и информации. В целом степень И.— результат приспособит. эволюции, она отражает уровень развития регуляторных механизмов *биологической системы* и может рассматриваться как один из критериев морфофизиол. *прогресса*. Механизмы И. в применении к биол. объектам в общей форме исследуются теорией систем и биокибернетикой.

● Шмальгаузен И. И., Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, М., 1982; его же, Кибернетические вопросы биологии, Новосиб., 1968.

И. в физиологии — функциональное объединение отд. физиол. механизмов в сложно координированную приспособит. деятельность целостного организма. Структурно-анатомич. основой И. всех процессов в животном организме является нервная система, более сложное строение к-рой в эволюц. ряду соответствует более совершенному уровню И. На уровне одной нервной клетки И. сводится к объединению всех конвергирующих к ней влияний для формирования последовательности потенциалов действия в начальном сегменте аксона. Принципы И., открытые Ч. Шеррингтоном (1906),— конвергенция, общий конечный путь, взаимодействие и др. Высшее проявление И.— целенаправленный поведенческий акт, строящийся на основе физиол. и психич. факторов.

● Шеррингтон Ч., Интегративная деятельность нервной системы, [пер. с англ.], Л., 1969; Адрианов О. С., О принципах организации интегративной деятельности мозга, М., 1976; [Батуев А. С.], Закономерности эволюции интегративной деятельности мозга млекопитающих, в кн.: Эволюционная физиология, ч. 1, Л., 1979 (Руководство по физиологии).

ИНТЕГУМЕ́НТ (от лат. integumentum— покрывало, покров), покров семяпочки семенных растений. В зрелом семени И. представлены семенной кожурой. Отсутствие (вторичное явление) или слабое развитие И. считается прогрессивным признаком (напр., слабо развит внутр. И. у эволюц. молодого сем. орхидных). Важный систематич. и филогенич. признак. См. рис. при ст. *Семязачаток*.

ИНТЕНСИФИКА́ЦИЯ ФУ́НКЦИЙ, усиление функций, один из гл. путей прогрессивного преобразования органов в ходе эволюции животных. И. ф. обычно связана с усложнением строения органов и организма в целом (см. *Ароморфоз*). Напр., в результате усложнения

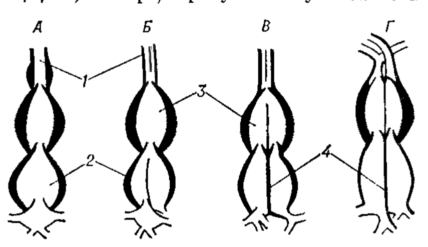


Схема усложнения строения сердца у позвоночных в связи с интенсификацией его функции: *А* — двухкамерное сердце рыб; *Б* — трёхкамерное сердце земноводных; *В* — четырёхкамерное сердце пресмыкающихся с ещё не вполне разделёнными желудочками, но вполне разделёнными предсердиями; *Г* — четырёхкамерное сердце птиц и млекопитающих с полностью разделёнными предсердиями и желудочками; *1* — аорта; *2* — предсердие; *3* — желудочек; *4* — перегородка.

строения лёгких и И. ф. дыхания у большинства млекопитающих и птиц ткани тела лучше снабжаются кислородом, что ведёт к интенсификации обмена веществ; коренные изменения строения сердца в процессе эволюции позвоночных привели к значит. усилению его функции.

ИНТЕРКАЛЯ́РНЫЙ РОСТ (от лат. intercalarius — вставной, добавочный), вставочный рост, рост растений в длину посредством деления клеток ниже верхушки органа, напр. в междоузлиях стеблей, в черешках листьев, в основании таллома у водорослей.

ИНТЕРКАЛЯ́ЦИЯ (от лат. intercalatio — вставка, добавка), появление новых структур внутри данной биол. системы. Напр., *интеркалярный рост* у нек-рых растений, нарастание новых члеников (проглоттид) в зоне роста шейки между сколексом (головкой) и стробилой у ленточных червей, образование вторичных жилок между главными в крыле насекомых и т. д.

ИНТЕРКИНЕ́З (от лат. inter — между и греч. kínesis — движение), период между первым и вторым делениями мейоза. В отличие от интерфазы в И. не реплицируется ДНК и не удваивается материал хромосом. Продолжительность И. у разных клеток сильно варьирует, в связи с чем наблюдается разл. степень прибли-

жения к состоянию интерфазного ядра; в большинстве клеток И. непродолжителен и характеризуется лишь частичной деконденсацией хромосом и отсутствием ядрышек. У нек-рых организмов (ожика, кокциды) в И. наблюдается вторичная конъюгация хромосом. См. рис. при ст. *Мейоз*.

ИНТЕРОЦЕ́ПТОРЫ, интерорецепторы (от лат. interior — внутренний и *рецепторы*), чувствительные нервные окончания, располагающиеся в разл. тканях и внутр. органах (в сердце, кровеносных и лимфатич. сосудах, пищеварит. тракте и др.). Представлены свободными нервными окончаниями, а также разл. видами сложных инкапсулированных окончаний (напр., тельца Пачини). В связи с важной ролью И., локализованных в структурах опорно-двигат. аппарата, их выделяют в отд. группу *проприоцепторов*. По функциям И. делят на *механорецепторы*, хеморецепторы, отвечающие на химич. раздражение или изменение уровня обмена веществ, терморецепторы, воспринимающие изменение темп-ры внутр. среды, осморецепторы, сигнализирующие об изменении осмотич. давления, барорецепторы, воспринимающие изменение кровяного давления. Повреждающие действия активируют разл. виды И., в т. ч., возможно, и спец. болевые (ноцицептивные). И. осуществляют анализ состояния внутр. среды организма, приспосабливая её к текущим потребностям.

● Черниговский В. Н., Интероцепция, Л., 1985.

ИНТЕРСЕКСУА́ЛЬНОСТЬ (от лат. inter — между и sexus — пол), наличие у раздельнополой особи признаков обоих полов. Эти признаки развиты неполностью, т. е. носят промежуточный характер (ср. *Гермафродитизм*), и проявляются совместно на одних и тех же частях тела особей (ср. *Гинандроморфизм*). Эмбриональное развитие такого организма (интерсекса) начинается нормально, но с определ. момента продолжается по типу др. пола. Чем раньше меняется направление развития организма, тем резче выражена у него И. Зиготная, или генетически обусловленная, И. возникает в результате отклонения от нормы в кариотипе или генетич. составе зиготы. При этом степень И. особи определяется либо хромосомным, либо генным балансом, т. е. отношением числа *половых хромосом* к числу аутосом и заключённых в них определяющих пол генов. Разл. формы И., или т. н. псевдогермафродитизма, обнаруженные у человека, также могут быть вызваны нарушением нормального числа половых хромосом. Гормональная И. возникает у исходно разнополых животных при функциональных или органич. изменениях в эндокринной системе, в частности у позвоночных в коре надпочечников и передней доле гипофиза. Её можно вызвать путём кастрации животного и пересадкой ему половой железы др. пола. При этом у самок происходит сдвиг в сторону развития вторичных половых признаков муж. пола (маскулинизация), а у самцов соответственно в сторону развития признаков жен. пола (феминизация).

ИНТЕРСТИЦИА́ЛЬНАЯ ФА́УНА (от лат. interstitium — промежуток), беспозвоночные животные, обитающие в заполненных водой пространствах между песчинками и др. твёрдыми частицами на пляжах, литорали и на дне водоёмов. В составе И. ф.— нек-рые инфузории и др. простейшие, кишечнополостные, круглые и др. черви, водяные клещи и нек-рые ракообразные. Большинство представителей И. ф. имеет тонкое, сильно вытянутое тело, позволяющее передвигаться по узким ходам между песчинками; многие способны переносить значит. колебания солёности и темп-ры.

ИНТЕРСТИЦИА́ЛЬНЫЕ КЛЕ́ТКИ, общее название разл. клеток, занимающих промежуточное положение в организме животных и человека. 1) И. к., или клетки Лейдига, гландулоциты, располагаются между канальцами семенников у позвоночных и вырабатывают муж. половые гормоны, гл. обр. тестостерон, а также (в меньшем кол-ве) жен. половые гормоны. 2) В яичниках млекопитающих клетки мезенхимного происхождения, синтезирующие стероидные гормоны и выполняющие также трофич. функцию. 3) Стволовые клетки в теле низших многоклеточных, способные развиваться в нервные, половые и (у кишечнополостных) стрекательные. 4) У личинок нек-рых насекомых — клетки средней кишки, богатые липидами (т. н. липохромные клетки); как полагают, поддерживают низкое значение pH в этом участке кишечника.

ИНТЕРФА́ЗА (от лат. inter — между и греч. phásis — появление), в делящихся клетках часть *клеточного цикла* между двумя последовательными митозами; в клетках, утративших способность к делению (напр., нейронах), — период от последнего митоза и до смерти клетки. К И. относят также временный выход клетки из цикла (состояние покоя). В И. происходят синтетич. процессы, связанные как с подготовкой клеток к делению, так и обеспечивающие дифференцировку клеток и выполнение ими специфич. тканевых функций. Продолжительность И., как правило, составляет до 90% времени всего клеточного цикла. Отличит. признак интерфазных клеток — деспирализованное состояние хроматина (исключение — политенные хромосомы двукрылых и нек-рых растений, сохраняющиеся в течение всей И.). См. рис. при ст. *Митоз*.

ИНТЕРФЕРЕ́НЦИЯ ВИ́РУСОВ (от лат. inter, здесь — взаимно и ferio — ударяю, поражаю), тип взаимодействия между вирусами, при к-ром наблюдается подавление репродукции одного вируса другим в клетках, смешанно заражённых двумя вирусами. Проявляется на разных стадиях вирусной инфекции и м. б. обусловлена конкуренцией за клеточные рецепторы при адсорбции вируса на клеточной поверхности, за участки репликации нуклеиновой к-ты и трансляции, истощением метаболитов в клетке, индукцией интерферона и др. причинами. И. в. используют для обнаружения, идентификации и титрования нецитопатогенных вирусов.

ИНТЕРФЕРО́Н, белок, образующийся в клетках организмов при вирусных инфекциях; неспецифич. фактор противовирусного иммунитета. Мол. м. 25 000—110 000. Подавляет размножение разл. вирусов, однако активен в тканях, на к-рых получен (И. клеток кур подавляет размножение вирусов только в клетках кур). Механизм противовирусного действия И. связан, по-видимому, с выработкой новых клеточных продуктов, затрудняющих синтез вирусспецифич. белков. Образование И. кодируется геномом клетки и м. б. индуцировано также бактериями, двухцепочечными РНК, синтетич. полирибонуклеотидами и др. т. н. интерфероногенами. Используется для профилактики и лечения нек-рых вирусных заболеваний. Начато получение И. микробиологич. синтезом — ген И. методами генетической инженерии удалось встроить в геном кишечной палочки, к-рая и осуществляет биосинтез И.

И́НТИМА (intima, от лат. intimus — самый глубокий, внутренний), внутренняя оболочка стенки кровеносных сосудов (кроме капилляров). Состоит из слоя эндотелия, лежащей под ним прослойки рыхлой соединит. ткани и внутр. эластической мембраны, отделяющей И. от средней оболочки. В венах И. формирует кармановообразные клапаны.

ИНТИ́НА (от лат. intus — внутри), внутренний слой оболочки пыльцевого зерна (у семенных) или микроспоры (у споровых растений). Состоит в осн. из пектина и целлюлозы, иногда белка (в виде небольших подушечек под апертурами). Из И. при прорастании пыльцы образуется пыльцевая трубка.

ИНТРАЗОНА́ЛЬНАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ, естественная растительность, к-рая не образует самостоят. зоны, а лишь встречается в пределах одной или нескольких зон. И. р., также как и зональная, изменяется в широтном и долготном направлениях. Развивается на неплакорных местообитаниях — песчаных субстратах, на выходах пород разл. литологии, на участках с избыточным или недостаточным в данной зоне увлажнением, на засолённых почвах и др. К И. р. относится растительность болот, речных наносов, пресноводных, солоноватых и солёных водоёмов, песчаных пляжей и береговых дюн и др. В нек-рых регионах И. р. преобладает над зональной, напр. сосновые леса Полесья в подзоне широколиств. лесов, болота Зап. Сибири в подзоне тайги.

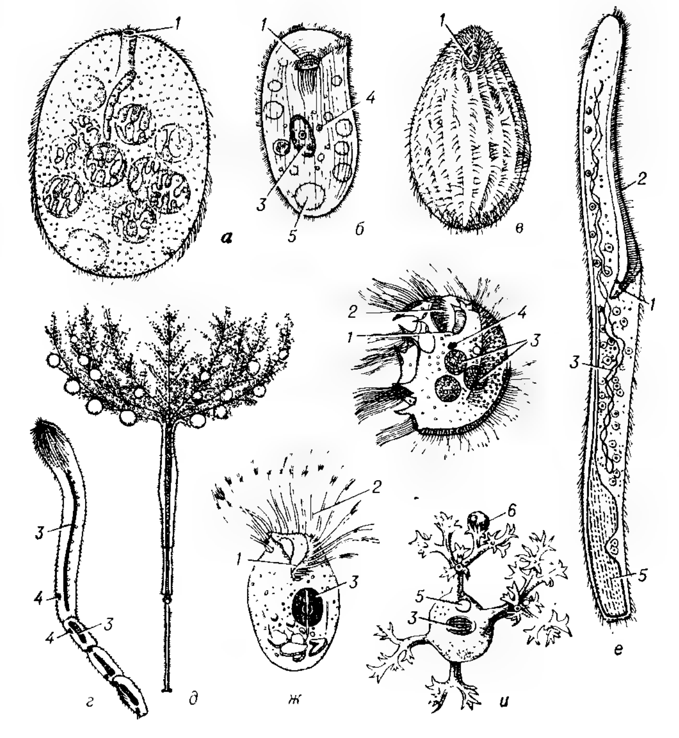
ИНТРО́Н (англ. intron, от intervening sequence — букв. промежуточная последовательность), участок гена (ДНК) эукариот, к-рый, как правило, не несёт генетич. информации, относящейся к синтезу белка, кодируемого данным геном; расположен между др. фрагментами структурного гена — *экзонами*. Соответствующие И. участки представлены, наряду с экзонами, только в первичном транскрипте — предшественнике иРНК (про-иРНК). Из него они удаляются спец. ферментами при созревании иРНК (экзоны остаются). Структурный ген может содержать до неск. десятков И. (напр., в гене коллагена цыплёнка их 50) или не содержать их совсем. В нек-рых случаях показано, что И. одного гена могут нести генетич. информацию, напр. кодировать фермент матуразу, ответственную за созревание про-иРНК нек-рых генов митохондрий. Чередование И. и экзонов характерно для структуры ядерных и митохондриальных генов эукариот, кодирующих белки и молекулы тРНК. См. также *Ген*.

ИНУЛИ́Н, запасной полисахарид растений, откладывающийся в клубнях гл. обр. сложноцветных, а также др. семейств. Образован остатками D-фруктозы. Мол. м. не превышает 5000—6000. Легко усваивается организмом животных, в связи с чем применяется как заменитель крахмала и сахара при сахарном диабете. Используют для получения D-фруктозы. Широко применяется для изучения водно-солевого обмена и мочеобразования у разл. групп животных (плохо проникает в клетки тканей, хорошо фильтруется в почечном клубочке, не реабсорбируется).

ИНФА́УНА (от лат. in — в, внутри и *фауна*), водные донные животные, зарывающиеся в толщу грунта водоёма, или свободно ползающие в его верх. слоях. К И. относятся мн. моллюски, разл. черви (напр., пескожил), нек-рые ракообразные, неправильные морские ежи, нек-рые морские звёзды, голотурии, офиуры и др. Среди представителей И. есть сверлящие животные. Ср. *Онфауна*.

ИНФОРМОСО́МЫ (от лат. informatio — разъяснение, изложение и *сома*), частицы в эукариотных клетках, состоящие из иРНК и белков в соотношении 1 : 3 (по массе). И. различны по размерам и имеют константу седиментации от 15S до 110S. Выделяют 3 формы частиц этого типа: а) находящиеся в ядре — информоферы, б) свободные цитоплазматические И., в) полирибосомосвязанные И. (полирибосомы). В ядре синтезируется про-иРНК, к-рая одевается специфич. белками. Из ядра выходит «чистая» иРНК, к-рая в цитоплазме вновь одевается специфич. белками, играющими определ. роль в процессе *трансляции* (в частности, среди них находятся факторы элонгации). И. являются также хранилищами иРНК и могут долго существовать в цитоплазме (напр., при созревании яйцеклетки). При трансляции состав белков И. вновь меняется. После трансляции И., по-видимому, распадаются.

ИНФУЗО́РИИ (Infusoria, или Ciliophora), тип (по др. системе — подтип) наиб. высокоорганизованных простейших. Размеры от 10 мкм до 3 мм. Произошли, вероятно, от жгутиконосцев. Форма тела разнообразная. Одиночные подвижные или прикреплённые (нередко колониальные) формы. Тело на всех или нек-рых стадиях жизненного цикла покрыто разнообразно расположенными рядами ресничек. Иногда пучки их соединены в органеллы движения — ц и р р ы. Обычно есть клеточный рот — ц и т о с т о м. У большинства И. вблизи цитостома находятся ундулирующие мембраны и мембранеллы, погружённые обычно в предротовую ямку (в е с т и б у л у м) или предротовую полость — п е р и с т о м. У нек-рых паразитических И. рот редуцирован (отр. безротых — Astomata) и питание осуществляется через поверхность тела (путём пиноцитоза), у сосущих И. — через сосательные щупальца. В эктоплазме хорошо развиты опорные фибриллы, поддерживающие постоянную форму тела, и органеллы нападения и защиты — трихоцисты, токсицисты, мукоцисты. Обычно есть сократит. вакуоли с системой приводящих каналов. Ядерный аппарат из 2 или неск. ядер 2 типов — полиплоидного макронуклеуса и диплоидного микронуклеуса. Размножение бесполое (деление надвое, одновременное множественное деление, реже разл. формы почкования). При половом процессе (конъюгации) старый макронуклеус разрушается и развивается новый. Питаются И. бактериями, водорослями и простейшими. При неблагоприятных условиях мн. виды образуют цисты. 2 класса: ресничные И. и сосущие И., св. 1100 родов, ок. 7000 видов, в морях и пресных водоёмах в составе бентоса и планктона, встречаются в обрастаниях, в т. ч. на др. организмах, нек-рые виды — в почве и мхах. Многие И. — комменсалы и паразиты др. животных (кольчатых червей, моллюсков, рыб, земноводных, млекопитающих). Нек-рые из них вызывают заболевания рыб (триходины, ихтиофтириусы), человека (балантидиум). Водные И. играют важную роль в биол. очистке сточных вод, многие служат пищей молоди рыб, нек-рые — объект лабораторных экспериментов.



Представители ресничных (*а* — *з*) **и сосущих** (*и*) **инфузорий:** *а* — *г* — р а в н о р е с н и ч н ы е (*а* — *Prorodon*, отр. голоротых, *б* — *Chilodonella*, отр. нижнеротых, *в* — *Tetrahymena*, отр. плёнчаторотых, *г* — *Radiophrya*, отр. безротых, видно отделение почек на заднем конце); *д* — к р у г о р е с н и ч н ы е, колония *Zoothamnium* с сократительным стебельком (отдельные особи резко увеличены); *е* — *з* — с п и р а л ь н о р е с н и ч н ы е (*е* — *Spirostomum*, отр. разноресничных, *ж* — *Strombidium*, отр. малоресничных, *з* — *Saprodinium*, отр. Odontostomatida); *и* — с о с у щ и е, *Dendrocometes*, с ветвистыми щупальцами; *1* — рот; *2* — перистом; *3* — макронуклеус; *4* — микронуклеус; *5* — сократительная вакуоль; *6* — сосущие щупальца.

ИНЦУ́ХТ (нем. Inzucht), близкородственное скрещивание организмов; то же, что *инбридинг* (термин чаще употребляется по отношению к растениям).

ИО́ЛЬДИИ (*Yoldia*), род морских двустворчатых моллюсков сем. Nuculanidae. Раковина (дл. от 1 до 6 см) удлинённо-овальная, гладкая, от светло-оливкового до коричневого цвета. Ок. 20 видов (неск. видов в последнее время выделены в самостоят. роды). На шельфах холодных и умеренных морей Сев. полушария и на больших глубинах Мирового ок. В СССР — 7 видов в сев. (1 вид) и дальневост. морях. Обитают на мягких илистых грунтах. Детритофаги. Служат пищей бентосоядным рыбам. С моллюском *Y. arctica* (ныне *Portlandia arctica*) связано назв. плейстоценового мор. бассейна — Иольдиевого моря, располагавшегося на месте части совр. Балтийского м. См. рис. 6 при ст. *Двустворчатые моллюски*.

ИО́ННЫЕ КАНА́ЛЫ, надмолекулярные системы мембран живой клетки и её органоидов, имеющие липопротеидную природу и обеспечивающие избират. прохождение разл. ионов через мембрану. Наиб. распространены каналы для ионов Na^+, K^+, Ca^{2+}; часто к И. к. относят и протонпроводящие системы биоэнергетич. комплексов. Наличие И. к. впервые было доказано для мембран нервной ткани; позднее ион-проводящие структуры были обнаружены в мембранах др. тканей в составе сложных мембранных белков — транспортных аденозинтрифосфатаз, цитохромоксидазы, комплемента, родопсина и др. Эти белки «пронизывают» мембрану, образуя ион-проницаемые системы, и часто построены из неск. субъединиц. Избирательность И. к. определяется геометрич. параметрами и химич. природой групп, выстилающих стенки канала и его устье. Отбор ионов может осуществляться спец. молекулярным устройством («ворота» И. к.). Транспорт через И. к. может быть активным (происходит с затратой энергии и осуществляется т. наз. *ионными насосами*) или пассивным (идёт в соответствии с разностью электрохимич. потенциала ионов по обе стороны мембраны). Через один И. к. может проходить 10^7—10^8 ионов в секунду.

Ряд природных и синтетич. веществ связываются с элементами И. к., блокируют их проводимость или работу «воротного» механизма. К таким веществам относятся, напр., токсины ядов скорпиона и кобры, батрахотоксин из кожи тропич. лягушек, тетродотоксин, ионы тетраметиламмония и т. п. По связыванию специфич. токсинов оцениваются проницаемость И. к., их число на единицу поверхности и т. д. Нек-рые свойства клеточных И. к. удаётся воспроизвести с помощью низкомолекулярных веществ, напр., антибиотиков (грамицидина А и аламетицина, создающих катионные каналы, и амфотерицина В, образующего анионные каналы), обладающих сильным токсич. действием вследствие увеличения мембранной проницаемости и нарушения ионного баланса клеток. См. также *Биологические мембраны*, *Ионофоры*.

● Мембраны: ионные каналы, пер. с англ., М., 1981.

ИО́ННЫЕ НАСО́СЫ, молекулярные структуры, встроенные в биол. мембраны и осуществляющие перенос ионов в сторону более высокого электрохим. потенциала (активный транспорт); функционируют за счёт энергии гидролиза АТФ или энергии, высвобождающейся в ходе переноса электронов по дыхат. цепи. Активный транспорт ионов лежит в основе биоэнергетики клетки, процессов клеточного возбуждения, всасывания, а также выведения веществ из клетки и организма в целом. Перенос ионов при гидролизе АТФ обеспечивается транспорт-

ными ферментами аденозинтрифосфатазами (АТФазами), к к-рым относятся H^+-АТФаза мембран митохондрий, хлоропластов и бактериальных клеток, Ca^+-АТФаза внутриклеточных мембран мышечных клеток (мембран саркоплазматич. ретикулума) и эритроцитов и Na^+/K^+-АТФаза, содержащаяся практически во всех плазматич. мембранах. На каждую молекулу гидролизованной АТФ эти АТФазы переносят через мембрану соответственно $2H^+$, $2Ca^{2+}$, $2K^+$ и $3Na^+$, причём протоны переносятся из митохондрий и хлоропластов в цитоплазму, ионы Ca^{2+} — из цитоплазмы в пузырьки саркоплазматич. ретикулума и внеклеточное пространство, ионы K^+ — в клетку, а ионы Na^+ из клетки. В результате создаётся неравновесное распределение ионов и генерируется разность электрич. потенциалов на мембране. При этом происходит запасание энергии, к-рая м. б. в принципе использована для синтеза АТФ, а также для генерации потенциалов действия в нервных и мышечных клетках, для сопряжённого с пассивным транспортом Na активного (вторичного) транспорта аминокислот, углеводов и др. Цикл работы трансп. АТФаз включает связывание АТФ и ионов на поверхности фермента, фосфорилирование фермента, перенос ионов через мембрану, отщепление ортофосфата от белка, изменение прочности связи ионов с ферментом, возврат системы в исходное состояние. Процессы перемещения ионов через мембраны связаны с изменением пространств. структуры белковой части трансп. АТФаз, однако детальный механизм процесса пока не установлен. По-видимому, в состав АТФаз входят ферментный центр, ионный канал и какие-то структурные элементы, препятствующие обратной утечке ионов во время работы И. н. В мембранах митохондрий, хлоропластов и клеток бактерий функционирует и др. механизм активного переноса протонов: сопряжение трансмембранного переноса протонов с переносом электронов через определ. участки окислительно-восстановит. системы — цепи транспорта электрона. Работа таких систем вместе с работой обращённой H^+-АТФазы приводит к окислительному фосфорилированию в митохондриях и у бактерий и к фотосинтетич. фосфорилированию в хлоропластах растений и хроматофорах фотосинтезирующих бактерий. (См. также *Хемиосмотическая теория*.)

Нарушение работы И. н. сопровождается развитием патологич. состояний в организме (так, необратимое повреждение клеток при недостатке кислорода связано с выключением трансп. АТФаз из-за отсутствия АТФ в условиях тканевой гипоксии). Нек-рые лекарств. препараты, напр. сердечные гликозиды, могут регулировать активность И. н.

● Транспортные аденозинтрифосфатазы, М., 1977.

ИОНОФО́РЫ, органические вещества, осуществляющие перенос ионов щелочных и щёлочноземельных металлов или аммония через биол. (или модельные) мембраны; широко используются в биохимич. исследованиях для регуляции ионного транспорта через мембраны и в технике — для создания ионоселективных датчиков. К И. относятся мн. антибиотики (валиномицин, нонактин, энниатины и др.), синтетич. циклополиэфиры. И. взаимодействуют с катионом, находящимся в водной фазе с одной стороны мембраны, образуют с ним жирорастворимый комплекс, диффундирующий в мембрану и перемещающийся к др. стороне мембраны под действием электрич. поля или градиента концентрации и высвобождающий катион в водную фазу (принцип переносчика). Природные И. часто характеризуются уникальной ионной избирательностью комплексообразования и, следовательно, транспорта. Напр., K/Na избирательность валиномицина достигает 10 000, нонактин избирательно связывает и переносит ионы аммония, а антибиотик A23187 — кальция. Иногда к И. относят также вещества (напр., антибиотики грамицидины А, В и С, аламетицин, нек-рые белки мембран нервных клеток и др.), пронизывающие липидные зоны мембран и образующие ион-проницаемые поры (принцип каналообразования).

● Овчинников Ю. А., Иванов В. Т., Шкроб А. М., Мембрано-активные комплексоны, М., 1974.

ИПЕКАКУА́НА (*Cephaëlis ipecacuanha*), кустарничек сем. мареновых. Дико растёт в тропич. лесах Бразилии, Колумбии и Центр. Америки, культивируется в тропиках обоих полушарий как ценное лекарств. растение. Корни И. (и близкого по химич. составу *C. acuminata*) — отхаркивающее средство; в больших дозах препараты И. оказывают рвотное действие (отсюда второе назв.— рвотный корень).

ИПОМЕ́Я (*Ipomoea*), род растений сем. вьюнковых. Вьющиеся или стелющиеся травы или кустарники. Ок. 500 видов, гл. обр. в тропиках, в СССР — 2 однолетних вида: один в Сибири и на Д. Востоке, другой — в Ср. Азии. На песчаных побережьях тропич. морей распространена И. двулопастная (*I. pes-caprae*), побеги к-рой достигают дл. 30—40 м. Большое экономич. значение имеют батат и ялапа. Нек-рые виды И., особенно И. пурпурную (*I. purpurea*, или *Pharbitis purpurea*), разводят как декоративные. И. иногда наз. *вьюнком*.

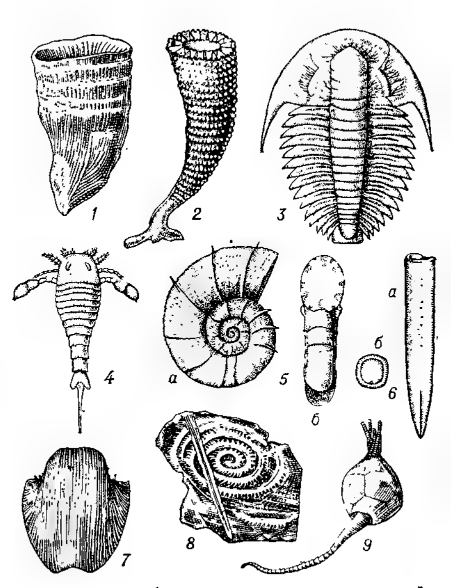
ИРГА́ (*Amelanchier*), род деревьев или кустарников сем. розовых. Листья опадающие, осенью жёлто- или тёмно-красные. Цветки белые или кремовые, собранные в щитовидные кисти на концах побегов. Плод — сочное ягодообразное яблоко, диам. до 10 мм, съедобный. Ок. 25 видов, в Евразии, Сев. Америке. В СССР 1 вид — И. овальная, или круглолистная (*A. ovalia*), в горах Кавказа и Крыма; этот вид и 2 североамериканских вида — И. колосистая (*S. spicata*) и И. канадская (*A. canadensis*) — культивируют как плодовые гл. обр. в Европ. части. Медоносы. Опыляются насекомыми, размножаются семенами и корневыми отпрысками, распространяются птицами. Используют также как декоративные. В культуре — с 16 в. См. рис. 8 в табл. 23.

Ирга овальная: ветвь с плодами.

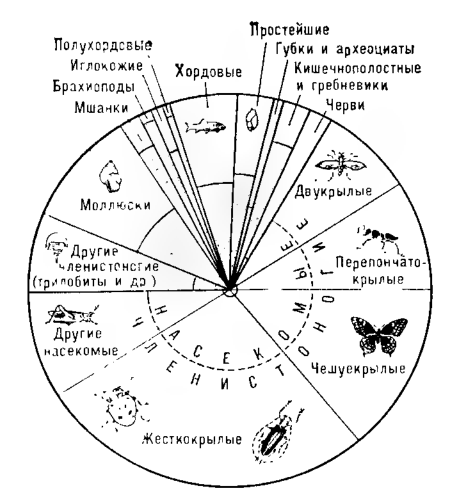
ИРИДОВИ́РУСЫ (*Iridoviruses*), род крупных ДНК-содержащих вирусов. Диам. вирусных частиц 175—220 нм; наруж. капсид икосаэдрический. И. позвоночных имеют, видимо, и липопротеидную оболочку. Содержат единичную двухцепочечную линейную молекулу ДНК (мол. м. 130—140 млн.). Размножаются в цитоплазме клеток насекомых, позвоночных (рыб, земноводных, млекопитающих). В заражённых клетках подавляют синтезы ДНК, РНК и белков. К И. относится возбудитель африканской чумы свиней.

ИРИДОФО́РЫ (от греч. íris, род. падеж íridos — радуга и phorós — несущий), гуанофоры, серебристые пигментные клетки кожи низших позвоночных, особенно у рыб, и стромы радужной оболочки глаза у всех позвоночных, кроме млекопитающих. Обеспечивают отражение и рассеивание света. Специфич. структуры И.— отражательные пластинки, содержащие кристаллич. пурины (гл. обр. гуанин и гипоксантин). Форма, размеры и расположение пластинок варьируют в разных таксономич. группах. Голубоватая окраска достигается вследствие определ. ориентации пластинок, работающих подобно дифракционной решётке. Изменение формы И. регулируется гормоном меланотропином. См. также *Пигментные клетки*.

ИСКОПА́ЕМЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ, населявшие в прошлом Землю животные, остатки к-рых сохранились в отложениях земной коры. Древнейшие остатки И. ж. (напр., черви и медузоидные формы) известны из отложений венда. Эти И. ж. не обладали минерализованным скелетом, поэтому отпечатки их сохранились в редких случаях. Большинство ныне живущих типов животных известно начиная с кембрия, первые наземные животные (многоножки) — с конца силура. До этого времени И. ж. известны только из морских отложений. Насекомые и паукообразные известны с девона, иглокожие — с раннего палеозоя. Наиб. древние предста-



Ископаемые беспозвоночные: 1 — четырёхлучевой коралл *Caninia* (кембрий, Подмосковье); 2 — археоциат *Kotuyicyathus* (кембрий, Сибирь); 3 — трилобит *Bergeroniellus* (ранний кембрий, Сибирь); 4 — исполинский щитень *Eurypterus* (силур); 5 — аммонит *Lytoceras* (ранняя юра): а — вид сбоку, б — вид с устья; 6 — белемнит *Pachyteuthis* (юра, Подмосковье): а — общий вид, б — поперечный разрез; 7 — плеченогое *Productus* (карбон, Подмосковье); 8 — граптолиты *Climacograptus* и *Monograptus* (спиралевидный) (силур, Полярный Урал); 9 — цистоидея *Echinoencrinus* (ордовик, Прибалтика).



Относительное количество известных современных и вымерших видов животных (площадь сектора, покрытая точками, пропорциональна относительному количеству видов, известных в ископаемом состоянии).

вители позвоночных — бесчелюстные — известны с позднего кембрия; настоящие рыбы появились в позднем силуре, пластинокожие, двоякодышащие и кистепёрые характерны для девона, костистые рыбы известны с конца триаса. Первые остатки наземных четвероногих (тетрапод) известны из верхнего девона. В каменноугольных и пермских отложениях широко распространены остатки земноводных, нек-рых пресмыкающихся (котилозавров, териодонтов, дейноцефалов). В мезозое многочисленными были разл. пресмыкающиеся: крокодилы, черепахи, особенно динозавры, а также водные (ихтиозавры, плезиозавры), летающие (птерозавры) и др. формы, млекопитающие известны с конца триаса, птицы (археоптериксы) — с конца юры.

Последовательное изменение животного и растительного мира во времени позволило расчленить историю Земли на геол. эры, периоды и эпохи (см. *Геохронологическая шкала*), дало ключ к определению относит. возраста осадочных пород (см. *Палеонтологическая летопись*). Изучение И. ж. позволяет выяснять пути развития крупных групп совр. царства животных.

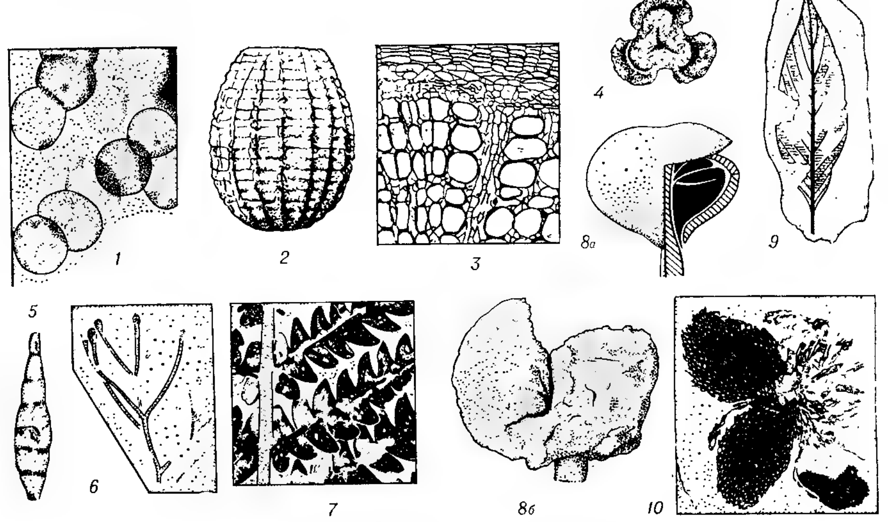
О вымерших организмах и путях эволюции животного мира можно отчасти судить и по т. н. живым ископаемым (термин впервые предложил Ч. Дарвин) — реликтовым видам, представляющим в совр. фауне Земли вымершие, но некогда процветавшие группы животных. Они сохранили древнюю организацию, к-рая, однако, может маскироваться вновь приобретёнными специализированными признаками. Важные предпосылки их существования — наличие устойчивого биотопа, а также геогр. изоляция. Так, живыми ископаемыми богаты Австралия, о-ва Нов. Зеландии, Мадагаскар. Среди беспозвоночных наиб. известны неопилины, наутилусы, мечехвост *Limulus*, среди позвоночных — латимерия, гаттерия, сумчатые. См. также табл. 1—7.

● Справочник по систематике ископаемых организмов (таксоны отрядной и высших групп), М., 1984. См. также лит. при ст. *Палеонтология*.

ИСКОПА́ЕМЫЕ ОСТА́ТКИ организмов, окаменелости, фоссилии, остатки или следы жизнедеятельности организмов геол. прошлого, сохранившиеся в осадочных породах. Лучше сохраняются в водных бассейнах: на дне платформенных морей, озёр, болот и торфяников, в отложениях рек, особенно в их дельтах, где организмы после гибели покрываются осадком, к-рый предохраняет их от полного разрушения. Чем тонкозернистее осадок, тем детальнее отпечатывается на нём поверхность организма (напр., тончайшие жилки листьев кайнозойских растений или особенности скульптуры раковин моллюсков). Именно поэтому в породах мор. происхождения часто встречаются окаменелости. В наземных условиях большинство животных и растений обычно полностью разрушается. Различают неск. форм сохранности И. о. Полная сохранность организмов, в т. ч. и мягких тканей, возможна в редких случаях, напр. при захоронении в вечной мерзлоте (трупы мамонтов, лошадей), в озокерите — минер. воскоподобном веществе (птицы, насекомые), при естеств. мумификации. Особая форма сохранности — инклюзы в меловых и палеогеновых смолах — янтаре и сходных с ним образованиях (насекомые и др. членистоногие, части растений). Растения, особенно крупные, как правило, не сохраняются целиком; от них остаются разрозненные листья, обрывки ветвей, обломки стволов, шишки, плоды, отд. семена, споры, пыльца, редко — цветки (см. *Ископаемые растения*). От животных сохраняются преим. части минерализованного скелета, в т. ч. раковины, панцири и зубы. И. о. могут сохранять свой первичный состав или минерализоваться в процессе фоссилизации (окаменения), т. е. замещения твёрдых (реже мягких) частей организма минер. веществами. Замещающими минералами могут быть пирит, кварц, углекислый кальций и др. Окаменение может происходить также путём преобразования первичной структуры скелета без изменения его химич. состава (напр., превращение арагонита в кальцит) и заполнения пустот в скелетных остатках разл. минер. веществами, растворёнными в воде. Часто от организма остаётся лишь отпечаток — запечатлённая в осадке форма твёрдых и мягких частей тела животного или растения. Распространённая форма И. о.— ядро — состоящий из породы слепок полости, образовавшийся в породе на месте организма при его разрушении. При заполнении внутр. полости скелета или раковины осадком и при последующем разрушении этого скелета образуется внутр. ядро. При разрушении раковины или скелета и заполнении оставшейся полости минер. веществом образуется внеш. ядро, передающее особенности наруж. строения организма. Своеобразная форма сохранности — *следы жизни*. Нередко И. о. полностью слагают породу (ракушечники, нуммулитовые, коралловые, водорослевые известняки и др. отложения). Нек-рые И. о. используются для установления относит. возраста вмещающих их пород (см. *Руководящие ископаемые*). См. также *Геохронологическая шкала*, *Ископаемые животные*, *Палеонтологический метод*. См. табл. 8.

● Крумбигель Г., Вальтер Х., Ископаемые, пер. с нем., М., 1980.

ИСКОПА́ЕМЫЕ РАСТЕ́НИЯ, растения геол. прошлого, остатки к-рых сохранились в отложениях земной коры. Среди них встречаются как ныне живущие, так и целиком вымершие (риниофиты, прапапоротники, каламиты, птеридоспермы, кордаитовые, беннеттитовые, глоссоптериды и др.). И. р. представлены обугленными остатками (фитолейма-



Остатки ископаемых растений: *1* — окремнелые синезелёные водоросли *Glenobotrydion aenigmatis* из рифея (докембрий) Австралии; *2* — обызвествлённый оогоний харовой водоросли *Sycidium melo* из девона Ленинградской области; *3* — часть поперечного разреза минерализованного стебля *Sphenophyllum plurifoliatum* (членистостебельное; видны вторичная древесина и кора) из среднего карбона США; *4* — дисперсная спора *Tripartites vetustus*, вероятно принадлежащая папоротникам из нижнего карбона Англии; *5* — многоклеточная спора гриба *Diporicellaesporites sp.* из эоцена США; *6* — одно из древнейших высших растений *Steganotheca striata* из нижнего девона Южного Уэльса; *7* — отпечаток папоротника *Cladophlebis haiburnensis* из нижнего мела Буреинского бассейна; *8 а*, *8 б* — семяносная капсула пельтаспермового голосеменного *Cardiolepis piniformis*, реконструкция (*8а*) и общий вид фитолеймы (*8б*) из верхней перми Печорского бассейна; *9* — отпечаток листа *Berhamniphyllum claibornense* (сем. крушиновых) из эоцена США; *10* — отпечаток цветка *Eoceltis dilcheri* (сем. ильмовых) из эоцена США.

ми), отпечатками, слепками (на месте остатка растения образуется полость, позднее заполняемая осадком) и истинными окаменелостями (петрификациями). В соответствии с типом сохранности применяются разл. методы исследования И. р. (мацерация фитолейм, изготовление прозрачных шлифов или плёночных оттисков из петрификаций и т. д.). Наиб. древние И. р. появились в докембрии (водоросли), в силуре — первые высшие растения (риниофиты). В девоне появились моховидные, папоротники, членистостебельные, плауновидные, прогимноспермы и первые голосеменные (птеридоспермы), в карбоне — кордаитовые, хвойные, в перми — возможно, цикасовые, в триасе — беннеттитовые и чекановскиевые, в мелу — покрытосеменные. Среди водорослей для палеозоя характерны зелёные, красные и бурые, а для мезозоя и кайнозоя, кроме того,— золотистые (особенно кокколитофориды), диатомовые и пиррофитовые. Классификация И. р. нередко затруднена в связи с их фрагментарностью, происшедшими изменениями, разрозненностью вегетативных частей и органов размножения. Различные по происхождению растения на основании внеш. сходства могут быть отнесены к одному роду, обычно наз. формальным, и наоборот, части одного и того же растения могут быть отнесены к разл. родам. И. р.— предмет изучения палеоботаники (палеофитологии). См. *Палеонтологическая летопись*, а также *Акритархи*, *Палиноморфы*, *Фоссилии*.

● Криштофович А. Н., Палеоботаника, 4 изд., Л., 1957; Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники, М., 1963; то же, Голосеменные и покрытосеменные, М., 1963; Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени, М., 1970; Seward A. C., Fossil plants, v. 1—4, Camb., 1898—1919; Gothan W., Weyland H., Lehrbuch der Paläobotanik, 3 Aufl., B., 1973.

ИСКУ́ССТВЕННЫЙ ОТБО́Р, выбор человеком наиб. ценных в хоз. отношении особей животных и растений данного вида, породы или сорта для получения от них потомства с желательными свойствами. Основы теории И. о. заложены Ч. Дарвином (1859), к-рый показал, что И. о. является осн. фактором, обусловившим возникновение пород домашних животных и сортов с.-х. растений. Бессознательный И. о. осуществлялся уже на первых этапах одомашнивания человеком животных и окультуривания растений. Сформировавшееся ко 2-й пол. 18 в. иск-во селекции (методический И. о.) полностью сохранило своё значение и в совр. растениеводстве и животноводстве, став ныне одновременно наукой о методах создания сортов растений, пород животных и самостоят. отраслью с.-х. произ-ва. Исследование механизма и результатов И. о. явилось для Дарвина важным этапом на пути обоснования действия естеств. отбора. Дарвин указал на важнейшую особенность И. о., определяющую его специфич. значение по сравнению с естеств. отбором. И. о. ведётся по отдельным, интересующим человека признакам, что может приводить к распадению генетич. и морфогенетич. корреляционных систем организмов, тогда как естеств. отбор, благоприятствуя лишь тем особенностям организмов, к-рые повышают их приспособленность, способствует закреплению целых комплексов приспособит. признаков. Поэтому нередко, как побочный результат И. о., выявляется фенотипич. эффект разл. генов, к-рые прежде были блокированы действием генов-репрессоров в составе соответствующих генетич. комплексов. В результате фенотипич. изменчивость организмов, подвергаемых действию И. о., повышается, а общая жизнеспособность снижается. И. о. проводится в виде двух осн. форм: массовый И. о.— выбраковка всех особей, по фенотипу не соответствующих породным или сортовым стандартам (его назначение — сохранение постоянства породных или сортовых качеств), и индивидуальный И. о.— отбор отдельных особей с учётом наследственной стойкости их признаков, обеспечивающий совершенствование породных и сортовых качеств. В связи с рецессивностью большинства мутаций, служащих источником фенотипич. изменчивости, подвергаемой И. о., для более быстрого закрепления новых признаков используют *инбридинг*. Последний имеет и отрицат. последствия (снижение генетич. разнообразия, переход в гомозиготное состояние нежелательных рецессивных аллелей), для ликвидации к-рых применяют *аутбридинг*, повышающий гетерозиготность организмов. Ср. *Естественный отбор*. См. также *Домашние животные*, *Культурные растения*.

● Проблемы доместикации животных и растений, М., 1972

ИСЛА́НДСКИЙ МОХ, цетрария исландская (*Cetraria islandica*), лишайник рода цетрария. Таллом кустистый, выс. до 10 см, сверху коричневый или зеленовато-коричневый, снизу более светлый. Растёт большими куртинами в сосновых лесах, верещатниках, в тундрах и лесотундрах. Содержит усниновую, лихестериновую и протолихестериновую к-ты, обладающие высокой антимикробной активностью; используется в медицине. На севере служит кормом оленям. Из-за медленного отрастания (1—2 мм в год) естеств. запасы истощаются.

ИСПОЛИ́НСКИЕ КОЗОДО́И (Nyctibiidae), семейство козодоеобразных. Дл. тела 40—50 см. Ноги короткие, пальцы с уплощённой подошвой, когти загнуты. 1 род, 5 видов, в тропиках Центр. и Юж. Америки. Обитают в разрежённых лесах, на плантациях кофе и цитрусовых. Откладывают 1 яйцо на вершину сломленного ствола и насиживают сидя вертикально, уподобляясь засохшему сучку. Питаются насекомыми.

Серый исполинский козодой (*Nyctibius griseus*), насиживающий яйцо.

ИССО́П (*Hyssopus*), род растений сем. губоцветных. 15 (по др. данным, 4—5) видов, преим. полукустарничков, в Средиземноморье и в Евразии. Медоносы. В СССР — 7 видов. И. лекарственный (*H. officinalis*) — растение с сильным бальзамич. запахом, разводится как эфирномасличное (в СССР — гл. обр. на Ю. Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии); пряность. На выходах мела в бассейнах Волги и Дона встречается эндемичный вид И. меловой (*H. cretaceus*) — эфирномасличное и декор. растение; редок, в Красной книге СССР.

ИСТО́Д (*Polygala*), род растений сем. истодовых. Кустарники, кустарнички и травы с очередными, реже супротивными или мутовчатыми листьями. Цветки в разнообразных соцветиях (кисти, колосья, метёлки) опыляются насекомыми. У кустарниковых видов И. семена нередко с мясистым окрашенным ариллусом, распространяются птицами. У травянистых видов ариллус содержит масло, благодаря чему семена растаскивают муравьи (мирмекохория). Плод — коробочка. Ок. 500 видов, в умеренных, субтропич. и тропич. поясах, в СССР— ок. 40. Широко распространён И. сибирский (*P. sibirica*), в Европ. части — И. обыкновенный (*P. vulgaris*) и И. горьковатый (*P. amarella*); растут на лугах. Корни И. тонколистного (*P. tenuifolia*) и И. сибирского используют как лекарств. средство. Травянистый И. масличный (*P. butyracea*) в Африке культивируют ради пищ. масла.

ИСТО́ДОВЫЕ, порядок (Polygalales) и семейство (Polygalaceae) двудольных растений. Порядок И. филогенетически тесно связан с гераниевыми. Деревья, кустарники, древесные лианы и травы с простыми листьями. Цветки обычно обоеполые, б. ч. неправильные, с двойным околоцветником. Тычинок 1—12, свободных или сросшихся. Гинецей ценокарпный. Плод — коробочка, костянка или дробный. Семена с прямым зародышем, с эндоспермом или без него. Порядок включает 6 сем., среди к-рых космополитно распространённое сем. истодовых, объединяющее 800—1000 видов (13—18 родов, в СССР — 1 род истод) и тропич. сем. мальпигиевых (Malpighiaceae) и вохизиевых (Vochysiaceae).

ИТАТСИ́, японский колонок (*Mustela sibirica itatsi*), млекопитающее сем. куньих, подвид колонка. Иногда И. выделяют в самостоят. вид. От колонка отличается половым диморфизмом в размерах. Распространён в Японии, акклиматизирован на о. Сахалин. Живёт около воды. Питается в осн. мелкими грызунами, изредка рыбой и птицами. Объект пушного промысла.

ИХТИОДОРУЛИ́ТЫ (от греч. ichthýs — рыба, dóry — копьё и líthos — камень), костные шипы, поддерживающие плавники, или шипы на голове у рыб (акантодов, химеровых и акуловых). По числу И., сохраняющихся на теле животного, определяют число плавников.

ИХТИОЗА́ВРЫ (Ichthyosauria), «рыбоящеры», ихтиоптеригии (Ichthyopterygia), рыбоплавниковые, подкласса вымерших мор. пресмыкающихся. Известны со среднего триаса до мела Америки, Австралии и Евразии; в СССР многочисл. остатки в Европ. части, на Д. Востоке. Достигли расцвета в ранней юре. Из всех пресмыкающихся наиб. приспособлены к водной жизни. Происхождение и филогения И. недостаточно ясны, предполагают, что они произошли от котилозавров. По форме тела конвергентно схожи с дельфинами. Дл. до 15 м. Череп с длинной мордой (составляет около половины его длины); многочисл. зубы конич., бороздчатые, однорядные, с выраженной складчатостью дентина (лабиринтовые). Характерны также сильные парные ласты с увеличенным числом фаланг (гиперфалангия), а иногда и пальцев (гипердактилия) и двухлопастный вертикальный хвостовой

плавник гипоцеркного типа. Малакофаги и рыбоядные хищники, обитавшие в прибрежной зоне морей (*Stenopterygius*), в открытом море (*Leptopterygius acutirostris*). Живородящи. 6 сем., 28 родов, ок. 80 видов. Руководящие ископаемые мор. отложений мезозоя. См. рис. 4 в табл. 5Б.

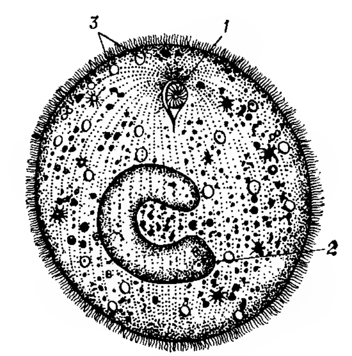
ИХТИОЛО́ГИЯ (от греч. ichthýs — рыба и ...*логия*), раздел зоологии позвоночных, изучающий рыб и круглоротых (миксины и миноги), и их прикладное значение. Гл. проблемы совр. И.— изучение экологии, этологии и динамики популяций рыб, видового состава рыб открытого океана и тропич. пресных вод, вопросы эволюции и систематики. Большое внимание И. уделяет практич. вопросам: разработке биол. основ океанич. рыбного промысла, ведению рационального рыбного х-ва в водоёмах разл. типа (аквакультура), а также охране и воспроизводству рыбных ресурсов.

● См. лит. при ст. *Рыбы*.

ИХТИО́РНИСЫ (Ichthyornithes), вымерший надотряд веерохвостых птиц. Единств. отряд — ихтиорнисообразные (Ichthyornithiformes). Место в системе неопределённо. Известны из верхнего мела (Канзас, Техас и Вайоминг, США, в СССР — Узбекистан). И. имели хорошо развитые крылья, грудину с килем, маленькие задние конечности, необычные для веерохвостых птиц амфицельные позвонки, настоящие зубы. Размером были с совр. голубей. 2 рода: *Ichthyornis* и *Apatornis*, 9 видов. Лучше др. изучен *Ichthyornis victor*, описанный по неск. скелетам. И. хорошо летали, были мор. птицами и, вероятно, по образу жизни были схожи с совр. олушами.

ИХТИОСТЕ́ГИ (Ichthyostegalia), подотряд вымерших земноводных группы лабиринтодонтов. Известны из верхнего девона Гренландии и, возможно, Австралии и Вост. Европы. Наиб. архаичная группа земноводных, сохранявшая в строении нек-рые характерные признаки рыб. Дл. ок. 1 м. В черепе сохраняются рудиментарные кости жаберной крышки, ноздри, как и у двоякодышащих рыб, смещены к краю рта. Органы боковой линии на черепе, как и у рыб, заключены в костные каналы. Сохраняется рудиментарный хвостовой плавник, парные конечности (короткие, пятипалые) и их пояса построены по типу наземных животных. Тела позвонков образованы гл. обр. плевроцентрами (вставочными элементами). И.— переходные формы между кистепёрыми рыбами и земноводными. 2 сем., 3—4 вида. См. рис. 6 в табл. 5А.

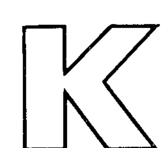
ИХТИОФТИ́РИУС (*Ichthyophthirius multifiliis*), ресничная инфузория отр. плёнчаторотых (Hymenostomatida). Паразит рыб (особенно молоди), часто вызывающий их массовую гибель (опасен и для аквариумных рыб). Поражает кожу, плавники, жабры. Рыба заражается мелкими (20—30 мкм в диам.) свободноплавающими «бродяжками» И., к-рые прикрепляются к её покровам, активно внедряются в ткани, быстро растут (достигают в диам. 0,5—1 мм) и становятся заметны невооружённым глазом (рыба как бы обсыпана манной крупой). Зрелый паразит (трофонт) выходит в воду и инцистируется. В цисте начинаются последоват. многократные деления надвое, после чего из неё выходит ок. 2000 «бродяжек», к-рые заражают новых хозяев.



Трофонт ихтиофтириуса: *1* — рот; *2* — макронуклеус; *3* — сократительные вакуоли.

ИШЕ́ЕВСКАЯ ФА́УНА, комплекс животных, обитавших на востоке Европ. части СССР в татарском веке поздней перми. В И. ф. преобладают зверообразные пресмыкающиеся — терапсиды: редкие наземные териодонты (*Porosteognathus*), многочисленные дейноцефалы — хищные (титанофонеус, *Syodon*, *Doliosauriscus*) и растительноядные (*Moschops*), а также редкие наземные аномодонты (Anomodontia), напр. *Venyukovia*. Кроме них И. ф. включает батрахозавров и лабиринтодонтов (лантанозух и *Enosuchus*). Местонахождения И. ф. известны в Татарской АССР и Юж. Приуралье. И. ф. следовала за *Очёрской фауной*, существовавшей несколько ранее в том же регионе. В И. ф. произошло исчезновение нек-рых побочных групп терапсид. Совместное изучение этих фаун позволяет судить о развитии наземных четвероногих в начале и середине позднепермской эпохи.

ИШХА́Н, севанская форель (*Salmo ischchan*), рыба сем. лососёвых. Дл. до 75 см, масса до 5 кг. На теле тёмные пятна, вокруг к-рых светлый ободок. Эндемик оз. Севан. Образует ряд форм, различающихся местами нагула, сроками и местами нереста. Во время нереста у самцов по бокам 2—3 красных пятна. Акклиматизирована в оз. Иссык-Куль, где достигает массы 15 кг. Объект разведения. Численность сокращается, в Красной книге СССР. См. рис. 6 в табл. 34.



К

КААТИ́НГА (португ. caatinga, на яз. индейцев тупи caá — лес, tinga — белый, светлый), группы формаций сезонных листопадных ксерофильных тропич. редколесий на С.-В. Бразильского плоскогорья. Различают К. древесные и кустарниковые (могут быть очень густыми). Обильны растения с шипами и колючками, а также суккуленты, преим. кактусы; встречаются колючие молочаи, в т. ч. древовидные. Деревья низкорослые, с широкой распростёртой кроной; доминируют бобовые; характерны бутылочные деревья, напр. ваточник *Cavanillesia arborea*, толстый редьковидный ствол к-рого имеет неск. м в поперечнике. Многочисленны эпифиты, особенно из сем. бромелиевых, в т. ч. луизианский мох, из лиан — ваниль. В ниж. ярусе почти исключительно мелкие кактусы и бромелии, злаки редки. См. также *Тропический лес*.

КАБАНЫ́ (*Sus*), род свиных. 3 вида: кабан, бородатая свинья (*S. barbatus*), на п-ове Малаккаи в Индонезии, карликовая свинья (*S. salvanius*), в Гималаях. Кабан, дикая свинья, или вепрь (*S. scrofa*), распространён в Сев. Африке и Евразии, в СССР — от Прибалтики до Д. Востока, к Ю. от широты Ленинграда. Верх. и ниж. клыки крупные, особенно у самцов, загнутые вверх и в стороны. Тело покрыто грубой щетиной, зимой с мягким подшёрстком. Окраска взрослых К. бурая, поросята со светлыми продольными полосами. Крупные самцы дл. до 2 м, масса до 300 кг. Активны ночью и в сумерках. Живут группами, самцы вне периода гона — поодиночке. Гон в ноябре — январе. В выводке в среднем 4—6 поросят, иногда до 12. Объект промысла; местами повреждает посевы. Родоначальник домашних свиней. Карликовая свинья — в Красной книге МСОП.

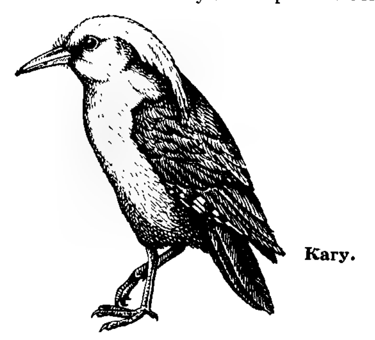
КАБАРГА́ (*Moschus moschiferus*), млекопитающее сем. оленевых. Часто К. выделяют в отд. семейство. Дл. тела ок. 1 м, масса до 17 кг. Задние ноги значительно длиннее передних. Голова небольшая, со стоячими ушами. Рогов нет. У самцов длинные, изогнутые клыки, торчащие, когда рот закрыт, ниже подбородка; на животе мускусная железа. Окраска коричневая с мелкими светлыми пятнами. Распространена в Вост. и Юго-Вост. Азии, в СССР — сев. половина ареала и большая часть поголовья К. (ок. 90% — на 1980 примерно 100 тыс. голов). Живёт в горной тайге. Питается древесными и наземными лишайниками. Гон в ноябре — декабре. Детёнышей 1—2. Объект ограниченного промысла (ради мускуса, мясо невкусное). См. рис. 1 при ст. *Оленевые*.

● Флеров К. К., Кабарги и олени, М.— Л., 1952 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 1, в. 2).

КАБАЧКИ́ (*Cucurbita pepo var. giraumontia*), скороспелая разновидность обыкновенной, или твердокорой, тыквы. Характеризуются длительным периодом плодоношения. Плоды используют в пищу, а также на корм скоту.

КАБО́МБА (*Cabomba*), род растений сем. кабомбовых порядка кувшинковых. Многолетние корневищные водные травы. Листья плавающие — цельные, щитовидные, кожистые; подводные — тонко рассечённые. Цветки одиночные, на длинных цветоносах. 6—7 видов, в тропиках и субтропиках Америки, в стоячих или медленно текущих водах. Популярные аквариумные растения; разводят частями корневищ.

КА́ГУ (Rhinochetidae), семейство журавлеобразных. Вместе с солнечными цаплями, с к-рыми имеет мн. общих признаков, наиб. примитивное семейство отряда. Единств. вид — кагу (*Rhinochetos jubatus*). Дл. ок. 55 см. Длинные ноги и клюв красные, на затылке хохол. Эндемик о-ва Нов. Каледония, сохранившийся лишь в глухих горных лесах. Наземная птица, бегает быстро. Питается мелкими беспозвоночными. В кладке 1 яйцо; насиживают самка и самец. В неволе не размножается. В Красной книге МСОП.



Кагу.

КАЗА́РКИ (*Branta*), род утиных. Голова маленькая, короткий клюв и лапы чёрные. 4 вида. В СССР гнездятся 2 вида: чёрная К. (*B. bernicla*) — в тундре и лесотундре от Ямала до Чукотского п-ова, белощёкая К. (*B. leucopsis*) — на Южном о-ве Нов. Земли. В Сев. Америке — канадская К. (*B. canadensis*), залетающая в СССР. Гнездятся разреженными колониями на сухих участках тундры. На мор. побережьях во время зимовки поедают взморник. Объект охоты. 1 вид и 1 подвид в Красной книге МСОП, белощёкая К. в Красной книге СССР. К. наз. также нек-рых птиц из др. родов (напр., *краснозобая казарка*).

КАЗЕИ́Н, сложный белок (фосфопротеид), в котором остаток фосфорной кислоты образует сложный эфир с гидроксильной группой серина. Присутствует в молоке в форме своего предшественника казеиногена (белки коровьего молока на 80% состоят из казеиногена). Мол. м. 75 000—100 000. Содержит полный набор незаменимых аминокислот, особенно богат метионином (~3,5%), лизином (~6,9%), триптофаном (~1,8%), лейцином (~12,1%), валином (7%). При подкислении выпадает в осадок. Под действием протеолитич. ферментов желудка в присутствии ионов Ca^{2+} казеиноген превращается в К., к-рый выпадает в осадок (ферментативное створаживание молока), захватывая в сгустки часть жира молока. Осадок К. дольше задерживается в желудке и полнее усваивается. Высокая питат. ценность молока и молочных продуктов в значит. мере обусловлена К. Используют К. для произ-ва красок, клеёв, искусств. волокон, пластиков.

КАЗУАРИ́НОВЫЕ, порядок (Casuarinales) и семейство (Casuarinaceae) двудольных растений. В единств. сем. 1 род — казуарина (*Casuarina*). Ок. 60 видов, гл. обр. в Австралии, часто растут в эвкалиптовых лесах, иногда образуют чистые насаждения вдоль побережья. Вечнозелёные деревья и кустарники. Листья редуцированы (чешуевидные, мутовчатые, б. ч. сросшиеся в зубчатое влагалище). Междоузлия членистые. Цветки в колосовидных соцветиях, мелкие, невзрачные, без околоцветника, однополые. Одно- или реже двудомные ветроопыляемые растения. Соплодия в виде маленьких шишечек, плоды сухие, крылатые. Казуриана прибрежная, или казуриана хвощелистная (*C. litorea*, или *C. equisetifolia*), и нек-рые др. виды культивируют как декоративные, в т. ч. в СССР (Закавказье). Нек-рые виды используют в странах Африки, Азии, Америки в насаждениях вдоль рек и каналов, для защиты полей, для облесения пустынь.

Казуарина прибрежная: *1* — ветвь с мужскими соцветиями на концах ассимилирующих побегов, женскими соцветиями в средней части ветви и пустыми деревянистыми соплодиями предыдущей вегетации в нижней части ветви; *2* — верхушечная часть сложного мужского соцветия с 3 простыми мутовчатыми соцветиями; *3* — тычиночный цветок; *4* — женское соцветие с длинными нитевидными лопастями рылец; *5* — пестичный цветок; *6* — плод с прозрачным крылом.

КАЗУАРООБРА́ЗНЫЕ (Casuariiformes), отряд бескилевых птиц. Ископаемые К. известны из плейстоценовых отложений. Ноги трёхпалые. Перья волосовидные. 2 семейства: казуары и эму. У казуаров (Casuariidae) на голове роговой вырост («шлем»), на шее голые участки ярко окрашенной и утолщённой кожи. Масса 80—90 кг. На недоразвитых крыльях длинные роговые стержни — остатки редуцированных маховых перьев. Внутренний палец с острым когтем, служащим для защиты. 3 вида, в тропических лесах Нов. Гвинеи и соседних о-вов и на С.-В. Австралии. Могут бегать со скоростью до 40 км/ч, вытянув вперёд голову, защищённую «шлемом», тогда как тело, прикрытое с боков роговыми стержнями, легко раздвигает заросли; хорошо плавают. Моногамы. В кладке 3—8 яиц, насиживает самец, птенцы выводкового типа. Питаются плодами, семенами, насекомыми. На Нов. Гвинее казуаров иногда содержат как домашнюю птицу (на мясо).

Шлемоносный казуар (*Casuarius casuarius*).

КАЙМА́НОВЫЕ ЧЕРЕПА́ХИ (Chelydridae), семейство черепах. Пластрон небольшой, крестообразный, хвост длинный (больше половины тела), покрытый, как голова и шея, шиповатыми чешуями. 2 рода, в каждом по 1 виду: каймановая черепаха (*Chelydra serpentina*), дл. панциря 30—35 см, масса 13—14 кг, иногда до 30 кг, и грифовая черепаха (*Macroclemys temminckii*), дл. панциря до 50 см, масса до 60 кг. Обитают в пресных водоёмах Сев. и Центр. Америки. В активном состоянии подвижны и агрессивны. Хищники, добычу подкарауливают из засады. Откладывают 20—40 яиц. Живут десятилетиями. Объект промысла. См. рис. 18 в табл. 44.

КАЙМА́НЫ, общее назв. 3 родов крокодилов сем. *аллигаторов*. От собственно аллигаторов отличаются наличием костного брюшного панциря.

КАЙНОЗО́Й, кайнозойская эра (от греч. kainós — новый и zōē — жизнь), третья эра фанерозоя. Следует за мезозоем, продолжается и в настоящее время. Начало по абс. исчислению 66±3 млн. лет назад. Включает палеогеновый, неогеновый и антропогеновый периоды. К.— эра завершения Альпийского цикла горообразования, неоднократных наступаний моря на сушу (трансгрессий) и отступания его (регрессий). Теплокровные (млекопитающие и птицы) господствуют на суше и в воздухе; происходит вторичный уход млекопитающих в воду и возникновение всех групп мор. млекопитающих, большинство к-рых существует поныне. В К. появляются и достигают своего расцвета приматы, из к-рых на рубеже неогена и антропогена выделяются древнейшие люди (архантропы). Расцвет насекомых. Формирование совр. растительности, расцвет покрытосеменных. В конце К.— оледенение на огромных территориях. Ранее К. делили на 2 периода: третичный и четвертичный. См. также *Геохронологическая шкала*.

● Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные, М., 1978.

КАЙНОФИ́Т (от греч. kainós — новый и ...*фит*), этап эволюции растит. покрова Земли, сменяющий мезофит; начинается в позднем мелу (по мнению нек-рых исследователей — в начале палеогена) и продолжается поныне. Характеризуется господством покрытосеменных растений, примерно совпадает с эпохой господства млекопитающих в наземных фаунах.

КАЙРОМО́НЫ (от греч. kairós — выгода, польза и hormáō — привожу в движение, возбуждаю), вещества, выделяемые организмом в окружающую среду и оказывающие специфич. действие на представителей др. видов. Вызывают адаптивные поведенч. или физиол. реакции. При этом К. могут быть вредны или опасны для отд. выделяющей их особи, но полезны на уровне популяции, осуществляя регуляцию её численности и т. п. Примерами К. служат пахучие выделе-

ния, привлекающие хищников или паразитов данного вида. Феромоны нек-рых видов животных могут одновременно играть роль К. Так, агрегационный феромон жука-короеда *Ips confusus* привлекает к нему хищника этого вида — жука *Enoclerus lecontei*.

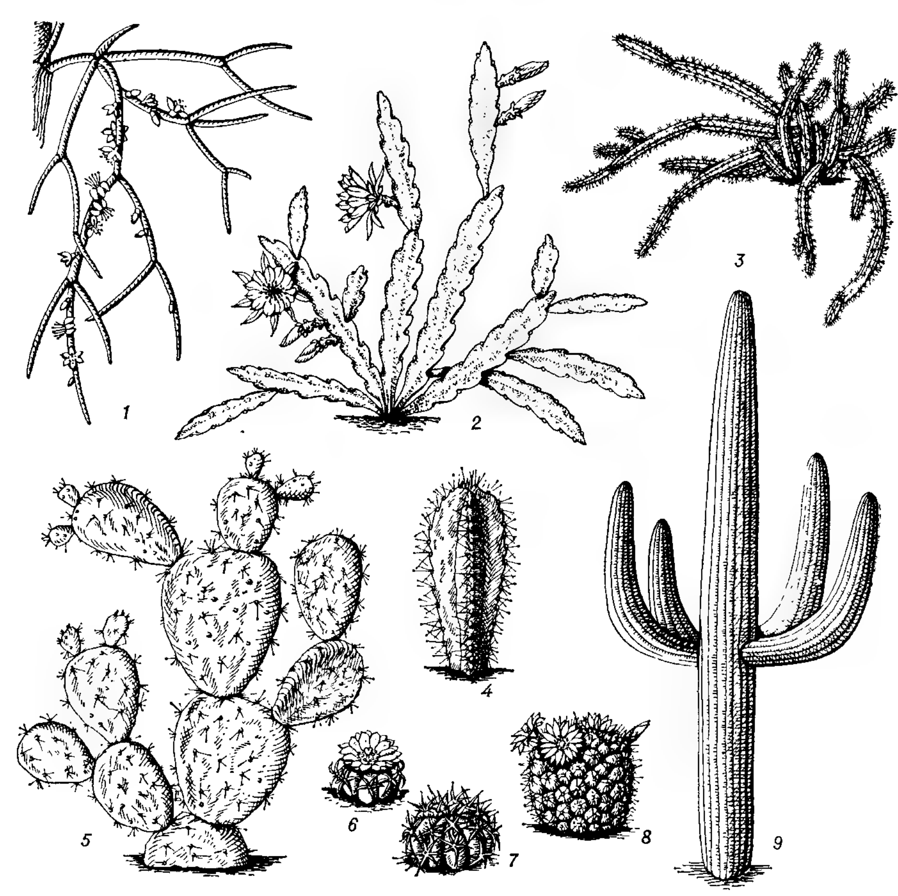
КА́ЙРЫ (*Uria*), род чистиковых. Дл. 40—48 см. 2 вида, на мор. побережьях Сев. полушария в умеренных и сев. широтах. Местами К.—осн. население птичьих базаров. Единств. яйцо откладывают чаще на открытом скалистом уступе. Яйца грушевидной формы (затрудняет скатывание с уступа) и варьирующей окраски (по-видимому, облегчает птицам узнавание своего яйца — при колониальном гнездовании на 1 м² может гнездиться 10—15 пар и более). Неумеренный промысел (сбор яиц, охота), гибель в рыболовных сетях и от загрязнения оперения нефтью привели к снижению численности и исчезновению ряда колоний. См. рис. 2 при ст. *Чистиковые*.

КАКАДУ́ (Kakatoeinae), подсемейство попугаеобразных. В отличие от др. попугаев имеют на голове хохол. 5 родов: чёрные К. (*Probosciger*), вороновые К. (*Calyptorhynchus*), шлемоносные К. (*Callocephalon*), какаду (*Kakatoe*) и *Plyctolophus*; 17 видов, распространены от Калимантана и Филиппинских о-вов до Австралии и Тасмании. Гнёзда в дуплах или расселинах скал. В кладке у крупных К. 2—3 яйца, у мелких 5—6. Нек-рые виды повреждают посевы. К. часто содержат в клетках. См. рис. 11—13 в табл. 47.

КАКА́О, дерево рода *теоброма* и продукт из его семян.

КАКОМИ́ЦЛИ (*Bassariscus*), род енотовых. Дл. тела 30—47 см, хвоста 31—53 см. Уши широкие, глаза большие, ноги короткие. Окраска жёлто-коричневая. 2 вида, в Сев. (на Ю. и Ю.-З.) и Центр. Америке: североамериканский К. (*B. astutus*) и центральноамериканский К. (*B. sumichrasti*), к-рый иногда выделяют в самостоят. род *Jentinkia*. Живут в скалистых местах, убежища в дуплах. Хорошо лазают по деревьям. Детёнышей 1—5, обычно 3—4. Легко приручаются; К. содержат в домах для ловли грызунов. См. рис. 1 при ст. *Енотовые*.

КА́КТУСО́ВЫЕ, кактусы (Cactaceae), семейство двудольных растений порядка гвоздичных. Многолетние травянистые, кустарниковидные, реже древовидные формы выс. от 2—5 см до 10—12 м. Стебли сочные, зелёные (осуществляют функции фотосинтеза и транспирации), колонновидные, шаровидные или иногда сплющенные и разделённые на членики (опунция), б. ч. густо покрытые колючками. На стеблях имеются рёбра или сосочки — видоизменённые основания листьев. Листья у большинства К. отсутствуют, у нек-рых редуцированы до очень мелких шиловидных образований (опунция) или чешуй (рипсалис — *Rhipsalis*); развитые листья есть лишь у перескии (*Pereskia*). Для К. характерны т. н. ареолы — видоизменённые пазушные почки, несущие колючки и волоски. Колючки имеют листовое происхождение и гомологичны почечным чешуям. Цветки одиночные, редко в верхушечных соцветиях (переския), часто крупные и ярко окрашенные. Околоцветник не дифференцирован на чашелистики и лепестки. Тычинки многочисленные (напр., у карнегии до 3500); гинецей из 3 или мн. плодолистиков; плоды ягодообразные, сочные, у мн. видов съедобные. Многие К. цветут поздно вечером или ночью. Опыляются насекомыми, птицами (в т. ч. колибри), редко — летучими мышами. Для фрайлеи (*Frailea*) известна клейстогамия. Ок. 160 (по др. данным, до 225) родов, ок. 3000 видов, в саваннах, тропич. и субтропич., б. ч. горных (до 4500 м), пустынях Америки; эпифитные К. растут в тропич. дождевых лесах Центр. и Юж. Америки. Рипсалис встречается в тропич. Африке, на о-вах Мадагаскар, Шри-Ланка, Маскаренских (по-видимому, занесены). Нек-рые К., гл. обр. опунции, натурализовались в Австралии, Индии, странах Средиземноморья, а также в СССР (юж. побережье Крыма и Кавказа). К. используют на их родине в пищу (плоды и мякоть стеблей), как топливо, как лёгкий строит. материал, для мед. целей (лофофора, селеницереус — *Selenicereus*). К.— декоративные оранжерейные и комнатные растения. Выведенные бесколючковые формы используют как кормовые растения.



Кактусы: *1* — рипсалис (*Rhipsalis*); *2* — эпифиллюм (*Epiphyllum*); *3* — селеницереус (*Selenicereus*); *4* — цереус (*Cereus*); *5* — опунция (*Opuntia*); *6* — лофофора (*Lophophora*); *7* — ферокактус (*Ferocactus*); *8* — маммилярия (*Mammilaria*); *9* — карнегия (*Carnegiea*).

● Дьяконов В. М., Курнаков Н. И., Кактусы и их культура в комнатных условиях, Л., 1953; Удалова Р. А., Вьюгина Н. Г., В мире кактусов, 2 изд., М., 1983; Лэм Э., Лэм Б., Кактусы, пер. с англ., М., 1984; Backeberg C., Die Cactaceae, Bd 1—6, Jena, 1958—62.

КАЛАМИ́ТОВЫЕ, порядок (Calamitales) и семейство (Calamitaceae) ископаемых членистостебельных растений класса хвощей. Многие К. имели древовидный облик, напоминая гигантские хвощи и достигали в высоту 20 м. В их стволах обычно находят вторичную ксилему. Стробилы К. изоспоровые или гетероспоровые, располагались на концах ветвей. Особенно часто встречаются продольноребристые слепки сердцевинных полостей К., по к-рым был описан род *Calamites*. Появились в раннем карбоне и вымерли в перми или начале триаса. Предки и потомки неизвестны. Руководящие ископаемые. См. рис. 3 в табл. 4А.

КАЛА́Н, камчатский бобр, морская выдра (*Enhydra lutris*), млекопитающее сем. куньих. Единств. вид рода. Один из самых крупных представителей семейства — дл. тела 100—150 см, хвоста 30—36 см. Приспособлен к жизни в воде. Передние конечности короткие, пальцы нерасчленённые, кисти и стопы превратились в ласты. Слуховые проходы и ноздри замыкаются при нырянии (под водой может быть до 45 мин.). Мех густой, шелковистый, тёмно-бурый, иногда почти чёрный. Линяет в течение всего года, более интенсивно — весной. Был распространён по побережью Тихого ок. от Калифорнии через Аляску, Алеутские о-ва, Камчатку до Японии включительно. Из за неумеренного промысла (ради ценного меха) к сер. 19 в. был почти истреблён на всём ареале. В результате принятых мер (начиная с Междунар. конвенции 1911, организации заповедника и т. д.) численность восстанавливается на всём ареале (по оценкам, 100—140 тыс. го-

лов), но он остаётся разорванным. Обитает на мор. побережьях, в тихую погоду и на ночь остаётся в море. Активен преим. днём. По суше передвигается медленно. Беременность 8—9 мес. Раз в 2 года самка рождает обычно 1 детёныша, зрячего, с молочными зубами. Питается К. морскими ежами, моллюсками, рыбой (ок. 40 видов). К.— важный компонент прибрежных биоценозов (контролирует численность мор. беспозвоночных, способствуя сохранению бурых водорослей). Осн. опасность для К.— загрязнение моря, особенно нефтью. Находится под охраной. 2 подвида в Красной книге СССР. См. рис. 13 при ст. *Куньи*.

КАЛАНИ́ДЫ (Calanoida), отряд (по др. системе — подотряд) веслоногих раков. Голова и грудь К. значительно длиннее узкого брюшка. Яйцевой мешок у самки один или отсутствует. Ок. 1200 мор. и 420 пресноводных видов. Исключительно планктонные; длинные антеннулы, перистые щетинки-вилочки и капли жира в полости тела позволяют К. «парить» в толще воды. По способу питания делятся на фильтраторов (преим. фитофагов) и хищников (обитающих в осн. в океане на больших глубинах). К. составляют осн. массу мор. мезопланктона (планктон Баренцева м. на 90% состоит из *Calanus finmarchicus*, содержащего буровато-красный жир и придающего воде на большой площади красноватый цвет). К. обладают высокой питательностью и служат осн. пищей мн. рыбам и усатым китам. См. рис. 4 при ст. *Ракообразные*.

КАЛАНХО́Е (*Kalanchoe*), род растений сем. толстянковых. Суккулентные многолетние травы, кустарники или кустарнички выс. от 10 см до 2 м (иногда до 5). Листья супротивные, сидячие или на коротком черешке, простые или перистые с гладким или зубчатым краем. В отличие от рода бриофиллюм (с к-рым К. нередко объединяют) не образуют придаточных почек на листьях. Цветки 4-членные, б. ч. прямостоячие, ярко окрашенные, в многоцветковом соцветии. Ок. 100 видов, на о. Мадагаскар, в тропиках Юж. Африки и Азии, 1 вид в тропич. Америке. Растут на каменистых, песчаных, иногда на гумусных почвах на выс. до 2500 м. Сок листьев К. дольчатого (*K. laciniata*) используется в Индии населением как лекарств. средство. Мн. виды, напр. К. Блоссфельда (*K. blossfeldiana*), К. длинноцветковое (*K. longiflora*), К. войлочное (*K. tomentosa*) и др., выращивают как декоративные.

КАЛГА́Н, 1) растение сем. розовых рода *лапчатка*. 2) Альпиния лекарственная, или галанга меньшая (*Alpinia officinarum*), растение сем. имбирных, произрастающее в тропиках Азии; корневища, экспортируемые в Европу, используются в медицине и как пряность.

КАЛЕ́НДУЛА (*Calendula*), род растений сем. сложноцветных. Полукустарники и травы с ветвистыми стеблями и цельными листьями. Св. 20 видов, гл. обр. в Средиземноморье (на В. до Ирана), а также в Центр. Европе; в СССР — 4 вида. Для К. характерна гетерокарпия. К. лекарственная, или ноготки (C. officinalis), издавна выращивается как декор. и лекарств. растение, а также для получения безвредного пищ. жёлтого красителя (для сыров и жира). См. рис. 6 в табл. 19.

КАЛИ́НА (*Viburnum*), род кустарников или небольших деревьев сем. жимолостных. До 200 видов, в умеренных и субтропич. поясах, гл. обр. в Евразии и Сев. Америке. В СССР — ок. 10 дикорастущих видов, ок. 40 (большинство родом из Китая и Японии) встречаются в культуре. Часто разводят К. обыкновенную (*V. opulus*) и К. гордовину (*V. lantana*); садовую форму К. обыкновенной со стерильными снежно-белыми цветками, собранными в шаровидное соцветие, наз. бульденеж (франц. boule de neige — снежный ком). Нек-рые К.— вечнозелёные, в т. ч. нередко разводимая К. лавролистная (*V. tinus*), хорошо выдерживающая подрезку. К. обыкновенная — лекарств. растение; у нек-рых видов плоды съедобны. К. съедобная (*V. edule*), растущая в СССР только на Чукотке,— в Красной книге СССР.

КАЛИЦИВИ́РУСЫ (*Calycivirus*), род РНК-содержащих вирусов сем. пикорнавирусов. Диам. вирусных частиц 35—40 нм. Вызывают болезни млекопитающих.

КА́ЛЛА, род растений, то же, что *белокрыльник*. В цветоводстве К. наз. виды африканского рода *Zantedeschia*.

КАЛЛИКРЕИ́НЫ, ферменты класса гидролаз из группы сериновых протеиназ; катализируют отщепление физиологически активных пептидов — кининов от неактивного белкового предшественника кининогена. Присутствуют в плазме крови и в тканях нек-рых железистых органов в виде неактивных предшественников к а л л и к р е и н о г е н о в, к-рые активируются трипсином, плазмином и фактором свёртывания крови (фактором Хагемана). Участие в активации компонентов системы свёртывания крови и фибринолиза указывает на взаимосвязь этих систем с калликреин-кининовой системой организма. Применяются в медицине.

КАЛЛИМИ́КО (*Callimico*), род игрунковых обезьян. Один вид — гельдиевая К. (*C. goeldii*). Волосяной покров буровато-чёрный, густой. Строение черепа и зубной системы (36 зубов) сближают К. с цепкохвостыми обезьянами. Обладает богатой мимикой. Обитает в дождевых лесах в верховьях Амазонки. Образ жизни дневной, древесный. Держится группами до 30 особей. Питается растениями и насекомыми, ловко охотится на небольших змей. Рождает 1 детёныша, первые 2 недели его выхаживает мать, затем отец. Малочисленна, в Красной книге МСОП.

КАЛЛИ́МЫ, б а б о ч к и - л и с т о в и д к и (*Kallima*), род бабочек сем. нимфалид. Крылья в размахе 60—80 мм. Неск. видов в тропиках Азии и Африки. Верх. сторона крыльев с яркими пятнами, нижняя — с рисунком в виде листовых жилок, верх. крыло заострено на вершине, а нижнее имеет небольшой «хвостик», имитирующий черешок листа, поэтому бабочка, сидящая со сложенными крыльями на ветке, по форме и окраске схожа с засохшим листом (классич. пример мимикрии).

КАЛЛИФОРИ́ДЫ, п а д а л ь н ы е м у х и (Calliphoridae), семейство круглошовных короткоусых. Дл. 5—16 мм. Св. 900 видов, распространены широко, наиб. обильны в тропиках и субтропиках, отд. виды заходят далеко на север. В СССР — ок. 100 видов. Взрослые К. питаются на цветках, разлагающихся органич. остатках. Личинки – паразиты разл. животных, в т. ч. др. насекомых (*Stomorhina lunata* паразитирует в кубышках саранчовых), или развиваются в экскрементах, трупах, гниющем мясе и т. д., напр. падальная муха (*Cynomyia mortuorum*). Мн. синантропные виды К. могут переносить возбудителей кишечных инфекций и яйца гельминтов.

Падальная муха.

КА́ЛЛИХТОВЫЕ (Callichthyidae), семейство рыб отр. сомообразных. Дл. до 7—8 см, тело высокое, по бокам 2 ряда черепицеобразных костных пластинок. На верх. челюсти 1 или 2 пары усиков. В передней части жирового плавника крупная колючка. Неск. родов, ок. 30 видов, в тропич. пресных водах Юж. Америки и на о. Тринидад. Обитают в мелких водоёмах, часто в условиях недостатка кислорода. К. свойственно кишечное дыхание: рыба захватывает ртом на поверхности пузырёк воздуха, газообмен осуществляется через стенки кишечника. Питаются мелкими беспозвоночными. Нерест в период дождей. Плодовитость 200—250 икринок. Нек-рые К. строят шарообразные гнёзда из растений, но большинство откладывает икру в ямки, выложенные остатками растений. К. часто содержат в аквариумах. См. рис. 1, 2 при ст. *Сомообразные*.

КА́ЛЛЮС, к а л л у с (от лат. callus — толстая кожа, мозоль), ткань, образующаяся у растений на месте поранений и способствующая их заживлению. Состоит из б. или м. однородных паренхимных клеток, начало к-рым даёт раневая меристема. Элементы К. мало дифференцированы, однако вблизи его поверхности наблюдают рост, обусловленный активностью меристематич. клеток. Впоследствии в К. возможна дифференциация его элементов и образование флоэмы, ксилемы и др. тканей. В К. могут закладываться придаточные корни и почки. Наруж. клетки К. опробковевают. К. возникает и при прививках, обеспечивая срастание привоя с подвоем, в основании черенков. Его используют для получения культуры изолиров. тканей.

КАЛОЕ́ДЫ (*Onthophagus*), род жуков сем. пластинчатоусых. Дл. 5—15 мм. Тело округлое, выпуклое, самцы часто с рогами на голове и иногда с выростами на переднеспинке. Ок. 1500 видов, преим. в тропиках Африки и Азии; в СССР — ок. 70 видов. Выкапывают норки, в к-рые откладывают по одному яйцу, набивают в них навоз для питания личинок. К. полезны как санитары и почвообразователи (неск. видов специально интродуцированы из Африки в Австралию для утилизации помёта на пастбищах), нек-рые виды — промежуточные хозяева гельминтов домашних животных.

Калоед-бык (*Onthophagus taurus*).

КАЛО́ТЫ (*Calotes*), род ящериц сем. агамовых. Тело стройное, дл. обычно до 45 (редко до 65) см. Голова короткая, конечности и хвост длинные. Вдоль спины —гребень из увеличенных роговых чешуй. У самцов есть горловой мешок. Нек-рые способны быстро менять окраску. Ок. 30 видов, в Юж. и Юго-Вост.

Азии. Ведут древесный и полудревесный дневной образ жизни. Питаются гл. обр. насекомыми. Наиб. известен т. н. кровосос (*C. versicolor*), распространённый гл. обр. в Индии (туловище у самцов в период размножения становится красным — отсюда назв.).

КАЛУ́ГА (*Huso dauricus*), рыба рода белуг. Первая спинная жучка, в отличие от белуги, у К. наибольшая. Дл. до 5,6 м, обычно 1,5—2,5 м, масса до 800—1000 кг, обычно 150—400 кг. 2 формы: полупроходная (на нерест из лимана заходит в Амур) и речная (постоянно живёт в Амуре). Встречается также в нек-рых озёрах Д. Востока. Молодь питается бентосом, взрослые — рыбой. Во время хода в Амур тихоокеанских лососей питается преим. ими. Нерест в мае — июне. Плодовитость от 600 тыс. до 4 млн. икринок. Живёт до 50 лет. Ценная рыба. Численность сократилась, поддерживается разведением. В Красной книге МСОП.

КАЛЬМА́РЫ (Teuthida), отряд головоногих моллюсков. Возникли предположительно в позднем мезозое, расцвет К.— в неогене. Дл. туловища от 2 см до 5 м; дл. тела (вместе со щупальцами) гигантских К. (*Architeuthis*) 6—13 м, иногда до 18 м, масса до 300 кг, возможно до 1 т. Тело обычно удлинённое, веретеновидное. На голове 8 рук и 2 щупальца, к-рые у части видов утрачиваются на стадии личинки или в период полового созревания. Присоски рук в 2, щупалец — в 4 и более рядов. Скелет—узкая роговая пластинка (гладиус). У всех видов есть радула и чернильный мешок. Мелководные К. меняют окраску, глубоководные — почти прозрачные или однотонные. У мн. видов — органы свечения. 25 сем., св. 85 родов, св. 250 видов, от Арктики до Антарктики, у дна и в толще воды. В СССР — ок. 20 родов, св. 30 видов, в сев. и дальневост. морях. Яйца в слизистых капсулах, откладываются на дно или в толщу воды, иногда вымётываются в воду поодиночке. Нек-рые К. совершают дальние нагульные и нерестовые миграции. Нектонные и нектобентосные К.— активные стайные хищники, планктонные — малоподвижные макропланктофаги. К.— осн. пища кашалотов и нек рых др. китообразных, а также мн. рыб, мор. птиц и ластоногих. Мн. виды К.— объект промысла. Источник сырья для фармацевтич. пром-сти. См. рис. 31 в табл. 31.

● З у е в Г. В., Н е с и с К. Н., Кальмары (Биология и промысел), М., 1971.

КАЛЬЦЕФИ́ЛЫ (от лат. calx, род. падеж calcis — известь и ...*фил*), к а л ь к о ф и т ы, растения, обитающие преим. на щелочных почвах (богатых кальцием), а также в местах выхода известняков, мергелей, мела и т. д.: ветреница лесная (*Anemone sylvestris*), таволга шестилепестная (*Filipendula vulgaris*), лиственница европейская (*Larix europaea*) и др. На кислых почвах эти растения страдают, вероятно, от свободных ионов железа, марганца, алюминия. Ср. *Кальцефобы*. См. также *Базофильные организмы*.

КАЛЬЦЕФО́БЫ (от лат. calx, род. падеж calcis — известь и греч. phóbos — боязнь), растения, избегающие известняковых почв. Строгие К. при содержании в почве HCO_3^- и Ca^{2+} образуют в корнях большие кол-ва соединений, оказывающих тормозящее влияние на их рост. Способны связывать ионы тяжёлых металлов, избыток к-рых в кислых почвах не вредит им. К К. относятся торфяные мхи, из злаков — лерхенфельдия извилистая (*Lerchenfeldia flexuosa*) и др.

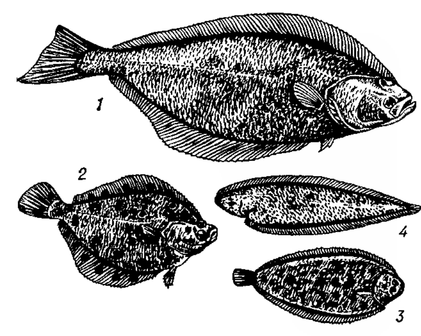
КАЛЬЦИТОНИ́Н, т и р о к а л ь ц и т о н и н, гормон позвоночных, регулирующий обмен кальция (Са) и фосфора (Р) в организме. У рыб, земноводных, пресмыкающихся и птиц вырабатывается ультимобранхиальными тельцами, у млекопитающих — С-клетками щитовидной железы. По химич. природе — полипептид, содержащий 32 аминокислотных остатка; мол. м. ок. 3600. Осн. орган-мишень К.— костная ткань. К. тормозит резорбцию Са из костной ткани, что сопровождается понижением содержания Са (гипокальциемия) и Р (гипофосфатемия) в плазме крови. Это особенно важно в периоды повышенной потребности организма в Са (рост костей у молодых животных, беременность и лактация у млекопитающих, откладывание яиц у птиц). Секреция К. зависит от содержания Са в плазме крови: увеличение Са в крови усиливает, а уменьшение подавляет секрецию К. Нормальный уровень К. в плазме крови человека 0,002—0,4 нг/мл. К.— антагонист *паратирина*. Препараты К. применяются в медицине.

КАЛЬЦИФЕРО́ЛЫ, в и т а м и н D, группа жирорастворимых соединений, обладающих антирахитич. действием; производные стеринов. Наиб. важны эргокальциферол (витамин D_2) и холекальциферол (витамин D_3). Первый получают синтетически, облучением эргостерина (провитамина D_2), второй образуется в организме (в коже) животных и человека из 7-дегидрохолестерина (провитамина D_3) под действием УФ-лучей. Осн. источник К.— жир печени рыб, китов и др. мор. животных, облучённые дрожжи. К. регулируют обмен кальция и фосфора (необходимы для всасывания Са и Р в кишечнике, их реабсорбции в почках и мобилизации из костной ткани). Недостаток витамина D ведёт к нарушениям минерализации скелета (рахиту и размягчению костной ткани), избыток — к повышению содержания Са в крови и отложению его в мягких тканях (D-гипервитаминоз). Суточная потребность взрослого человека 2,5 мкг, детей — 12,5 мкг. Применяют в медицине.

Эргокальциферол (витамин D_2).

КА́МБАЛОВЫЕ (Pleuronectidae), семейство рыб отр. камбалообразных. Дл. от 10 см до 4,7 м, масса до 330 кг. Тело сильно сжато с боков, высокое. Наиб. крупные представители — палтусы. Оба глаза обычно на правой стороне. Безглазая сторона, как правило, светлая, глазная — ярко окрашена, часто с пятнами и полосами. Спинной и анальный плавники длинные (при помощи их волнообразных движений осуществляется локомоция), брюшные — впереди грудных. Св. 40 родов, ок. 100 видов, распространены широко, наиб. разнообразны в басс. Тихого ок.; в СССР св. 40 видов, во всех морях, кроме Аральского, Каспийского и Лаптевых. Прибрежные мор. рыбы, нек-рые заходят в реки. Взрослые К. ведут придонный образ жизни. Способны изменять рисунок и окраску глазной стороны в зависимости от цвета и рисунка дна. Питаются рыбой и беспозвоночными. Нерест весной, у берегов. Плодовитость от неск. сотен тысяч до 13 млн. икринок. Икра обычно пелагическая, развивается от неск. дней до неск. месяцев. Личинки К. прозрачные, обладают двухсторонней симметрией. По мере развития опускаются в более глубокие слои воды, претерпевая метаморфоз. К.— важный объект промысла.

КАМБАЛООБРА́ЗНЫЕ (Pleuronectiformes), отряд костистых рыб. Известны с эоцена. Тело у взрослых плоское, асимметрично сжатое, дл. от 6 см до 4,7 м,



Камбалообразные: *1* — обыкновенный, или белокорый, палтус (*Hippoglossus hippoglossus*); *2* — морская камбала (*Pleuronectes platessa*); *3* — морской язык обыкновенный (*Solea vulgaris*); *4* — циноглосса южноамериканская (*Cynoglossus marleyi*).

масса от неск. граммов до 330 кг. 6—7 лучей жаберной перепонки. Плават. пузырь отсутствует. Колючек в плавниках обычно нет. Брюшные плавники чаще из 5—6 лучей. Чешуя циклоидная или ктеноидная. Оба глаза на одной стороне тела; череп, парные плавники, рот, нервы, внутренности асимметричны. 7 сем., в т. ч. камбаловые, ботусовые (Bothidae) и 2 сем. морских языков; ок. 115 родов, 500 видов, во всех океанах от Арктики до Субантарктики. В СССР: на Д. Востоке — 25 видов, в Баренцевом и Белом морях — 9, в Чёрном — 6, в Балтийском — 4, в Арктике — 1 вид. Обитают преим. на мелководьях, нек-рые заходят в реки. Донные рыбы, ко дну обращена непигментированная, «слепая» сторона тела. Питаются зообентосом. Крупные виды (палтусы и др.) — хищники. Многие К.— важный объект промысла.

КА́МБИЙ (от позднелат. cambium — обмен, смена), однорядный слой клеток образовательной ткани, за счёт к-рого осуществляется вторичное утолщение стеблей и корней голосеменных и двудольных растений. Пучковый К. отделяет внутрь от себя клетки, дифференцирующиеся в элементы вторичной ксилемы (древесины), а наружу — клетки, дифференцирующиеся в элементы вторичной флоэмы (луба). Клетки т. н. межпучкового К. образуют паренхимные клетки лучей, разделяющих проводящие пучки. У растений с активным вторичным утолщением клетки К. двух типов: длинные, веретеновидные, и короткие, собранные в продольные тяжи, образую-

щие лубодревесинные лучи. К. наз. ярусным, если на продольных срезах окончания веретеновидных клеток находятся на одном уровне, и неярусным, если они расположены беспорядочно. См. рис. при ст. *Стебель*.

КАМБИФО́РМ, веретеновидные паренхимные элементы флоэмы обычно травянистых растений, по форме напоминающие камбиальные клетки, от к-рых они произошли.

КАМЕ́ДИ, г у м м и, полисахариды или их смеси, выделяющиеся в виде вязких растворов и застывающие в стекловидную массу при механич. повреждении или инфекц. поражении тканей растений. Образуются в многоклеточных секреторных системах (слизевые ходы, желёзки). К.— гетерополисахариды, в состав к-рых, кроме нейтральных моносахаридов, входит обычно одна или неск. уроновых к-т; структурно напоминают пектиновые вещества и гемицеллюлозы. Нек-рые К. (гуммиарабик, трагакантовая К., добываемая из нек-рых видов астрагала, вишнёвая К.) получают в значит. кол-вах и используют в пищ. и фармацевтич. пром-сти, в произ-ве бумаги, для изготовления клеёв.

КАМЕ́ЛИЯ (*Camellia*), род вечнозелёных деревьев и кустарников сем. чайных. Цветки одиночные, б. ч. белые или красные. Ок. 80 видов, в Юго-Вост. Азии, Китае и Японии. К. японскую (*C. japonica*) — кустарник с белыми или красными простыми и махровыми цветками, разводят как декор. растение, в СССР — в Юж. Крыму и на Черномор. побережье Кавказа, а также в комнатах и оранжереях. Из листьев японо-китайской К. сасанква (*C. sasanqua*) получают эфирное масло, содержащее 97% эвгенола. Иногда в род К. включают *чайный куст*.

КА́МЕНКИ (*Oenanthe*), род дроздовых. Дл. 14—18 см. 18 видов, в Европе, Африке, Азии (исключая тропики), 1 вид встречается и в арктич. поясе Сев. Америки; в СССР — 8 видов: каменка (*O. oenanthe*), распространённая очень широко, К.-плясунья (*O. isabellina*), в степях и высокогорьях, плешанка (*O. pleschanka*), в степях от Днестра до Байкала, и др. Обитают К. в арктич. каменистой тундре, высокогорных лугах на выс. до 4500 м, в сухих степях и пустынях, на выгонах и пустырях. Перелётные птицы. Гнездятся в расселинах скал и обрывов, на земле и в норах грызунов. Насекомоядные.

КАМЕННОУ́ГОЛЬНЫЙ ПЕРИ́ОД, к а р б о н (от лат. carbo, род. падеж carbonis — уголь), пятый период палеозоя. Следует за девонским, предшествует пермскому периоду. Начало по абс. исчислению 345 ± 10 млн. лет, конец — 280 ± 10 млн. лет назад, длительность — 65 ± 10 млн. лет. Для К. п. характерны мелкие моря на совр. материках, периодич. затопления и осушения больших территорий, возникновение гор Тянь-Шаня, Урала, в Казахстане, Зап. Европе, Сев. Америке. Климат на обширных территориях влажный, тёплый, хотя были р-ны с умеренным, а временами и суровым климатом.

В морях широко распространены фораминиферы (особенно крупные фузулиниды), четырёхлучевые кораллы, плеченогие (особенно спирифериды и продуктиды), мшанки, иглокожие (бластоидеи, морские лилии, морские ежи), моллюски (особенно аммоноидеи). Появились первые белемноидеи. Из позвоночных господствуют рыбы. Одновременно шло вымирание нек-рых групп беспозвоночных.

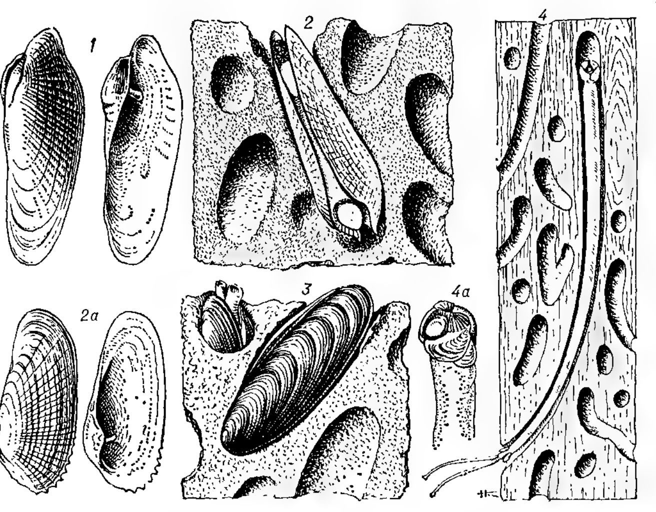
На суше — леса с преобладанием споровых растений (плауновидных, членистостебельных, прапапоротников, папоротников) и голосеменных (семенных папоротников, кордаитовых, первых хвойных растений). В конце периода появляются глоссоптериды, распространённые в Гондване. Устанавливается чёткая геогр. поясность с экваториальным поясом, разделившим северный (Сев. Азия) и южный (Гондвана) внетропич. пояса. В Гондване известны следы оледенения. В болотах и прибрежных участках мелких морей в массе накапливались растит. остатки, давшие значит. залежи кам. углей (отсюда назв. периода). Богаче стала наземная фауна. Известны наземные скорпионы, сольпугоподобные, пауки, лёгочные брюхоногие моллюски, крылатые насекомые (палеодиктиоптеры достигают почти 100 см в размахе крыльев). Из позвоночных господствуют земноводные (лабиринтодонты); примерно в середине К. п. появились первые пресмыкающиеся (котилозавры и пеликозавры). См. *Геохронологическая шкала*. См. табл. 4А.

КАМНЕЛО́МКА (*Saxifraga*), род многолетних, редко однолетних трав или полукустарничков сем. камнеломковых. Листья б. ч. в розетке, у мн. видов с желёзками, выделяющими известь. Цветки в щитковидном или метельчатом соцветии, редко одиночные, у мн. видов строго протандричные; опыляются насекомыми, у нек-рых видов — самоопыление. Размножение семенами, корневищем или пазушными луковичками. Ок. 350 видов, в умеренном и холодном поясах Сев. полушария, а также в Андах; в СССР — ок. 130 видов, гл. обр. в альп. поясе гор и в Арктике, растут часто в трещинах скал (отсюда назв.). Наиб. распространены К. болотная (*S. hirculus*), К. точечная (*S. punctata*). Мн. виды разводят как декоративные в садах и комнатах. 3 вида в Красной книге СССР.

Камнеломка супротивнолистная.

КАМНЕЛО́МКОВЫЕ, порядок (Saxifragales) и семейство (Saxifragaceae) двудольных растений. Порядок К. родствен диллениевым и, вероятно, имеет общее с ними происхождение. Исходная группа для многих других порядков. Деревья, кустарники и травы. Цветки б. ч. обоеполые, правильные, обычно с двойным околоцветником. Гинецей апокарпный или ценокарпный. Семена с маленьким прямым зародышем и обильным эндоспермом. Ок. 20 сем.: росянковые, толстянковые, кунониевые (Cunoniaceae), эскалониевые (Escaloniaceae), крыжовниковые (Grossulariaceae), гидрангиевые (Hydrangeaceae), питтоспоровые (Pittosporaceae) и др. В сем. К.— травы, иногда полукустарнички. Цветки б. ч. 5-членные, обычно протандричные. Гинецей из 2—5 сросшихся внизу плодолистиков. Плод — коробочка. Ок. 600 видов (30 родов), гл. обр. в умеренном и холодном поясах Сев. полушария, неск. видов в умеренном поясе Юж. полушария и горах тропиков; в СССР — ок. 170 видов из 5 родов: камнеломка, селезёночник, бадан и др.

КАМНЕТО́ЧЦЫ, группа морских двустворчатых моллюсков, способных протачивать ходы в твёрдых породах. Высокоспециализир. формы, к-рые приспособились к обитанию в этих ходах. Раковина крепкая, сложной формы, покрытая острыми, снабжёнными шипами и бугорками рёбрами. Створки без замка, скреплены только двумя мышцами, это делает раковину К. подвижной и вместе со скульптурой створок способной механич. трением сверлить грунт. Короткая нога служит для прикрепления к стенкам хода во время сверления. Группу К. составляют в осн. моллюски из сем. Pholadidae (фолады), а также нек-рые роды из сем. Gastrochaenidae, Hiatellidae, Mytilidae (морские финики) и др. Распространены в Сев. полушарии, от арктич. до тропич. морей. В СССР — 10 видов К.: в сев. морях — *Hiatella arctica*, в Чёрном и Азовском — *Pholas dactylus* и *Barnea candida*, в дальневост. морях — 7 видов. Обитают от уреза воды до глуб. 500 м, в ходах (глуб. до 30 см), просверлённых ими в известняке, песчанике, мраморе, твёрдых глинах, кораллах, гнейсах, бетоне и др. субстрате,



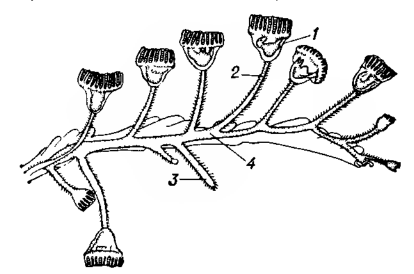
Моллюски камнеточцы: *1* — раковина морского сверла (*Pholas dactylus*); *2* — белая барнеа (*Barnea candida*) в грунте, *2а* — её раковина; *3* — обыкновенный морской финик (*Lithophaga lithophaga*) в камне; *4* — корабельный червь (*Teredo navalis*) в дереве, *4а* — передний конец тела моллюска со «сверлом».

к-рый может быть твёрже их раковины. Число ходов на 1 м² до неск. тысяч. Обитают в воде с солёностью не ниже 10‰, выдерживают врем. опреснение. Могут причинять ущерб прибрежным и гидротехнич. сооружениям, вызывать оползни и осадку грунта.

КАМНЕША́РКИ (*Arenaria*), род птиц сем. ржанковых. Дл. ок. 25 см. Клюв крепкий, клиновидный — в поисках корма (насекомых, червей и т. п.) переворачивают клювом камешки (отсюда назв.) и выбросы водорослей. 2 вида. Камнешарка (*A. interpres*), на мор. побережьях на С. Евразии и Америки, в СССР — от Балтийского и Баренцева морей до Берингова.

КА́МПОС, кампус (от португ. campo — поле, открытое место), тип саванны, распространённый в Юж. Америке, в осн. в центр. части Бразильского плоскогорья. В области с кол-вом осадков более 1300 мм в год развивается облесённая саванна (К.-серрадос), где в богатом видами растит. покрове доминирует древесно-кустарниковый ярус (гл. обр. низкорослые формы вечнозелёных пород с корневой системой, достигающей постоянно влажного почвенного горизонта — кажу и др.). В травостое доминируют жестколистные дерновинные злаки (виды проса, бородача, аристиды). Там, где осадков меньше, К. представляют собой высокотравную саванну с незначит. долей участия деревьев и кустарников (К.-лимпос).

КАМПТОЗО́И, внутрипорошицевые мшанки (Kamptozoa), тип низших червей. Некоторые зоологи сближают К. с мшанками. Сидячие одиночные или колониальные морские и пресноводные формы. Тело чашевидное, дл. от 1 мм до 1 см, с венчиком



Часть колонии *Pedicellina cernua*: *1* — тело зооида (виден кишечник); *2* — стебелёк; *3* — стебелёк сброшенного зооида; *4* — столон колонии.

мерцательных щупалец, окружающих рот, имеют сдвинутый на спинную сторону анус (порошицу). Прикрепляется к субстрату стебельком. Полость тела заполнена паренхимой. Кишечник подковообразный. Органы выделения — протонефридии. Кровеносной и дыхат. систем нет. Между ртом и анусом — нервный ганглий. Раздельнополы или гермафродиты. У ряда форм наблюдают почкование и образование колоний. Личинка напоминает трохофору и личинки мшанок; претерпевает сложный метаморфоз. В типе 1 класс, ок. 60 видов, во всех морях; в СССР — св. 15 видов в сев. морях, 2 вида в Чёрном и Азовском. Обитают в прибрежной полосе, нек-рые — на глуб. до 300 м. Питаются детритом и фитопланктоном.

КА́МФОРА, $C_{10}H_{16}O$, монотерпеновый кетон, входящий в состав эфирного масла камфорного лавра (*Cinnamomum camphora*), деревьев хвойных пород, базилика, полыни и др. Используют в медицине (стимулирует дыхание и кровообращение, усиливает обменные процессы в сердечной мышце), а также в пром-сти как пластификатор (в произ-ве целлулоида и киноплёнки), как флегматизатор (добавка, придающая устойчивость при хранении) бездымного пороха. Сырьём для получения К. в СССР служит скипидар.

КАМЧА́ТСКИЙ КРАБ (*Paralithodes camtschatica*), десятиногое ракообразное из сем. крабоидов (Lithodidae), близкого к ракам-отшельникам. По внеш. виду похож на настоящего краба (отсюда назв.). Карапакс сердцевидной формы, его ширина у нек-рых самцов до 26 см, у самок он меньше. Последняя пара грудных ног укорочена, подогнута под боковые крышки карапакса и служит для очистки жабр. Брюшко подогнуто под задние свободные грудные сегменты (как у настоящих крабов), но покрыто многочисл. щитками, в расположении к-рых у самок наблюдается асимметрия. Встречается в Японском, Охотском и Беринговом морях, наибольшие скопления — у Зап. Камчатки, где в осн. и ведётся промысел. В 1961—69 К. к. был интродуцирован в Баренцево м., имеются данные об успехе акклиматизации. См. рис. 16 при ст. *Ракообразные*.

КАМЫ́Ш (*Scirpus*), род многолетних, реже однолетних трав сем. осоковых. Цветки обоеполые, часто протогиничные, в колосках, собранных в сложные соцветия, реже — одиночных. Св. 250 видов, по всему земному шару, нек-рые широко распространены в умеренном поясе Сев. полушария. Растут по избыточно увлажнённым местам и в воде. В СССР — ок. 25 видов. К. озёрный, или куга (*S. lacustris*), часто образует обширные заросли на глуб. до 1 м и более. Размножается гл. обр. корневищами, а также семенами, цветёт летом. Стебли (выс. до 2,5 м) пригодны для изготовления плетёных изделий, как упаковочный, теплоизоляционный и строит. материал. Камышом часто неправильно наз. тростник.

КАМЫ́ШЕВКИ, мелкие птицы сем. славковых, относящиеся к ряду родов: *Acrocephalus*, *Cettia*, *Tribura* и др. Распространены в Евразии и Африке; в СССР — во всех зонах, кроме тундры, гл. обр. род *Acrocephalus*. Многие К. обитают в зарослях кустарника, в тростнике по берегам водоёмов, реже в лесах или садах. Нек-рые красиво поют. См. рис. 5 при ст. *Гнездо*.

КАМЫ́ШНИЦЫ (*Gallinula*), род птиц сем. пастушковых. У самцов красная бляшка на лбу. Хорошо плавают, хотя на пальцах только узкие кожистые оторочки. 3 вида; всесветно, кроме Австралии. Широко распространена камышница (*G. chloropus*), обитающая в СССР на Ю. Европ. части, Кавказе, в Ср. Азии, Казахстане, на Ю. Зап. Сибири, а также на Ю. Приморья. Дл. до 14 см. Селится на небольших озёрах с богатой водной растительностью. В кладке 5—11 яиц. В осн. растительноядная. 2 подвида в Красной книге МСОП.

КАМЫШО́ВАЯ КО́ШКА, хаус (*Felis chaus*), млекопитающее рода кошек. Дл. тела 56—94 см, хвоста 21—30 см. На ушах короткие кисточки. Окраска жёлто-буроватая, однотонная, низ более светлый. Распространена в сев.-вост. Африке, Азии (исключая северную её часть) и лишь заходит на Ю.-В. Европы; в СССР — в низовьях Волги, на зап. побережье Каспийского м., в долинах рек Ср. Азии. Живёт в зарослях камыша и кустарников. Мех малоценный. Вредит охотничьему х-ву. См. рис. 4 при ст. *Кошачьи*.

КАНАВА́ЛИЯ (*Canavalia*), род растений сем. бобовых. Ок. 50 видов в субтропич. и тропич. поясах, гл. обр. в Америке и Африке. Возделывают 2 вида: К. палашевидную (*C. gladiata*) — в странах Юж. Азии, и К. мечевидную (*C. ensiformis*) — в странах Юж. Америки (введена в культуру неск. тысячелетий назад). В пищу употребляют незрелые бобы и семена (в зрелом состоянии они содержат ядовитую аминокислоту канавалин, вызывающую отравление).

КАНАРЕ́ЕЧНИК (*Phalaris*), род однолетних или многолетних трав сем. злаков. Ок. 40 видов в умеренных поясах обоих полушарий. Наиб. известен К. канарский (*P. canariensis*), произрастающий в зап. Средиземноморье; в СССР

Канареечник: *1* — канареечник канарский, *1а* — детали цветка, *1б* — колосок; *2* — канареечник тростниковидный, *2а* — колосок.

культивируется как кормовое растение. Плоды его — корм для комнатных птиц (т. н. канареечное семя). В Европе, Азии, Сев. и Юж. Америке, в СССР — повсеместно, кроме крайнего юга, растёт К. тростниковидный, или двукисточник (*P. arundinacea*), многолетнее кормовое растение с длинными, ползучими корневищами. Введён в культуру недавно.

КАНАРЕ́ЕЧНЫЙ ВЬЮРО́К (*Serinus serinus*), птица сем. вьюрковых, близкий родич канарейки. Дл. в среднем 11,5 см. У самца, окрашенного ярче самки, горло, грудь и надхвостье жёлтые, спина зеленоватая, с пестринами. В Европе (к Ю. от Северного и Балтийского морей), в Сев. Африке и М. Азии; в СССР активно расселяется от зап. границ к В., достиг Ленинградской, Минской, Киевской областей и Молдавии. Селится в садах и парках, в Карпатах — в горных лесах. Гнёзда на деревьях. См. рис. 11 при ст. *Вьюрковые*.

КАНАРЕ́ЙКА (*Serinus canaria*), птица сем. вьюрковых. Дл. в среднем 12,5 см. Оперение сверху серо-зелёное, снизу жёлто-зелёное, у самцов более яркое. В естеств. условиях распространена на о. Мадейра, Азорских и Канарских о-вах (отсюда назв.). В 16 в. завезена в Европу и стала родоначальником многочисленных пород певчих и декор. К. разл. окраски (белой, жёлтой и ярко-красной) и экстерьера (хохлатых, горбатых, курчавых). Песня дикой К. довольно разнообразна. В песнях певчих К. различают до 10 колен, гармонично связанных друг с другом. В 19 в. в центр. губерниях России существовало любительское разведение К. Используя способность К. к звукоподражанию, молодых

К. для обучения пению подсаживали к хорошо поющим птицам.

КАНАРИУМ (*Canarium*), род растений сем. бурзеровых (*Burseraceae*) порядка рутовых. Деревья с крупными перистыми листьями. Цветки б. ч. мелкие, обоеполые или однополые, в метельчатом соцветии. Плод костянковидный. Ок. 150 (по др. данным, 75) видов, преим. в тропиках Азии, а также Африки и Австралии, 1 вид — в Вест-Индии. Растут во влажных тропич. лесах, по берегам рек и морей; нек-рые К. имеют досковидные корни. Похожие на круп. маслины плоды К. белого (*C. album*) и К. чёрного (*C. nigrum*) идут в пищу. Семена ряда видов используют как орехи и для получения масла. Мн. К. дают смолы (т. н. чёрная даммара и элими), используемые для произ-ва лаков. Нек-рые виды — источники ценной древесины.

КАНДЫК (*Erythronium*), род травянистых луковичных растений сем. лилейных. Стебель чаще невысокий (10—30, редко до 60 см), с двумя одноцветными или пятнистыми листьями у основания стебля и одним или неск. поникающими цветками, розово-пурпуровыми, жёлтыми или белыми, с отогнутыми кверху лепестками. Ранневесенние эфемероиды горных лесов, растущие от предгорий до пояса альп. лугов. Ок. 25 видов, преим. в горных р-нах Сев. Америки, а также в Евразии; в СССР — 4 вида, на Кавказе и в Юж. Сибири. Луковицы нек-рых видов используют в пищу и как лекарств. средство. Декоративные. К. кавказский (*E. caucasicum*), К. японский (*E. japonicum*), К. собачий зуб (*E. dens-canis*) — в Красной книге СССР.

КАНИФОЛЬ (от назв. др.-греч. города Колофон в М. Азии), стеклообразное вещество, входящее в состав смолистых веществ хвойных деревьев. Осн. компоненты К.: смоляные к-ты (80—92%), насыщенные и ненасыщенные жирные к-ты (0,5—12%), неомыляемые соединения (8—20%). Лучшие сорта К. получают отгонкой скипидара из очищенной живицы. К. и её производные применяют для проклейки бумаги и картона, в произ-ве электроизоляц. мастик, в качестве флюса при лужении и пайке металлов, а также для натирания смычков струнных инструментов.

КАННА (*Canna*), единственный род растений сем. канновых (*Cannaceae*) порядка имбирных. Крупные травы, часто с клубневидным корневищем и широкими листьями. Цветки асимметричные, крупные, ярко окрашенные, в кистевидном или метельчатом соцветии. Тычинки превращены в лепестковидные стаминодии, только одна из них наполовину фертильная (с половиной пыльника). Ок. 50 (по др. данным, 25) видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. Америке, 1 — в Африке, неск. видов — в тропич. Азии. К. съедобную (*C. edulis*) возделывают в Австралии, Юж. Африке, на Гавайских о-вах ради содержащегося в корневищах крахмала. В СССР только в культуре как декор. растения. Многочисл. сорта (ок. 1000) — сложные гибриды неск. видов — объединяют под общим назв. К. садовая (*C.× generalis*, *C.× hortensis*). К. индийскую (*C. indica*) культивируют в Европе в оранжереях, нек-рые сорта — в открытом грунте.

КАННА, э л а н д (*Tragelaphus oryx*), млекопитающее рода лесных антилоп. Иногда К. выделяют в особый род *Taurotragus*. Самая крупная в роде: дл. тела до 350 см, выс. в холке ок. 180 см; масса до 1000 кг. Хвост длинный, с кистью на конце. Рога дл. до 100 см. На шее складка кожи (подгрудок). В Африке (от Сахары к Ю. до Ботсваны), в саваннах. Легко приручается; К. разводят вместе с коровами на фермах, в СССР — в Аскания-Нова. Зап. подвид К. (*T. o. derbianus*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 9 при ст. *Полорогие*.

КАННИБАЛИЗМ (от франц. cannibale, исп. canibal — людоед) у ж и в о т н ы х, поедание особей своего вида, внутривидовое хищничество. Установлен более чем у 1300 видов. Чаще наблюдается при неблагоприятных условиях среды, переуплотнении популяции и недостатке пищи или питья. Самки более склонны к К., чем самцы, объектом К. чаще бывают неродств. особи. Жуки мучные хрущаки (*Tenebrio*) пожирают свои яйца (оофагия), при высокой плотности популяции, сдерживая тем самым её рост. Известны случаи постоянного, или облигатного, К., возникшего в процессе эволюции как полезное для вида приспособление. Так, самки каракуртов и богомолов поедают самцов после спаривания. Самец американской саламандры утоляет голод, поедая часть яиц из охраняемой им кладки. Паразитич. личинки нек-рых наездников (*Galesus*) съедают своих собратьев в теле хозяина, т. к. в нём может прокормиться только одна особь паразита. Нек-рые хищные рыбы (напр., балхашский окунь — *Perca schrenki*) поедают свою молодь и т. о. могут существовать в водоёме, где др. пищи для них нет. К. известен у грызунов, хищных, приматов и др. Т. о., К. — регулятор численности популяции, способствующий установлению соответствия числа особей кормовым ресурсам и выживанию популяции.

КАПАЦИТАЦИЯ (от лат. capacitas — способность), приобретение сперматозоидами млекопитающих способности к проникновению через яйцевую оболочку в яйцо. К. осуществляется в половых путях самки под влиянием секретов, вырабатываемых стенками яйцеводов и матки. Для К. сперматозоидов кролика требуется 5—6 ч, крысы — 2—3 ч, золотистого хомячка — 2,5—3 ч. К. может быть достигнута и in vitro, напр. у сперматозоидов мыши — в среде, содержащей альбумин, пируват, лактат, ионы K^+, Ca^{2+}, CO_3^{2-}, при pH 7,3—7,7; у нек-рых животных для достижения К. необходимо добавление в среду фолликулярной жидкости или клеток яйценосного бугорка. В жидкости спермы кролика, быка, жеребца и др. животных, а также человека обнаружен фактор декапацитации, обратимо подавляющий оплодотворяющую способность капацитированных сперматозоидов. Предполагают, что сущность физиол. изменений при К. заключается в удалении с поверхности сперматозоидов веществ, блокирующих осуществление акросомной реакции.

КАПЕРСОВЫЕ, порядок (Capparales) и семейство (Capparaceae) двудольных растений. Порядок К. происходит от примитивных представителей порядка фиалковых. Травы, кустарники, лианы или небольшие деревья. Цветки б. ч. обоеполые. Гинецей паракарпный, обычно из двух плодолистиков; завязь верхняя. Плод — коробочка, стручок, ягода и др. Семена без эндосперма. Включает 6—7 сем.: каперсовые, крестоцветные, резедовые (Resedaceae) и др. Семейство К. — самое примитивное в порядке. Листья часто с прилистниками в виде желёзок или колючек. Цветки неправильные. Характерно наличие гинофора или андрогинофора. Ок. 45 родов, 700 видов, гл. обр. в тропиках (особенно Африки) и субтропиках; часто встречаются в аридных областях. Многие К. — ксерофиты. В СССР 2 рода — каперсы и клеоме.

Каперсы колючие (*Capparis spinosa*): *а* — цветущий побег, *б* — молодой плод на гинофоре.

КАПЕРСЫ (*Capparis*), род растений сем. каперсовых. Деревья, кустарники, многолетние травы. 250—300 преим. пантропич. и субтропич. видов. В СССР — 2 вида. К. травянистые (*C. herbacea*) — травянистый многолетник с лежачими стеблями; листья с прилистниками в виде колючек; плод ягодообразный. Цветение с мая до конца сентября. Опыление насекомыми. Размножение семенами. Семена разносятся птицами, барсуками, шакалами, ежами, муравьями. Растёт в Юж. Крыму, Ср. Азии, на Кавказе. Близкий средиземноморский вид К. колючие (*C. spinosa*) широко культивируют в Зап. и Юж. Европе, Индии, на Филиппинах, в Сев. Африке, Сев. Америке. Цветочные бутоны, молодые плоды, верхушки побегов обоих видов употребляют в пищу. Эндемик Юж. Таджикистана К. Розанова (*C. rosanowiana*) — в Красной книге СССР.

КАПИЛЛЯРЫ (от лат. capillaris — волосной), мельчайшие сосуды (диам. 2,5—30 мкм), пронизывающие органы и ткани животных с замкнутой кровеносной системой. Впервые К. были описаны М. Мальпиги (1661) как недостающее звено между венозными и артериальными сосудами, существование к-рого предсказывал У. Гарвей. К р о в е н о с н ы е К. соединяют артериолы с венулами и замыкают круг кровообращения. Исключением у млекопитающих являются К. печени, расположенные между двумя венозными системами, и К. почечных клубочков, расположенные по ходу артерий; капиллярные сети в жаберных листках рыб заключены между двумя артериями. Через стенку К., состоящую из 3 слоёв: внутреннего — эндотелиального, среднего — базального и наружного — адвентициального, происходит обмен газов и др. веществ между кровью и разл. тканями. У человека ср. диам. К. ок. 7 мкм (что несколько меньше диам. эритроцита), сумма поперечных сечений К. составляет в среднем 60—80 см, что значительно превышает диаметр аорты. Широкие К. наз. также синусоидами. Л и м ф а т и ч е с к и е К. оканчиваются в тканях слепыми выростами. Они пронизывают почти все органы и ткани, кроме головного мозга, паренхимы селезёнки, лимфатич. узлов, хрящей, склеры, хрусталика глаза. Стенка их состоит из одного слоя эндотелиальных клеток, прикреплённых к фибриллам соединит. ткани окружающих органов особыми «стропными» филаментами. Выполняют дренажную функ-

цию в тканях, способствуют оттоку из тканей коллоидных растворов крупных белковых молекул, не проникающих непосредственно в кровеносные К., удалению из тканей разрушенных клеток и болезнетворных бактерий. Лимфатич. К. впадают в мелкие лимфатич. сосуды, последние — в более крупные сосуды и, наконец, в грудной проток.

● Шахламов В. А., Капилляры, М., 1971.

КАПРИФИКА́ЦИЯ (лат. caprificatio, от caprificus — фиговое дерево), метод, обеспечивающий опыление и плодоношение культурного инжира. Связан с особой формой энтомофилии, осуществляемой специализированными опылителями — мелкими перепончатокрылыми сем. агонид (Agaonidae). Наиб. известный вид — бластофага (*Blastophaga psenes*). Смена генераций бластофаг в течение года связана с развитием разл. соцветий инжира — сикониев: капрификс мужскими и короткостолбчатыми женскими, или галловыми, цветками (в последние бластофаги откладывают яйца) и фиг с недоразвитыми мужскими и длинностолбчатыми женскими цветками. Насекомые, развивающиеся в каприфагах, вылетают из них и, посещая фиги в поисках галловых цветков, опыляют длинностолбчатые цветки. В результате опыления фиги превращаются в сочные съедобные соплодия. У дикорастущего инжира оба типа соцветий находятся на одном дереве. У культурного инжира обычно развиваются только фиги. Поэтому для обеспечения их опыления и образования плодов среди культурных деревьев инжира сажают дикие или ветви с каприфигами размещают в кронах фиговых деревьев. Этот метод был известен ещё в Др. Греции. В наст. время культивируют в осн. растения, дающие партенокарпические плоды, т. е. не нуждающиеся в опылении и К.

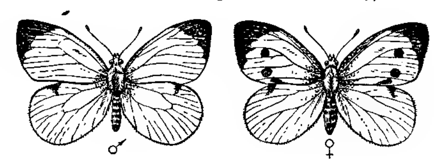
КА́ПРОВЫЙ ЖУК (*Trogoderma granarium*), жук семейства кожеедов. Дл. 2—3 мм, тело овальное, коричневое, сверху в жёлтых волосках. Распространён в тропиках и субтропиках, завезён в Зап. Европу. Повреждает запасы зерновых, а также арахис, копру и т. п. Карантинный объект для СССР.

КАПСИ́Д (от лат. capsa — вместилище, ящик), белковая оболочка вируса. Морфол. субъединицы К. — капсомеры — состоят из неск. молекул структурного белка, образуя упорядоченные спиральные или икосаэдрические (многогранные) структуры. К., содержащий нуклеиновую к-ту, наз. нуклеокапсидом. Для просто устроенных вирусов термины «нуклеокапсид» и «вирион» тождественны, у сложно организованных — нуклеокапсид заключён во внеш. липопротеидную оболочку, наз. суперкапсидом. К. и суперкапсид обеспечивают адсорбцию вирусных частиц на рецепторах восприимчивых клеток. Геометрия К. — один из осн. критериев при классификации вирусов.

КА́ПСКОЕ ФЛОРИСТИ́ЧЕСКОЕ ЦА́РСТВО (Capensis), занимает юж. оконечность Африки. Флора этого самого маленького флористич. царства необычайно богата (ок. 7 тыс. видов), в ней насчитывают 7 эндемичных семейств, в т. ч. груббиевые (Grubbiaceae), роридуловые (Roridulaceae), бруниевые (Bruniaceae), и более 210 родов, в осн. моно- или олиготипных. Большинство видов представлено ксерофильными и склерофильными кустарниками, реже невысокими деревьями. В сложной и не во всём ясной истории флоры К. ф. ц. интересны её связи с др. флорами Юж. полушария, существующие с тех времён, когда *Гондвана* представляла собой единый материк или только начинала распадаться. Так, нек-рые роды сем. рестиевых и протейных, развившиеся в австрало-азиат. части Гондваны, достигли Юж. Африки прямой миграцией. Распределение же видов родов *Cunonia* (1 вид в Юж. Африке, 16— в Нов. Каледонии), *Bulbinella* (5 видов в Юж. Африке, 6 — в Нов. Зеландии), *Tetraria* (38 видов в Юж. Африке, 4— в Австралии, 1 — на о. Калимантан) трудно или даже невозможно объяснить только дрейфом континентов. Для флоры царства характерны также роды, общие с тропич. афр. флорой (молочай, алоэ и др.) и флорой Голарктики (эрика — более 450 видов, рута, каркас, падуб, маслина и др.). Мн. растения К. ф. ц., особенно луковичные и клубненосные, являются источником культурных декор. форм (нарцисс, гладиолус, тюльпан, гиацинт и др.). Возрастающая сухость климатич. условий на Ю. Африки ведёт к сокращению площадей, занятых типичными представителями капской флоры. См. карту при ст. *Флористическое районирование*.

КАПУ́СТА (*Brassica*), род растений (одно-, дву- или многолетних) сем. крестоцветных. Ок. 35 видов, в Евразии и Сев. Африке, большинство — в Средиземноморье. В СССР — ок. 10 видов. Растения длинного дня, само- и перекрёстноопыляемые. Многие виды — овощные, кормовые и масличные культуры, выращиваемые на всех континентах. Необычной морфологич. изменчивостью отличается К. огородная (*B. oleracea*), что позволило отобрать множество форм и разновидностей (иногда их выделяют в самостоят. виды) с разнообразным использованием: кочанные К., савойская, листовая, брюссельская, цветная, брокколи, кольраби, китайская и др. Вероятно, исходным видом является К. дикая (*B. sylvestris*). Её подвид К. крымская (*B. s. taurica*), встречающаяся локально в Юж. Крыму, — в Красной книге СССР. Важнейшие разновидности К. широко возделываются во всём мире (культивируют К. с раннего неолита). К роду К. относятся также горчица, рапс, сурепица, репа, брюква и др.

КАПУ́СТНАЯ БЕЛЯ́НКА, капустница (*Pieris brassicae*), бабочка сем. белянок. Крылья в размахе 5,5—6 см. В Европе (кроме крайнего С.-В.), Сев. Африке, на Кавказе, в Передней и Ср. Азии (в горах), в Зап. Сибири. Яйца откладывает группами на листьях. Гусеницы (дл. до 6 см) развиваются на крестоцветных. В году может давать от 1 до 5 поколений. Зимует куколка. К. б. повреждает капусту и др. огородные крестоцветные.



Капустная белянка: самец и самка.

КАПУЦИ́НЫ (*Cebus*), род цепкохвостых обезьян. Дл. тела 32—57 см. Сложение плотное, конечности равной длины. Окраска волос коричневая или серая. На макушке волосы растут образуя подобие монашеского клобука (отсюда назв., означающее «монах с капюшоном»). Характерны (особенно для самцов) большие клыки. 4 вида (33 подвида), во влажных лесах Центр. и Юж. Америки. Образ жизни дневной, древесный, на землю спускаются редко. Подвижны, могут плавать. Среди других широконосых обезьян выделяются сложным поведением. Развита звуковая коммуникация, выражение эмоций, ощущений (напр., согласие, удовольствие, плач). Живут группами (8—30 особей), в которых преобладают самки; руководит группой самец-вожак. Всеядны. Раз в год рождают 1 детёныша, мать очень заботлива. В неволе размножаются. См. рис. 3 в табл. 56.

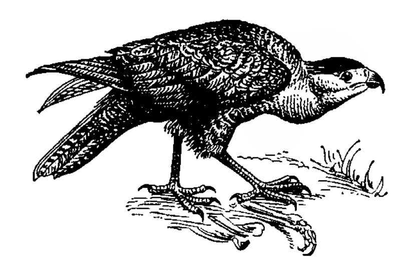
КАРАВА́ЙКА (*Plegadis falcinellus*), птица сем. ибисовых. Дл. ок. 60 см. Оперение коричневое с сине-зелёным блеском, особенно на крыльях. Гл. обр. в тропиках и субтропиках, в СССР — в низовьях больших рек и по берегам заросших озёр от дельты Дуная до оз. Балхаш. Гнездятся колониями в тростниках (часто вместе с цаплями, колпицами и бакланами), там, где бывает половодье, — на деревьях. Близкий вид *P. ridgwayi* — в Юж. Америке (Боливия, Перу).

КАРАГА́НА (*Caragana*), род листопадных кустарников, редко небольших деревьев сем. бобовых. Выс. от 20 см до 2—5 (7) м. Листья очередные, сложные, парноперистые. Черешки и прилистники у нек-рых видов превращены в колючки. Цветки одиночные или в пучках, по 2—5, жёлтые, редко белые или розовые. Св. 70 видов, в Вост. Европе и Азии, в степях, пустынях, горах (до выс. 4000 м), в подлеске разрежённых лесов; в СССР — 37 видов, гл. обр. в Ср. Азии, на Алтае и в Саянах. Широко распространена К. кустарник, или дереза (*C. frutex*), обычная в подлеске юж. светлых боров. Мн. виды — в культуре. Широко известна К. древовидная, или жёлтая акация (*C. arborescens*), кустарник (иногда дерево), растущая в лесной и лесостепной зонах; обычна в садах и парках. Многие виды К. декоративны, хорошие медоносы. Древесина идёт на мелкие поделки, из коры получают краску. См. рис. 10 в табл. 20.

КАРАГА́Ч, виды деревьев рода ильм с плотной шатровидной кроной, дающей густую тень. В Ср. Азии и Закавказье часто К. наз. вяз густой (*Ulmus densa*), а также ильм Андросова (*U. androssowii*).

КАРАКА́Л (*Felis caracal*), млекопитающее рода кошек. Дл. тела 65—82 см, хвоста 25—30 см. Внешне несколько похож на рысь: на концах ушей чёрные кисточки, но «баки» развиты слабее, конец хвоста не обрубленный. Шерсть короткая. В пустынях Африки и Азии, в СССР — на Ю. Туркмении. Питается зайцами, мелкими грызунами (песчанками), птицами. В помёте 2—4 детёныша. В Индии К. ранее приручали и дрессировали для охоты на мелких антилоп, зайцев, лисиц, пернатую дичь. Малочислен. В СССР не более 350—500 особей (1979). В Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 5 при ст. *Кошачьи*.

КАРАКА́РЫ (Daptriinae), подсемейство соколиных. В отличие от наст. соколов у К. нет зубца на надклювье. Щёки, иногда и горло, голые, крылья широкие, тупые, ноги длинные. 4 рода, 9 видов, в Америке от Ю. США до Огненной Земли. Обитатели открытых равнин. Гнёзда на земле или в кустах. Всеядны, часто питаются падалью, соперничая с американскими грифами. См. рис. на стр. 246.



Обыкновенная каракара (*Polyborus plancus*).

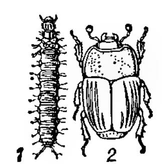
КАРАКА́ТИЦЫ (Sepiida), отряд головоногих моллюсков. Возникли предположительно в позднем мезозое, расцвет К.— в кайнозое. Дл. туловища от 1 до 50 см, масса до 12 кг. У настоящих К. известковая раковина — сепион, у др. К. (кроме спирулы) раковина роговая или отсутствует. Пара щупалец втягивается в особые карманы. У спирулы и части сепиолид есть органы свечения, нек-рые могут выбрасывать облачко светящейся слизи («стреляют огнём»). 5 сем., в т. ч. настоящие К. (Sepiidae), сепиолиды (Sepiolidae), спирулиды (Spirulidae), 20 родов, св. 150 видов, из к-рых ок. 90 в роде сепия (*Sepia*). Настоящие К. обитают у дна в морях тропиков и субтропиков Ст. Света; прочие — донные или пелагич. животные, встречаются от Арктики до Субантарктики от поверхности до глубин 500—1000 м. В СССР — 2 рода и 5—6 видов сепиолид, в северных и дальневост. морях; 1 вид настоящих К. изредка заходит в зал. Посьета (Японское м.). У сепий спариванию предшествует сложный ритуал ухаживания. Яйца крупные, откладываются на дно или подводные предметы. Развитие прямое. К.— хищники, охотятся в сумерках и ночью. Днём донные К. закапываются в песок, пелагические — опускаются на глубину. К добыче (ракообразные, мелкие рыбы) подкрадываются и «выстреливают» в неё щупальцами или схватывают руками. Прекрасно камуфлируются. Ряд видов — объект промысла. Из секрета чернильной железы изготовляют краску (сепию). См. рис. 32 в табл. 31 и рис. 39 в табл. 32.

КАРАКУ́РТ [*Latrodectus* (*Lathrodectus*) *tredecimguttatus*], ядовитый паук семейства Theridiidae. Половозрелые самки (дл. 10—20 мм) чёрные, самцы (дл. 4—7 мм) и неполовозрелые самки с красными пятнами на брюшке. Глаза дневного и ночного зрения. Распространён в Сев. Африке, Зап. Азии, Юж. Европе; в СССР встречается в полосе юж. степей, полупустынь, пустынь и предгорий от Молдавии до р. Енисей. Самка строит в земле гнездо, а вокруг него — ловчие сети, питается насекомыми. После копуляции самец погибает, самка в течение лета и осени откладывает яйца, затем погибает. Яйца (общим числом 1200—2000), отложенные в 5—12 паутиновых коконах, зимуют; молодые пауки вылупляются весной, линяют 6 раз, к июню становятся половозрелыми. Ядовитые железы находятся в головогруди, их протоки — в хелицерах. Яд содержит белковый токсин, обладающий нейротропным действием. Наиб. число укусов людей и животных приходится на время летней миграции К. Укусы самок особенно опасны — у человека они могут вызывать общее тяжёлое отравление, иногда со смертельным исходом. См. рис. 10 при ст. *Паукообразные*.

● Мариковский П. И., Ядовитые пауки тарантул и каракурт, А.-А., 1951.

КАРАПА́КС (carapax), выпуклый верх. щит панциря черепах. Состоит из двух слоёв: наружного, образованного обычно 38 роговыми щитками, соединёнными между собой швами, и внутреннего, обычно более толстого, к-рый слагают прочно сросшиеся 50 костных пластин кожного происхождения и расширенные остистые отростки позвонков и рёбра. Границы роговых щитков и костных пластинок не совпадают, что способствует укреплению панциря. К. наз. также хитинизированную складку у мн. ракообразных, к-рая покрывает заднюю часть головы, а также частично или полностью грудь, и задний склеротизированный щиток нек-рых клещей. См. также *Пластрон*.

КАРАПУ́ЗИКИ (Histeridae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 0,6—20 мм. Тело плотное, с твёрдыми покровами, усики булавовидные, надкрылья слегка укорочены, ноги копательные. Личинки с короткими ногами и двумя двучленистыми придатками на конце брюшка. Ок. 3500 видов, распространены широко; в СССР 286 видов. Хищники, питаются преим. личинками др. насекомых (мух, блох, короедов), живут на падали, в навозе, в норах и гнёздах зверей и птиц, под корой, в муравейниках. Почти повсеместно встречаются одноцветный К. (*Hister unicolor*), дл. 7—10 мм, и четырёхпятнистый К. (*H. quadrinotatus*), дл. 5—8 мм. См. также рис. 13, 14 в табл. 28.



Карапузик *Platysoma compressum*: *1* — личинка; *2* — жук.

● Крыжановский О. Л. и Рейхардт А. Н., Жуки надсемейства Histeroidea (Семейства Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae), Л., 1976 (Фауна СССР. Новая серия, № 111. Жесткокрылые, т. 5, в. 4).

КАРАСИ́ (*Carassius*), род пресноводных рыб сем. карповых. Дл. до 45 см, масса до 3 кг. Тело высокое, спина тёмно-коричневая, бока золотистые. Спинной плавник длинный, в спинном и анальном плавниках по зазубренному колючему лучу. 2 вида. Обыкновенный, или золотой, К. (*C. carassius*) обитает в водах Вост. и Ср. Европы и в Сибири до р. Лена, акклиматизирован в Зап. Европе. Устойчив к недостатку кислорода. Половая зрелость на 4—5-м году. Плодовитость до 300 тыс. икринок. Питается планктоном, личинками насекомых и растениями. Серебряный К. (*C. auratus*) обитает в водоёмах Европы (кроме Швеции и Финляндии), по всей Сибири и в басс. Тихого ок.; акклиматизирован в Индии и Сев. Америке. Обычен в слабопроточных и заросших водоёмах. 2 подвида — *C. a. auratus* (исходная форма аквариумной золотой рыбки) и *C. a. gibelio*. Половая зрелость в 2—4 года. Плодовитость 160—383 тыс. икринок. У обоих видов нерест порционный, икру откладывают на растения. Серебряному К. свойствен гиногенез (встречаются популяции без самцов; икра стимулируется к развитию спермой др. видов карповых). К.— объект промысла и разведения. См. рис. 13, 14 в табл. 33.

КАРБГЕМОГЛОБИ́Н, $HbCO_2$, соединение гемоглобина (Hb) с углекислым газом (CO_2), участвует в обмене CO_2 в организме животных и человека. Выделяющийся в процессе жизнедеятельности тканей CO_2 диффундирует в капилляры, где частично вступает в связь с Hb (отдавшим до того свой кислород тканям). В капиллярах лёгких К. легко распадается на Hb и CO_2. В форме К. транспортируется ок. $^1/_3$ CO_2, выделяемого через лёгкие (б. ч. CO_2 транспортируется в форме солей угольной к-ты, содержащихся в плазме и эритроцитах).

КАРБОАНГИДРА́ЗА, угольная ангидраза, карбонат-гидролиаза, фермент класса лиаз, катализирует обратимую реакцию гидратации двуокиси углерода. Обнаружена у животных, человека, растений, бактерий. Содержит в качестве кофактора атом Zn. Мол. м. 28 000—30 000. Регулятор кислотно-щелочного равновесия в тканях и биол. жидкостях; играет важную роль в физиол. процессах при необходимости быстрого связывания или освобождения CO_2, напр. при дыхании (К. эритроцитов обеспечивает связывание CO_2 кровью в тканях и освобождение CO_2 в лёгких или жабрах), при подкислении мочи в почках, секреции кислого желудочного сока, образовании бикарбонатов в соке поджелудочной железы, $CaCO_3$ скорлупы яиц в яйцеводах птиц и др.

КАРБОКСИПЕПТИДА́ЗЫ, протеолитические ферменты, отщепляющие С-концевые аминокислотные остатки от белков и пептидов. Наиб. изучены К. А и К. В, синтезируемые клетками поджелудочной железы животных и человека в виде неактивных предшественников — прокарбоксипептидаз, к-рые превращаются в К. А и К. В под действием трипсина. К. А преим. отщепляет остатки ароматич. аминокислот и аминокислот с боковыми цепями гидрофобного характера. К. В избирательно гидролизует связи основных аминокислот. К. из высших растений (К. С) и дрожжевая К. (К. У) относятся к типу т. н. сериновых К., в отличие от К. животных, представляющих собой металлоферменты. К. применяют при изучении первичной структуры белков.

КАРБО́НОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, органические соединения, содержащие одну или неск. карбоксильных групп $\left(-C\begin{smallmatrix}\nearrow O\\ \searrow OH\end{smallmatrix}\right)$.
В организмах обнаружены К. к. алифатического (*жирные кислоты*), ароматического (бензойная, коричная, салициловая), алициклического (камфорная, хаульмугровая, хинная, шикимовая) и гетероциклического (индолилуксусная, никотиновая) ряда. По числу карбоксильных групп различают монокарбоновые (жирные к-ты), дикарбоновые (малоновая, фумаровая, щавелевая, янтарная), трикарбоновые (изолимонная, лимонная) и поликарбоновые к-ты. К. к. могут быть насыщенными (предельными) и ненасыщенными (непредельными). К. к. играют важную роль в обмене веществ, являясь продуктами превращения углеводов, белков, жиров и др. соединений. При физиол. значениях pH в клетках К. к. находятся в осн. в виде солей. В большом кол-ве в организмах встречаются эфиры К. к. (липиды, ацетилхолин и др.). Важное место в обмене веществ занимают активированные производные К. к., напр. тиоэфиры К. к. с коферментом А. К др. производным К. к. относятся оксикислоты, имеющие одну или неск. гидроксильных групп (—OH), кетокислоты, содержащие кетогруппу (>C=O) (α-кетоглутаровая, пировиноградная, щавелевоуксусная), аминокислоты, амиды К. к. (никотинамид, аспарагин).

КАРДЕНОЛИ́ДЫ, агликоны растительных сердечных гликозидов. Образуются

при ферментативном или кислом гидролизе соответствующих гликозидов. Остро токсичные вещества, вызывающие резкое сокращение миокарда при попадании в кровь; обычно сами К. несколько менее активны, чем их гликозиды. К. подавляют активный транспорт Ca^{2+} и K^{+} через мембраны клеток сердца вследствие ингибирования мембранной АТФазы; возникающее при этом увеличение внутриклеточной концентрации ионов Ca^{2+} сопровождается повышением сократимости миофибрилл. Типичные представители К.— дигитоксигенин, входящий в состав гликозидов наперстянки, строфантидин, содержащийся в гликозидах строфанта, и олеандригенин, входящий в гликозиды олеандра. Нек-рые растительноядные насекомые (напр., бабочки данаиды, саранча и др.) накапливают К., поступающие к ним от растения-хозяина, что делает их несъедобными для птиц. Гликозиды К. используются в виде галеновых препаратов в медицине.

КАРДИА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae cardialis), трубчатые, ветвящиеся железы позвоночных, расположенные в слизистом слое кардиального отдела железистого желудка. У большинства млекопитающих, кроме всеядных (свиньи), этот отдел небольшой. К. ж. одиночно или парами впадают в желудочные ямки. Клетки желёз и ямочного эпителия выделяют серозно-слизистый секрет, к-рый у свиней содержит липазу. Кроме того, в К. ж. свиней выявлены париетальные (обкладочные) клетки, выделяющие белки, фосфолипиды, липазу и соляную к-ту.

КАРДИА́ЛЬНЫЕ ТЕЛА́ (corpora cardiaca), эндокринные и нейрогемальные органы насекомых, накапливающие нейросекреты мозга и выводящие их в гемолимфу. Расположены преим. позади головного мозга внутри головной капсулы и состоят из собственно железистых клеток и терминалей аксонов нейросекреторных клеток мозга. Лишь у нек-рых насекомых нейросекрет накапливается не в К. т., а преим. в стенке аорты (у клопов) или в прилежащих телах (у чешуекрылых, ручейников). Экстракты К. т. обладают разнообразной гормональной активностью: диуретической, антидиуретической, гипергликемической, проторакотропной и миотропной, активностью б у р з и к о н а (влияет на потемнение и затвердение кутикулы взрослого насекомого) и гормона выхода имаго. Деятельность К. т. регулируется ювенильным гормоном. Функционально К. т. аналогичны гипоталамо-гипофизарной системе позвоночных.

КАРДИНА́Л, л о ж н ы й н е о н (*Tanichthys albonubes*), рыба сем. карповых. Дл. до 4 см. Тело узкое. Окраска желтовато-коричневая; вдоль туловища у взрослых — золотистая, у молодых — синезелёная, сверкающая, как у неонов, полоса; середина хвостового плавника ярко-красная. Родина К.— Юж. Китай, обитает в быстро текущих ручьях. Стайная рыбка, планктофаг. Половая зрелость на первом году. Нерест растянутый (св. месяца), самка ежедневно вымётывает в заросли водных растений по неск. икринок. Разводится в аквариумах, неприхотлива. Выведена вуалевая форма К.

КАРДИНА́Л (*Pyrrhuloxia cardinalis*), птица сем. овсянковых. Дл. ок. 20 см. Самец ярко-красный (отсюда назв.), вокруг клюва чёрное кольцо; самка песочно-серая, с красноватым хвостом и крыльями. В Сев. (вост. штаты США, Мексика) и Центр. Америке; завезён на Багамские и Гавайские о-ва и на Ю.-З. Калифорнии, где стал бичом фруктовых плантаций. Селится по опушкам леса, в садах и парках, иногда в сильно засушливых местностях. Зимой часто держится у жилья, посещая кормовые столики. Питается ягодами, семенами.

КАРДИНА́ЛЬНЫЕ ВЕ́НЫ (от лат. cardinalis — главный), главные парные продольные вены ланцетника и низших позвоночных.

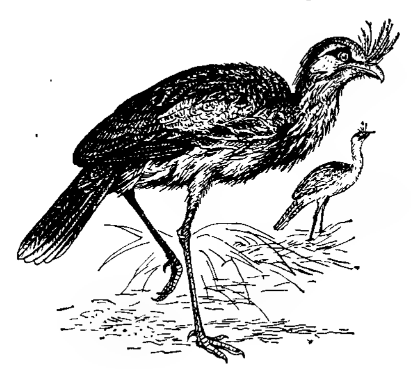
КАРДИОВИ́РУСЫ (*Cardioviruses*), род РНК-содержащих вирусов сем. пикорнавирусов. Диам. вирусных частиц 24 нм. Мол. м. РНК 2,7 млн. Поражают млекопитающих. Иногда К. включают в род *энтеровирусов*.

КАРДИОКРИ́НУМ (*Cardiocrinum*), род луковичных растений сем. лилейных. Монокарпич. травы выс. до 2,5—4 м. Цветут и плодоносят на 4—5-й год, после чего всё растение отмирает. Сердцевидные листья достигают в ширину 30—45 см. Трубчатые цветки белые, снаружи зеленоватые, ароматные, дл. до 15 см, по 20—25 в соцветиях. 3—4 вида, во влажных лесах Гималаев и в Вост. Азии; в СССР 1 вид на Сахалине и на о. Кунашир — К. Глена, или лилия Глена (*C. glehnii*), луковичное растение, достигающее выс. 2 м. Цветки воронковидные, белые, со слабым ароматом. В Красной книге СССР. Все виды декоративные.

КАРДИОЛИПИ́НЫ, д и ф о с ф а т и д и л г л и ц е р и н ы, группа липидов. Впервые выделены из мышцы бычьего сердца, в значит. кол-вах содержатся в мембранах митохондрий. Участвуют в процессах окислит. фосфорилирования и переноса электронов. Смесь К. (выделяемого экстракцией из сердца крупного рогатого скота), лецитина и холестерина под назв. «кардиолипиновый антиген» применяется в качестве антигена в серодиагностике сифилиса.

КАРДИОМИОЦИ́ТЫ (от греч. kardía — сердце и *миоцит*), клетки сердечной мышцы (миокарда) позвоночных. К. имеют удлинённую форму (отношение длины к ширине у человека в среднем 5 : 1). Сократимые элементы К. (миофибриллы) занимают 50—60% объёма клетки (имеют поперечнополосатую структуру), митохондрии — до 30%. У млекопитающих большая часть К.— полиплоидные, гл. обр. двуядерные. Соседние К. объединяются посредством плотных контактов (вставочных пластинок, или дисков) в сердечное мышечное волокно.

КАРИА́МОВЫЕ, с е р и е м о в ы е (Cariamidae), семейство журавлеобразных. Выс. ок. 75 см. Ноги и хвост длинные. У основания клюва хохол. Хорошо бегают, летают неохотно. 2 вида — хохлатая кариама (*Cariama cristata*) и кариама Бурмейстера (*Chunga burmeisteri*), в степях и лесостепях Юж. Америки. Гнёзда у хохлатой кариамы на земле, у кариамы Бурмейстера — на деревьях. В кладке 2 яйца. Насиживают самка и самец. Легко приручаются. Пища — мелкие плоды, насекомые, пресмыкающиеся. Объект охоты. В неволе не размножаются.



Хохлатая кариама.

КАРИО... (от греч. káryon — орех, ядро ореха), часть сложных слов, указывающая на их отношение к клеточному ядру (напр., *кариокинез, кариоплазма*).

КАРИОГА́МИЯ (от *карио...* и *...гамия*), слияние ядер мужских и женских половых клеток в ядро зиготы в процессе оплодотворения. В ходе К. восстанавливается парность гомологичных хромосом, несущих генетич. информацию от материнской и отцовской гамет. К. может происходить сразу после слияния гамет или чаще через нек-рое время, на стадии метафазы первого деления дробления.

КАРИОГРА́ММА (от *карио...* и греч. grámma — рисунок, линия), воспроизведённый во всех деталях (фотография или зарисовка) и систематизированный набор хромосом одной клетки. Систематизация осуществляется путём подбора пар гомологичных хромосом или группы неидентифицируемых хромосом и определения номера или буквы данной пары (группы) в соответствии с *идиограммой* вида. Осн. задача кариограммного анализа — выявление различий внешне сходных хромосом в той или иной их группе.

КАРИОКИНЕ́З (от *карио...* и греч. kínēsis — движение), деление клеточного ядра; устаревший синоним *митоза*.

КАРИОЛО́ГИЯ (от *карио...* и *...логия*), раздел цитологии, изучающий клеточное ядро, его эволюцию и отд. структуры, в т. ч. наборы хромосом в разных клетках — кариотипы (цитология ядра). К. возникла в кон. 19 — нач. 20 вв. после установления ведущей роли клеточного ядра в наследственности. Возможность установления степени родства организмов путём сравнения их кариотипов определила развитие *кариосистематики*. С 50-х гг. 20 в. интенсивно развивается К. человека, позволившая выявить хромосомную природу ряда наследств. болезней и пороков развития. Генетич. аспекты функции ядра чаще рассматривают в рамках *цитогенетики*.

КАРИОПЛА́ЗМА (от *карио...* и *плазма*), к а р и о л и м ф а, я д е р н ы й с о к, содержимое клеточного ядра, в к-рое погружены хроматин, ядрышки, а также различные внутриядерные гранулы. После экстракции хроматина химич. агентами в К. сохраняется т. н. внутриядерный матрикс, состоящий из белковых фибрилл толщиной 2—3 нм, к-рые образуют в ядре каркас, соединяющий ядрышки, хроматин, поровые комплексы ядерной оболочки и др. структуры. См. рис. при ст. *Ядро*.

КАРИОСИСТЕМА́ТИКА (от *карио...* и *систематика*), раздел систематики, изучающий структуры клеточного ядра у разных групп организмов. К. развилась на стыке систематики с цитологией и генетикой и обычно изучает строение и эволюцию хромосомного набора — *кариотипа*. Таксономич. значение имеют не только число и морфология хромосом, но и кол-во ДНК в ядре, нуклеотидный состав ДНК, характер распределения гетеро- и эухроматина, специфич. характер исчерченности хромосом при дифференциальной окраске, распределение ядрышкообразующих районов. Для ряда групп используется вся характе-

ристика ядерного аппарата. Методы К. позволяют выявлять степень филогенетич. близости между разными группами организмов, оценивать пути эволюции кариотипа и вероятность его преобразования в том или ином направлении, устанавливать пути расселения видов, выявлять виды-двойники, устанавливать происхождение домашних животных и культурных растений. К. важна в селекции, т. к. изучение кариотипа скрещиваемых видов должно предшествовать опытам по отдалённой гибридизации. Применение методов К. наиб. эффективно для таксонов, лежащих между видом и подсемейством — семейством.

КАРИО́ТА (*Caryota*), род растений сем. пальм. Выс. до 25 м. Листья перистые или двоякоперистые (отличие от др. пальм), дл. до 6,5 м, с небольшими клиновидными пластинками. Цветки в крупных (дл. до 3,5 м) кистевидных соцветиях. Плод ягодовидный. После плодоношения К. отмирает. Одна из самых быстрорастущих, но и самая короткоживущая из пальм. Ок. 12 видов, в Юж. и Юго-Вост. Азии, в тропич. Австралии. Из сока соцветий нек-рых видов (*C. urens*, *C. mitis*) получают сахар, готовят вино; из сердцевины стволов вырабатывают крахмал; древесина используется в строительстве. Из основания листьев изготовляют прочное волокно.

КАРИОТИ́П (от *карио...* и греч. týpos — образец, форма), совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма хромосом), характерных для того или иного вида. Постоянство К. каждого вида поддерживается закономерностями митоза и мейоза. Изменение К. может происходить вследствие хромосомных и геномных мутаций. Обычно описание хромосомного набора проводится на стадии метафазы или поздней профазы и сопровождается подсчётом числа хромосом, морфометрией, идентификацией центромеры (первичной перетяжки), ядрышкового организатора (вторичной перетяжки), спутника и т. д. Большое распространение получило выявление особенностей строения хромосом благодаря дифференциальному окрашиванию их отд. участков специфич. красителями. Результаты анализа К. представляются в виде идиограмм, цитологич. карт, кариограмм. Проанализированы К. многих тысяч растений, животных и человека. Сравнит. анализ К. широко используется в систематике (*кариосистематика*).

КА́РИЯ, гикори (*Carya*), род растений сем. ореховых. Крупные (выс. до 60 м) листопадные однодомные ветроопыляемые деревья. Плод — ниж. костянка; наруж. часть околоплодника к созреванию древеснеет и растрескивается четырьмя створками. Ок. 20 видов, гл. обр. на Ю. и В. Сев. Америки, 3 вида в Юж. Китае и Индокитае. Нек-рые виды К. (К. белая — *C. alba* и др.) дают ценную древесину, другие — декоративные. К. пекан (*C. illinoënsis*, или *C. pecan*) — субтропич. орехоплодная культура. Плоды («орехи») используются в пищу (содержат до 60—70% масла). Древняя культура индейцев на Ю. Сев. Америки.

КАРКА́С (*Celtis*), род растений сем. ильмовых (иногда выделяют в сем. каркасовых). Листопадные или вечнозелёные деревья и кустарники, иногда колючие. Св. 50 (по др. данным, от 70 до 150) видов, в тропиках и аридных областях; в СССР — 4 вида, на открытых каменистых местах. Растут медленно, долговечны (живут до 200, иногда до 600 лет). К. кавказский (*C. caucasica*) — дерево выс. до 20 м, в горах Кавказа и Ср. Азии. Цветки обоеполые (1—2 в пазухах листьев) и мужские (в пучках). Размножение семенами и корневыми отпрысками. Плоды съедобны. Древесина плотная, тяжёлая и твёрдая (отсюда др. назв. этого растения — каменное дерево), используется в столярном и токарном деле.

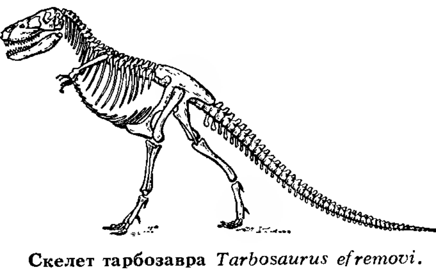
КА́РЛИКОВЫЕ АНТИЛО́ПЫ (*Neotragus*), род полорогих. Дл. тела 50–62 см, выс. в холке 25—38 см; масса 2,5—6 кг. Рога у самцов дл. 2,5—12,5 см. Ср. копыта узкие, заострённые, боковые — отсутствуют. 3 вида; иногда один из них — суни (*N. moschatus*) — выделяют в род *Nesotragus*. Распространены в Африке (исключая сев. часть), в густых лесах на равнинах и в горах (до выс. 2 тыс. м). Активны в сумерках и ночью. Подвид суни *N. m. moschatus* под угрозой исчезновения, в Красной книге МСОП. См. рис. 2 при ст. *Полорогие*.

КА́РЛИКОВЫЙ КИТ (*Caperea marginata*), млекопитающее сем. гладких китов. Дл. до 6,4 м. Окраска спины чёрная, брюха от чёрной до светло-серой. Ротовая полость и язык белые. Пластины китового уса желтовато-белые, выс. до 70 см, ок. 230 пар. Спинной плавник до 30 см выс. Обитает в умеренных и холодных водах Юж. полушария. Малочислен. Промысел запрещён Междунар. китобойной конвенцией с 1946.

КАРНЕ́ГИЯ (*Carnegiea*), род растений сем. кактусовых. 1 вид — К. гигантская, или сагуаро (*C. gigantea*), известный также как цереус гигантский. Ствол древовидный, колоннообразный, выс. 10—12 м, диам. 30—65 см, с канделябровидными ветвями в ср. части ствола. Нередко встречаются т. н. кристатные (гребенчатые) формы. Цветки белые, воронковидные, открываются ночью, в каждом ок. 3500 тычинок и 2000 семязачатков. Опыляются часто птицами. Плоды съедобные. К. растёт очень медленно (за 20—30 лет не более 1 м). Нек-рые К. живут ок. 200 лет и весят 6—7 т. Характерное растение пустынь Соноры (Мексика), Аризоны и юго-вост. Калифорнии (США). Растёт на невысоких холмах, часто вдоль побережья или в горах на выс. 1500 м. См. рис. 9 при ст. *Кактусовые*.

КАРНИТИ́Н, γ-N-триметиламино-β-оксимасляная кислота. Присутствует в животных тканях, в значит. кол-вах — в мышцах, а также в бактериях и растениях. Стимулирует окисление жирных к-т в митохондриях: в присутствии специфич. цитоплазматич. фермента К. переносит остатки жирных к-т (ацилы) из цитоплазмы клеток в митохондрии (через митохондриальные мембраны), где в результате обратного переноса ацилов на кофермент А образуются ацилы кофермента А, подвергающиеся в митохондриях окислению. В организме млекопитающих К. синтезируется в достаточном кол-ве из лизина. Для нек-рых насекомых (напр., мучного червя *Tenebrio molitor*) К.— фактор роста, т. к. они не синтезируют его; на этом основании К. относят к витаминам (витамин B_T).

КАРНОЗА́ВРЫ (Carnosauria, Megalosauroidea), инфраотряд хищных динозавров подотр. теропод. Размеры 5—15 м. Известны от верхнего триаса до мела из Евразии, Африки, Америки (гл. местонахождения — в Сев. Америке и Вост. Азии). Череп массивный, высокий, зубы обычно крупные, кинжаловидные, шея относительно короткая, передние конечности резко укорочены, задние — массивные, стопа четырёхпалая, с укороченным и обращённым назад 1-м пальцем. Наиб. крупные из существовавших когда-либо на земле наземные хищники, передвигавшиеся на двух ногах. До 10 сем., более 40 родов. Типичные представители: тарбозавры (*Tarbosaurus*), тираннозавры, цератозавры.



Скелет тарбозавра *Tarbosaurus efremovi*.

КАРНОЗИ́Н, дипептид, образованный остатками β-аланина и гистидина. Содержится в значит. кол-вах в скелетной мускулатуре всех позвоночных (за исключением нек-рых видов рыб). Обладает выраженными буферными свойствами. Биол. роль К. окончательно не установлена. Полагают, что К. участвует в биохимич. процессах мышечного сокращения и в обмене веществ ткани скелетных мышц.

КАРОТИ́ДНЫЙ СИ́НУС (от греч. karóō — погружаю в сон и лат. sinus — пазуха, залив), место расширения общей сонной артерии перед разветвлением её на наружную и внутреннюю; важная рефлексогенная зона, участвующая в обеспечении постоянства артериального давления, работы сердца и газового состава крови. В К. с. расположены механо- и хеморецепторы, реагирующие на изменение давления, химич. состава крови и напряжения кислорода.

КАРОТИНО́ИДЫ, жёлтые, оранжевые или красные пигменты, синтезируемые гл. обр. бактериями, грибами и высшими растениями; полиненасыщенные углеводороды терпенового ряда. Животные обычно не образуют К. (имеются сведения о синтезе К. мор. организмами, напр. нек-рыми видами губок, кораллов), но, получая их с пищей, используют для синтеза витамина А; значит. кол-во К. обнаружено в покровах рыб, земноводных, в оперении нек-рых птиц; у ряда членистоногих (ракообразные, клещи) К. участвуют в фотопериодич. реакциях, фототаксисе. К К. относятся широко распространённые в растениях *каротины* и *ксантофиллы*.

КАРОТИ́НЫ, оранжево-жёлтые пигменты из группы каротиноидов. По химич. природе изопреноидные углеводороды, содержащие 40 атомов углерода (тетратерпены). Синтезируются растениями; богаты К. зелёные листья (особенно шпината), корни моркови, плоды шиповника, смородины, томата и др. Важнейшие изомеры отличаются одним из двух иононных колец (α-иононное кольцо у α-К., β- у γ-К., не замкнуто у α-К.). Важное значение в питании животных и человека имеет β-К. (провитамин А). Ткани животных обычно содержат мало К., однако нек-рые млекопитающие способны избирательно накапливать β-К. в жировой клетчатке, молоке, жёлтых телах яичников. В растениях и фотосинтезирующих бактериях К.— сопровождающие пигменты фотосинтеза, а также антиоксиданты. Окисленные производные К.— *ксантофиллы*.

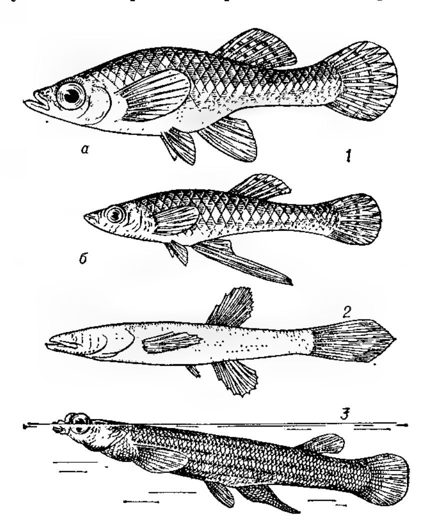
КАРП, одомашненная форма *сазана*. Пресноводная теплолюбивая рыба. Важ-

нейший объект прудового рыбоводства во мн. странах мира. Выращивается до товарной массы 500—800 г (двухлетки) и 1,2—2 кг (трёхлетки). Неприхотлив. Половая зрелость в 3—5 лет. Нерест весной, на небольшой глубине. Икру откладывает на растения. Плодовитость 700—800 тыс. икринок. Молодь питается зоопланктоном, взрослые — зообентосом, растениями. Выведены породы К. с разл. структурой чешуйного покрова — чешуйчатый, зеркальный, голый, рамчатый.

КА́РПОВЫЕ (Cyprinidae), семейство рыб отр. карпообразных. Пресноводные и проходные рыбы. Св. 270 родов, более 1500 видов. Распространены широко, отсутствуют лишь в Юж. Америке и на о. Мадагаскар; в кон. 19 в. завезены в Австралию. В СССР — св. 50 родов, более 120 видов, в бассейнах рек всех морей. Икру откладывают преим. на растения, нек-рые — на камни, песок или в толщу воды. Многие К.— объект промысла (вобла, лещи, сазан, линь, шемая, рыбец, краснопёрка и др.), а также разведения и акклиматизации (карп, караси, белый амур, толстолобики). Щуковидный жерех, или лысач (*Aspiolucius esocinus*),— в Красной книге СССР. См. табл. 33.

КА́РПОВЫЕ ВШИ, карпоеды (Branchiura), подкласс (по др. системе, отряд) ракообразных. Паразитируют на коже и жабрах рыб. 60 видов. Тело сильно уплощено, состоит из челюстегруди, 4 свободных грудных сегментов и короткого брюшка, слившегося с вилочкой. Челюстегрудь и свободные грудные сегменты прикрыты широким карапаксом, на спинной стороне к-рого расположены пара фасеточных глаз и три науплиальных глазка. Грудные конечности служат для плавания. Ряд черт организации К. в. связан с паразитизмом: антеннулы и антенны превращены в крючья, мандибулы — в хоботок для сосания крови, а максиллулы — в две мощные присоски; в слепых карманах кишечника накапливается высосанная кровь. Карпоед *Argulus foliaceus* паразитирует на карпах и др. пресноводных рыбах.

КАРПОЗУБООБРА́ЗНЫЕ (Cyprinodontiformes), отряд костистых рыб. Дл. от 2 до 30 см. Известны с олигоцена. Внешне схожи с карпообразными. 4—8 лучей жаберной перепонки. Закрытопузырные. Плавники без колючих лучей. Спинной плавник один. Чешуя циклоидная. Боковой линии нет или она слабо выражена. На челюстях есть зубы. 9 сем., в т. ч. пецилиевые, четырёхглазковые, карпозубые (Cyprinodontidae), оризиевые (Oryziatidae), слепоглазковые (Amblyopsidae); более 400 видов. Обитают в пресных и солоноватых водах тропич. и субтропич. зон всех материков, кроме Австралии, нек-рые слепоглазковые — в водах карстовых пещер Сев. Америки. Питаются водными беспозвоночными. Представители 4 сем., в т. ч. пецилиевых и четырёхглазковых, живородящие. Нек-рые, напр. *Cyprinodon macularis*, живут в горячих источниках при темп-ре воды до 50°. Многие К.— аквариумные рыбы. В СССР из К. акклиматизирована гамбузия. 35 видов К. в Красной книге МСОП.



Карпозубообразные: *1* — гамбузия (*Gambusia affinis*), *а* — самка, *б* — самец; *2* — северная слепоглазка (*Amblyopsis spelaea*); *3* — четырехглазка (*Anableps tetraphthalmus*).

КАРПОЛО́ГИЯ (от греч. karpós — плод и *...логия*), раздел морфологии растений, изучающий форму и строение плодов и семян, их функции, морфо- и онтогенез.

КАРПООБРА́ЗНЫЕ (Cypriniformes), отряд костистых рыб. Дл. от 6 см до 1,7 м. Известны из меловых (харациновидные) и палеоценовых (карповидные — Cyprinoidei) отложений. Родственны сомообразным. Есть Веберов аппарат. 3-й и 4-й позвонки не сращены. Открытопузырные. Тело покрыто циклоидной чешуёй или голое. 3 подотряда: харациновидные с 16 сем., гимнотовидные (Gymnotoidei) с 4 сем., карповидные с 7 сем., в т. ч. карповых, чукучановых и вьюновых; ок. 3000 видов. Доминирующая группа пресноводных рыб; немногие карповые — проходные. Разнообразные по внеш. облику, размерам, образу жизни, питанию, размножению и поведению. К.— важный объект промысла, спорт. лова, прудового и аквариумного разведения и акклиматизации. 66 видов и подвидов К. в Красной книге МСОП, 1 вид в Красной книге СССР. См. табл. 33.

КАРРАГЕ́Н, ирландский мох, промышленное название красных водорослей *Gigartina mamillosa* и *Chondrus crispus*. Осн. компонент — полисахарид каррагинин (56—79% на сухую массу), используемый в текст. пром-сти для аппретирования тканей, в пищевой — для осветления пива, в бумажной — для приготовления суспензий и растворов.

КАРТО́ФЕЛЬ, многолетние клубненосные растения рода паслён. Плод — ягода с мелкими семенами. Ок. 150 видов, преим. в Юж. и Центр. Америке. В культуре 2 вида как пищ., кормовые и технич. растения. К. андийский (*Solanum andigenum*) издавна возделывается в Юж. Америке (в Колумбии, Перу, Боливии и др.), К. европейский, или чилийский (*S. tuberosum*),— растение умеренных поясов, размножается клубнями, в к-рых прорастание почек начинается после периода покоя (приспособление к зимнему перерыву вегетации). Местное население Юж. Америки выращивает и неск. др. видов (часть из них не имеют периода покоя). Использование диких видов К. индейцами Юж. Америки началось задолго до появления европейцев; в культуре — с начала земледелия, первоначально — в Чили; в Европу завезён ок. 1565. В России — с кон. 17 в. (в Петербурге на Аптекарском огороде — с 1736). Значит. расширению посадок К. в России положил начало указ Сената (1765).

● Лехнович В. С., К истории культуры картофеля в России, в кн.: Материалы по истории земледелия СССР, сб. 2, М.— Л., 1956, с. 258—400; Картофель, под ред. Н. С. Бацанова, М., 1970.

Картофель: *1* — клубни; *2* — цветущий побег; *3* — плоды (в кружке семена).

КАРЦИНОЛО́ГИЯ (от греч. karkínos — рак и *...логия*), раздел зоологии, изучающий ракообразных.

КАСА́ТИК, ирис (*Iris*), род растений сем. касатиковых. Цветки крупные, с ярко окрашенным околоцветником, в малоцветковом соцветии, реже одиночные; опыляются пчёлами. Семена мн. видов распространяются ветром, у К. безлистного (*I. aphylla*) — муравьями. Св. 250 видов, в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария. Растут б. ч. по степям, полупустыням и пустыням, каменистым и мелкозёмистым склонам, солонцеватым лугам, солончакам. Нек-рые виды — характерные растения степей Казахстана и Монголии, иногда образуют ирисовые степи. В СССР — ок. 70 видов, гл. обр. в Ср. Азии и на Кавказе. В Европ. части по берегам водоёмов и болотистым лугам широко распространён К. жёлтый (*I. pseudacorus*), с жёлтыми цветками. В степях Казахстана и Ю. Сибири растёт К. тонколистный (*I. tenuifolia*), нередко являющийся эдификатором растит. группировок. Корневище ряда видов содержит душистое вещество ирон с ароматом фиалки, используемое в парфюмерии. Большинство видов — ценные декор. многолетники. 10 видов (преим. эндемики Кавказа) в Красной книге СССР. К. жёлтый — лекарств. растение.

● Родионенко Г. И., Род Ирис — Jris, М.— Л., 1961.

КАСА́ТИКОВЫЕ, ирисовые (Iridaceae), семейство однодольных растений порядка лилейных. Многолетние травы, часто эфемероиды, с корневищами, клубнями или луковицами. Листья мечевидные или линейные. Цветки обоеполые, б. ч. правильные, с венчиковидным околоцветником, часто очень красивые, одиночные или в соцветии. Завязь верхняя. Ок. 80 родов, 1800 видов (по др. данным, до 1500), в тропич. и субтропич. (гл. обр. в Юж. Африке и Америке), реже в умеренных поясах; в СССР — 8 родов, в т. ч. касатик, гладиолус, шафран, ок. 150 видов. Мн. виды разводят как декоративные.

КА́ССИЯ (*Cassia*), род многолетних трав, кустарников или небольших деревьев сем. бобовых. Листья парноперистосложные. Цветки жёлтые, реже белые или красноватые, в кистях, опыляются насекомыми, к-рых привлекает пыльца

(нектар не образуется). 500—600 видов в тропич. и теплоумеренных поясах (исключая Европу), особенно многочисленны в Америке. Широко культивируются как лекарственные и инсектицидные растения (т. н. александрийский лист, или лист сенны) в странах Африки (в Судане — предмет экспорта) и др. континентов. К. остролистная (*C. acutifolia*, с гор Судана) и К. узколистная (*C. angustifolia*, из Зап. Аравии) — кустарники (выс. ок. 1 м) с серо-зелёными листьями и золотисто-жёлтыми, довольно крупными цветками в коротких пазушных кистях. В СССР с 30-х гг. их разводят как лекарственные, в Ср. Азии, Казахстане, Азербайджане. Декоративные растения.

КАТАБОЛИ́ЗМ (от греч. katabolḗ — сбрасывание, разрушение), диссимиляция, совокупность ферментативных реакций в живом организме, направленных на расщепление сложных органич. веществ — белков, нуклеиновых к-т, жиров, углеводов, поступающих с пищей или запасённых в самом организме (жиры, крахмал, гликоген и др.); противоположная анаболизму сторона обмена веществ. В процессе К. энергия, заключённая в химич. связях крупных органич. молекул, освобождается и запасается в форме богатых энергией фосфатных связей АТФ. Катаболич. процессы — клеточное дыхание, гликолиз, брожение — занимают центр. место в обмене веществ. Ср. *Анаболизм.*

КАТАГЕНЕ́З (от греч. kata- — приставка, означающая движение сверху вниз, и *...генез*), регрессивная эволюция, связанная с переходом организмов в упрощённую экологич. среду и ведущая к общему снижению их морфофизиол. организации, к дезинтеграции и редукции ряда органов и их систем. Примеры К.— регрессивные преобразования организмов при переходе к сидячему образу жизни, паразитизму и т. д. Термин «К.» в отличие от *катаморфоза* подчёркивает экологич. и генетич. аспекты регрессивной эволюции, несводимость её только к морфол. изменениям.

КАТАЛА́ЗА, фермент класса оксидоредуктаз; катализирует реакцию разложения токсичной для организма перекиси водорода (H_2O_2) с образованием H_2O и O_2. Широко распространена в живых клетках, где вместе с ферментами, образующими H_2O_2 (оксидазами аминокислот и др.), содержится в спец. органоидах - микротельцах (пероксисомах). Простетич. группа К.— гем. Мол. м. 250 000. Определение активности К. в эритроцитах используют в мед. диагностике.

КАТА́ЛЬПА (*Catalpa*), род растений сем. бигнониевых (Bignoniaceae) порядка норичниковых. Преим. листопадные, б. ч. невысокие деревья. Плоды, как правило, удлинённые (иногда до 40 см) коробочки. Св. 10 видов, в Сев. Америке, Вест-Индии и Вост. Азии. К. дают лёгкую, мягкую, стойкую к гниению древесину; нек-рые К. культивируют как высокодекоративные.

КАТАМОРФО́З (от греч. kata- — приставка, означающая движение сверху вниз и morphḗ — вид, форма), регрессивные преобразования организмов при переходе их к более простым условиям существования, лежащие в основе регрессивной эволюции — *катагенеза.* К. часто связан с потерей организмами в процессе эволюции нек-рых приспособлений к частным условиям существования (т. е. с известной деспециализацией). Термин «К.» предложен И. И. Шмальгаузеном (1939). Генетич. основа К.— накопление мутаций, вызывающих недоразвитие органов, потерявших своё значение при переходе животных к неподвижному образу жизни, особенно к эндопаразитизму. У таких организмов наблюдаются, однако, и прогрессивные изменения в отд. системах органов. Характерен для таких групп, как усоногие раки, оболочники и др. См. также *Дегенерация, Редукция, Неотения, Педоморфоз.*

КАТАРОБИО́НТЫ, катаробии (от греч. katharós — чистый и *бионт*), организмы, обитающие в незагрязнённых холодных пресных водах с большим кол-вом растворённого кислорода. К. характерны для водоёмов, расположенных в высокогорных или сев. р-нах — нек-рых озёрах, быстротекущих реках и ручьях. Примеры К.: из бурых водорослей — *Heribandiella*, из красных — *Lemanea*, из мхов — *Cratoneurum*; нек-рые двустворчатые брюхоногие моллюски, напр. *Bythinella*; из ракообразных — немногие виды циклопов, ряд видов бокоплавов *Niphargus*; из насекомых — личинки нек-рых веснянок и ручейников; из рыб — форели, хариусы, бычок-подкаменщик.

КАТАСТРО́Ф ТЕО́РИЯ, катастрофизм (от греч. katastrophḗ — переворот), учение, рассматривающее геол. историю Земли как чередование длительных эпох относительного покоя и сравнительно коротких катастрофич. событий, резко преобразовавших лик планеты. Идея о периодических глобальных катастрофах существовала с древности, а в 17—18 вв. использовалась для истолкования геол. истории. В 1812 основоположник палеонтологии Ж. Кювье, окончательно установивший последовательную смену в пластах Земли отличных друг от друга фаун и флор, выдвинул гипотезу о катастрофах как причинах изменения органич. мира в геол. прошлом. Согласно Кювье, в результате стихийных бедствий (катастроф) на значит. части земной поверхности погибали все растения и животные, а затем на их место приходили новые формы, уцелевшие на других участках и никак не связанные с предыдущими. Хотя Кювье отмечал постепенное усложнение органич. форм по мере продвижения от более древних пластов к новейшим, он полностью отрицал учение Ламарка об эволюции живой природы, происхождение поздних форм от более ранних и отстаивал креационистские взгляды о неизменяемости видов. К. т. была доведена до логич. завершения учеником Кювье А. д'Орбиньи, насчитывавшим в истории Земли 27 катастроф, после к-рых живые организмы якобы вновь возникали в результате новых божественных «актов творения». Благодаря развитию эволюц. теории (Ч. Дарвин и др.) К. т. с сер. 19 в. утратила своё значение, однако в 1-й пол. 20 в. частично возродилась в форме т. н. *неокатастрофизма.* Развитые Кювье представления о связи различающихся по возрасту слоёв Земли с качеств. своеобразием органич. мира в каждую эпоху в значит. мере легли в основу биостратиграфии на доэволюционном этапе биологии, а также способствовали утверждению идеи о прогрессе в живой природе.

● Кювье Ж., Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара, пер. с франц., М.—Л., 1937; Канаев И. И., Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина, М.—Л., 1963, гл. 13.

КАТЕПСИ́НЫ (от греч. kathépsō — переувариваю), протеолитич. ферменты из группы эндопептидаз. Локализованы в лизосомах клеток животных. Осуществляют внутриклеточное переваривание белков. Обладают широкой специфичностью, оптимум активности — при слабокислом значении рН.

КАТЕХИ́НЫ, соединения растит. происхождения из группы флавоноидов; производные флавана. Широко распространены в природе катехин, галлокатехин, катехингаллат, галлокатехингаллат. Хорошо растворимы в воде, спирте. При полимеризации К. образуются дубильные вещества. Обнаружены во мн. растениях, богаты ими листья чая, виноградная лоза, бобы какао. К. укрепляют стенки кровеносных капилляров и способствуют более эффективному использованию организмом аскорбиновой к-ты. Применяются в медицине.

КАТЕХОЛАМИ́НЫ, физиологически активные вещества, выполняющие роль химич. посредников (медиаторов и нейрогормонов) в межклеточных взаимодействиях у животных; производные пирокатехина. Метаболич. предшественник К.— аминокислота диоксифенилаланин (L-ДОФА). Нейроны, специализированные для секреции К., обнаружены у представителей всех типов животных, обладающих нервной системой. Осн. нейрональный К. беспозвоночных — дофамин, гораздо реже синтезируется норадреналин. В мозге всех позвоночных вырабатывается дофамин и норадреналин, в периферич. нервной системе мн. позвоночных — норадреналин, у бесхвостых земноводных — адреналин. В хромаффинных клетках у всех позвоночных много адреналин- и норадреналинсекретирующих эндокринных клеток, но имеются и дофаминсекретирующие; экзокринная секреция К. обнаружена только у ланцетника.

КАТРА́Н, крамбе (*Crambe*), род одно- или многолетних, б. ч. сильно ветвистых трав, иногда кустарников, сем. крестоцветных. Листья крупные, сочные. Цветки обычно белые. Плод — двучленный стручок. Ок. 30 видов, в Сев. Африке и Евразии; в СССР — ок. 20 видов, гл. обр. в юж. р-нах. К. татарский (*C. tatarica*) — одно из ландшафтных растений степей Европ. части и Сев. Кавказа; образует перекати-поле. Иногда культивируют К. приморский, или морскую капусту (*C. maritima*), черешки весенних листьев к-рого используют в пищу. К. Кочи (*C. kotschyana*) — кормовое, медоносное и крахмалоносное растение. К. абиссинский (*C. abyssinica*) и др. используют как масличные, кормовые (в т. ч. силосные) растения, в СССР — в Крыму. К. Стевена (*C. steveniana*) — в Красной книге СССР.

КАТРА́НОВЫЕ, колючие акулы (Squalidae), семейство хрящевых рыб отр. катранообразных (Squaliformes). Небольшие акулы дл. не св. 2 м. Анального плавника нет, обычно есть острые шипы у нач. 1-го и 2-го спинных плавников. 5 небольших жаберных щелей. Мигательной перепонки нет. Ок. 10 родов, 20 видов, широко распространены в Мировом ок.; в морях СССР — 1 вид, колючая акула (*Squalus acanthias*), в Чёрном (наз. катран), Баренцевом и Белом (наз. нокотница), а также в дальневост. морях. Дл. до 2 (обычно не более 1,4 м), масса до 14 кг. Стайная рыба, в умеренных водах достигает иногда значит. численности, живёт преим. в придонных слоях воды, на глуб. ок. 200 м, встречается и у поверхности. Подходит к берегам. Яйцеживородяща, рождает 10—25 детёнышей; живёт ок. 25 лет. Питается гл. обр. мел-

кими рыбами, донными и придонными беспозвоночными. Объект промысла. Другие представители сем. обычны в тропич. водах, нек-рые из них, в частности из рода *Etmopterus*, встречаются на глуб. до 2000 м.

КАТУ́ШКИ (Planorbidae), семейство пресноводных сидячеглазых моллюсков. Известны с мела. Раковина (диам. 1,5—40 мм) плоская, реже турбоспиральная или колпачковидная, завита влево. Ок. 50 родов, неск. сотен видов, на всех континентах. Населяют водоёмы любого типа, но, как правило, избегают мест с быстрым течением. Детритофаги, грунтоеды. Виды рода *Biomphalaria* участвуют в распространении шистосоматоза. См. рис. 17 в табл. 31.

КАУДА́ЛЬНЫЙ (от лат. cauda — хвост), хвостовой, относящийся к хвосту, расположенный ближе к заднему концу тела, хвосту (у человека — к крестцово-копчиковому отделу) по продольной оси тела. Напр., К. плавник — хвостовой плавник. Ср. *Краниальный.* См. рис. при ст. *Тело.*

КАУДОФОВЕА́ТЫ, ямкохвостые (Caudofoveata), класс боконервных моллюсков (по др. системе, подкласс аплакофор). Приспособление к роющему образу жизни привело к конвергентному сходству с многощетинковыми червями. Дл. от 0,5 мм до 14 см, тело круглое, червеобразное, мантия плотно обрастает всё тело, кутикула тонкая. Раковины нет — тело диффузно покрыто известковыми спикулами. Нога редуцирована.

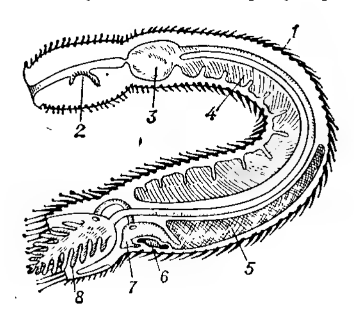


Схема организации каудофовеат: *1* — кутикула, покрытая спикулами; *2* — радула; *3* — желудок; *4* — печень; *5* — гонада; *6* — сердце; *7* — перикард; *8* — жабра.

Около рта головной щиток, радула трёхрядная. 3 отр., ок. 65 видов; в СССР — ок. 10 видов, в сев. и дальневост. морях. Раздельнополые. Численность К. иногда достигает 70 экз./м². Избирательные хищники.

КАУЛЕ́РПА (*Caulerpa*), род сифоновых водорослей. Слоевище состоит из стелющейся цилиндрич. части, дл. до 1—2 м, ризоидов и вертикальных цилиндрич. или плоских, простых или разветвлённых побегов, выс. до 0,5 м. Внутри слоевища расположены поперечные тяжи. Размножение половое (изогамия) и вегетативное — частями слоевища. Ок. 60 видов, в тропич. и субтропич. морях. В странах Азии и Океании используются в пищу.

КАУЛИФЛО́РИЯ (от греч. kaulós — стебель, ствол и лат. flos, род. падеж floris — цветок), развитие цветков и соцветий непосредственно на стволе и на толстых ветвях (из спящих почек). Встречается преим. у тропич. растений, напр. у хлебного дерева, видов фикуса, хурмы, какао, из растений умеренного климата — у волчьего лыка.

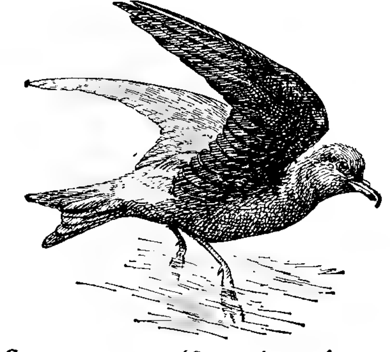
КАУ́РИ, фарфоровки, ужовки, жерновки (Cypraeidae), семейство мор. переднежаберных моллюсков. Известны с юры. Раковина (дл. до 15 см) овальной или овально-грушевидной формы, обычно гладкая (поскольку у живого моллюска закрыта мантией), реже бугорчатая или ребристая, всегда блестящая, с разнообразным цветным рисунком, реже одноцветная. Ок. 200 видов, в тропиках и субтропиках. Раздельнополые. Нек-рые виды прикрывают отложенные яйца телом и раковиной. Личинка планктонная. Донные животные, обитают на твёрдом субстрате (камнях, плотном песке, среди кораллов), от зоны прибоя до глуб. более 100 м. Питаются моллюсками, асцидиями, губками, растениями, соскребая их радулой с субстрата. Раковины К. издавна использовались в качестве украшений, денег [виды *Cypraea (Monetaria) moneta* и *C. (M.) annulus*], талисманов, магич. объектов. См. рис. 7 в табл. 31 и рис. 15, 16 в табл. 32.

КАУЧУ́К НАТУРА́ЛЬНЫЙ, эластичный материал, получаемый коагуляцией млечного сока (латекса) каучуконосных растений. Осн. компонент К. н. — углеводород полиизопрен (91—96%). В зависимости от того, в каких тканях накапливается К. н., каучуконосные растения делят на латексные (каучук содержится в млечном соке), паренхимные (в паренхиме осевых органов — стеблей, корней), хлоренхимные (в зелёных тканях молодых побегов и листьях). Пром. значение имеют латексные деревья, к-рые не только накапливают каучук в большом кол-ве, но и легко его отдают; из них наиважнейшее — гевея бразильская, дающая 95% мирового произ-ва К. н. Травянистые латексные каучуконосные растения из сем. сложноцветных (кок-сагыз, тау-сагыз, крым-сагыз и др.), произрастающие в умеренной зоне, в т. ч. в СССР, содержат каучук в небольшом кол-ве в корнях и пром. значения не имеют. К паренхимным каучуконосным растениям относится гваюла (родом из Мексики), к хлоренхимным — ряд видов из родов крестовник, василёк и др. Вулканизацией К. н. получают прочную и эластичную резину (иногда резиновые изделия получают непосредственно из латекса).

КАЧИ́М, гипсолюбка (*Gypsophila*), род растений сем. гвоздичных. Одно- или многолетние, часто сильно ветвистые травы, редко полукустарники. Цветки обычно мелкие (диам. до 2 мм), многочисленные, в дихазиях, протандричные, опыляются насекомыми (чаще пчёлами). Ок. 120 видов, в умеренном поясе Евразии (особенно в Вост. Средиземноморье), Африке (Египет), 1 вид — в Австралии и Нов. Зеландии; в СССР — ок. 70 видов, гл. обр. на Кавказе и в Ср. Азии. К. метельчатый (*G. paniculata*) образует перекати-поле, К. пронзённолистный (*G. perfoliata*), помимо обоеполых цветков (их большинство), имеет пестичные цветки с рудиментарными, лишёнными пыльцы тычинками; размножаются семенами; возобновляются из почек в основании стеблей и на верхушке корня. Корни этих и ряда др. видов (т. н. белый мыльный корень) богаты сапонинами, применяются для мытья шерсти и шёлка, в ветеринарии. К. аретиевидный (*G. aretioides*), растущий в юж. Закавказье, в Туркмении и Иране, образует твёрдые подушки диам. до 2 м (масса до 150 кг). К. изящный (*G. elegans*), К. метельчатый и др. разводят как декоративные. Эндемик юж. Казахстана К. аулиеатинский (*G. aulieatensis*) — на грани исчезновения, в Красной книге СССР.

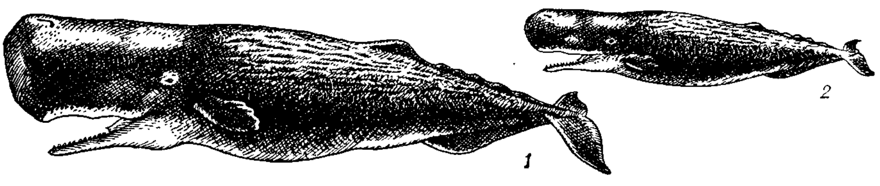
Качим аретиевидный: *а* — часть растения-подушки; *б* — цветоносный побег.

КАЧУ́РКОВЫЕ (Hydrobatidae), семейство буревестникообразных. Дл. 14—25 см. Крылья относительно короткие. Полёт только активный, часто трепещущий, над самой водой. 8 родов, 22 вида, на Атлантич., Индийском и Тихом океанах. В СССР на берегах дальневост. морей гнездится 3 вида. Активны гл. обр. ночью. Гнездятся колониями в норах или между камней в прибрежных скалах. Питаются мелкими мор. животными. Малая, или вилохвостая, качурка (*Oceanodroma monorhis*) — в Красной книге СССР.



Северная качурка (*Oceanodroma furcata*).

КАШАЛО́Т (*Physeter catodon*, *Ph. macrocephalus*), морское млекопитающее сем. кашалотовых подотр. зубатых китов. Дл. самцов до 21 м, самок до 13 м. Голова огромная (до ⅓ дл. тела), спереди тупая (на верхнечелюстных костях распо-



Кашалот: *1* — самец; *2* — самка.

ложен спермацетовый орган, выступающий над челюстями вперёд). На узкой ниж. челюсти 36—60 зубов; в верх. челюсти зубы не прорезаются. Окраска от бурой до тёмно-коричневой. Полигам. Половая зрелость в 5—6 лет. Самцы широко мигрируют в Мировом ок., исключая моря Арктики; самки образуют гаремы в тёплом поясе океана. Беременность 16—17 мес, лактация 18 мес, возможно более. Продолжительность жизни до 50 лет. Питается гл. обр. головоногими моллюсками. За пищей ныряет на глуб. до 2 км и может находиться под водой до 1,5 ч. Численность К. ок. 600 тыс. Пелагический промысел запрещён.

● Берзин А. А., Кашалот, М., 1971.

КАШТА́Н (*Castanea*), род растений сем. буковых. Листопадные деревья или (реже) кустарники с бороздчатой корой. Цветки в клубочках, собранных в общие колосовидные соцветия (имеют вид серёжек), однополые — тычиночные, реже пестичные (растения однодомные — с тычиночными соцветиями в верх. части и пестичными — у основания). К. преим. насекомоопыляемые (иногда ветроопыляемые); цветут после распускания листьев. Плод — односемянные орехи яйцевидной формы в соплодиях — плюсках, обычно по 3. Св. 11—12 довольно близких морфологически, иногда трудно различимых видов, в Сев. Америке, Вост. Азии, Средиземноморье. В СССР 1 вид — К. посевной, или настоящий (*C. sativa*), в Закавказье, растёт также на Ю. Зап. Европы и в М. Азии. Дерево выс. 30—35 м (в высокогорьях приобретает кустарниковую форму). Выращивают этот и ещё 3 вида как декоративные. К. посевной — орехоплодная, тепло-, влаголюбивая, теневыносливая порода. Начинает плодоносить на 5—10-й год, живёт 200—300 (до 1000) лет. Плоды употребляют в пищу. Древесина — поделочный материал. Виды К. известны с начала третичного периода. Зародилась культура К. ещё до н. э. в М. Азии.

КВА́ГГА, степная зебра (*Equus quagga*), млекопитающее рода лошадей. Была распространена на Ю.-З. Юж. Африки. Истреблена, по-видимому, к 70-м гг. 19 в.; последняя К. погибла в зоопарке Амстердама в 1883.

КВА́КВЫ (*Nycticorax*), род цаплевых. Шея, ноги и клюв короче, чем у большинства др. цаплевых. 5 видов. Распространены в тропич. и умеренных поясах. Кваква (*N. nycticorax*) распространена на всех континентах, кроме Австралии, в СССР — на Ю. Европ. части и в Ср. Азии; зимой отлетает в Африку. Дл. тела ок. 60 см. Держится по берегам водоёмов, колонии на деревьях. В кладке 4—5 яиц. Активны ночью и в сумерках. Питаются рыбой, лягушками и мелкими беспозвоночными.

КВА́КШИ (Hylidae), семейство бесхвостых земноводных. Дл. от 2 до 13,5 см. Большинство К. ведут древесный образ жизни, что обусловило особое строение конечностей: фаланги пальцев на концах имеют дополнит. вставочные хрящи и присасыват. диски. Окраска К. покровительственная и меняется в зависимости от окружающего фона; у большинства покровы яркие, часто зелёных тонов. 35 родов, ок. 580 видов, во всех частях света, но преим. в тропич. Америке и в Австралии. Повсеместно распространены (кроме тропич. Азии и Африки) представители рода собственно К. (*Hyla*) — самого обширного среди земноводных (289 видов). В СССР — 2 вида: обыкновенная К., или древесница (*H. arborea*), дл. 3,5—4,5 см, на юге РСФСР, на Украине и Кавказе; дальневосточная К. (*H. japonica*), дл. 4,8 см, на юге Д. Востока. К. обитают в широколиств. и смешанных лесах, на лугах, в горах на выс. до 1500 м, в водоёмах. Активны ночью и в сумерках. Питаются насекомыми и др. беспозвоночными, нек-рые и позвоночными (мелкими рыбами, ящерицами). Одни из К. зимуют в лесной подстилке, норах, под камнями, другие — на дне водоёмов, закапываясь в ил. Размножаются как на деревьях, так и в водоёмах, откладывая яйца (от 4 до 1000) в пазухи листьев с накопленной там водой, после чего образуются т. н. листовые пакеты (филломедузы), или в воду. Многим (напр., сумчатым К.) свойственна забота о потомстве. Личинка К.—головастик — быстро превращается во взрослую особь. См. рис. 25 в табл. 41.

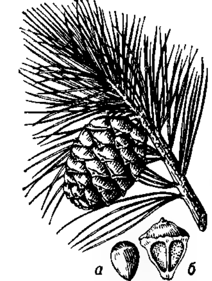
КВА́НТОВАЯ ЭВОЛЮЦИЯ (от лат. quantum — сколько), концепция, объясняющая высокие *темпы эволюции* при формировании крупных таксонов (семейств, отрядов, классов и т. д.). Предложена Дж. Симпсоном в 1944. В процессе К. э. исходная группа организмов утрачивает приспособленность к своей прежней адаптивной зоне и затем либо быстро преодолевает нестабильное состояние («неадаптивная фаза», «интервал неустойчивости»), развивая комплекс приспособлений к новой адаптивной зоне, либо вымирает. Концепция К. э. подвергается сомнению мн. учёными, к-рые считают более вероятным постепенное освоение новой среды обитания (с использованием промежуточных типов местообитаний) при соответствующем образе жизни.

КВЕЗА́Л, кетсаль (*Pharomachrus mocinno*), птица отр. трогонообразных. Дл. ок. 40 см, не считая длинных (до 80 см) верх. кроющих перьев хвоста, скрывающих рулевые перья. Голова, грудь и спина ярко-зелёные, брюшко багряно-красное. Селится в туманных горных лесах Центр. Америки (от юж. Мексики до зап. Панамы). Гнездится в дуплах. Осн. пища — плоды, особенно дерева окотея (из лавровых), а также насекомые и др. мелкие животные. К.— священная птица древних майя и ацтеков; изображение К.— национальная эмблема Гватемалы. Охраняется законом. В Красной книге МСОП.

Квезал: самец (слева) и самка.

КЕДР (*Cedrus*), род вечнозелёных деревьев сем. сосновых. Выс. ствола 25—50 м. Крона пирамидальная, у старых деревьев зонтиковидная. Хвоинки 3—4-гранные, колючие, от тёмно- и сине-зелёных до серебристо-серых, в пучках по 30—40 или одиночные. Шишки дл. 5—10 см, шир. 4—6 см, созревают и рассыпаются на 2—3-й год. Семена дл. до 1,8 см, с большим крылом. К. живут до 1000 и более лет. Древесина желтоватая или красноватая, ароматная, устойчива к повреждениям насекомыми и грибами, используется на мелкие поделки. 4 вида: К. атласский (*C. atlantica*), с прямой, реже наклонённой в сторону верхушкой кроны, б. ч. с голубовато-зелёной или серебристо-серой хвоей дл. до 2,5 см,— в Сев. Африке; К. ливанский (*C. libani*) — в горах Турции, Ливана и Сирии; К. кипрский, или короткохвойный (*C. brevifolia*), — в горах о. Кипр, К. гималайский (*C. deodara*), б. ч. со светло-зелёной хвоей дл. до 5 см,— в Зап. Гималаях. В СССР разводят как декоративные 3 вида (кроме К. кипрского), в Крыму, на Кавказе, Ю. Ср. Азии. Кедром часто наз. нек-рые виды др. родов, напр. кедровые сосны, виды речного К., или либоцедруса (*Libocedrus*), из сем. кипарисовых, и нек-рые др.

КЕДРО́ВАЯ СОСНА́, группа видов сосны, б. ч. с 5 хвоинками в пучке, дающих съедобные, чаще бескрылые семена, т. н. кедровые орехи. Семена созревают через 2 года после цветения и опадают вместе с шишками. Наиб. известна К. с. сибирская (*Pinus sibirica*) — дерево выс. 35—40 м и диам. до 1,8 м, с коричневато-серой корой, с густой конусовидной кроной, образованной сближенными мутовками коротких веток. Молодые побеги покрыты густым рыжим опушением. Шишки дл. 6—13 см, с плотно прижатыми чешуями. Семена тёмно-бурые, дл. 10—14 мм, шир. 6—10 мм, разносятся птицей кедровкой, белками, бурундуками и др.; обильные урожаи орехов бывают через 5—6 лет. Живёт до 500 лет. Растёт на С.-В. Европ. части СССР (восточнее р. Вычегда), почти по всей Сибири и в сев. Монголии. Образует смешанные леса с елью, пихтой, лиственницей или чистые насаждения — кедрачи. К. с. корейская, или маньчжурская (*P. koraiensis*),— дерево выс. до 60 м, часто многовершинное. Шишки дл. до 15 см. Растёт по горным склонам на Д. Востоке СССР (один из гл. компонентов Уссурийской тайги), в Сев.-Вост. Китае, в Корее и Японии (о. Хонсю). Даёт ценную древесину розового цвета. Кедровый стланик (*P. pumila*) — кустарник (реже деревце выс. 3—5 м), часто с прижатыми к земле ветвистыми стволиками, обитающий в Вост. Сибири и на Д. Востоке. К. с. европейская (*P. cembra*) — альпийско-карпатский вид, плейстоценовый реликт, в Красной книге СССР. Часто к К. с. относят сосну итальянскую, или пинию (*P. pinea*), родом из Средиземноморья, имеющую по 2 хвоинки в пучке и съедобные семена. Ценная древесина К. с. используется как



Кедровая сосна сибирская, ветка с шишкой: *а* — семя, *б* — чешуя шишки.

строит. материал, идёт на изготовление мебели, муз. инструментов и т. п.; орехи — ценный пищ. продукт, дающий также кедровое масло; при подсочке растущих деревьев получают живицу. Весьма декоративны, используются в озеленении. К. с. часто неправильно наз. кедром.

КЕДРО́ВКА, ореховка (*Nucifraga caryocatactes*), птица сем. вороновых. Дл. в среднем 35 см. Распространена в Евразии, в СССР — от Юж. Карелии и Белоруссии до Камчатки и Курильских о-вов, изолированный ареал в ельниках Тянь-Шаня. Обитает в смешанных и хвойных лесах, на С. В. страны — в зарослях кедрового стланика. Зимой совершает небольшие кочёвки, но в годы неурожая семян кедровой сосны и ели совершает массовые миграции далеко за пределы гнездовой области. Гнездится в лесах на деревьях. Уничтожая много семян кедровой сосны (кедровых орехов), К. вместе с тем способствует её расселению на вырубках и гарях (закапывая осенью про запас в землю или под мох семена, К. не все потом выкапывает, часть их прорастает). Поедает также насекомых.

КЕЙЛО́НЫ, тканево- и клеточно-специфические гормоноподобные регуляторы пролиферации клеток; полипептиды или низкомолекулярные гликопротеиды. Образуются всеми клетками высших организмов и наряду с гормонами (напр., с адреналином, гидрокортизоном) обеспечивают гомеостаз численности клеточных популяций. Обнаружены в разл. жидкостях организма, в т. ч. в моче. Действуя по принципу обратной связи, К. тормозят деление клеток и стимулируют их дифференцировку. Уменьшение популяции клеток, напр. потеря эпидермиса в результате ранения или потеря лейкоцитов при кровотечении, вызывает уменьшение К. и подъём митотич. активности соответствующих тканей, и наоборот. К. участвуют в нормальном и злокачеств. росте тканей, заживлении ран, иммунном ответе и др. процессах.

● Балаж А., Блажек И., Эндогенные ингибиторы клеточной пролиферации, пер. с англ., М., 1982.

КЕ́КЛИК, каменная куропатка (*Alectoris kakelik*), птица сем. фазановых. Дл. 35 см. Клюв и ноги красные. Распространён от Балканского п-ова до Китая; в СССР — на Кавказе, в Ср. Азии, Юж. Казахстане, Юж. Алтае и Туве. Селится на каменистых склонах гор, поросших редким кустарником. Зимой откочёвывает в предгорья. Моногам. В кладке до 24 яиц. Объект охоты. Акклиматизирован в Крыму. В Ср. Азии К. часто держат в клетках.

КЕМБРИ́ЙСКИЙ ПЕРИО́Д, кембрий (от Cambria — лат. назв. Уэльса), первый период палеозоя. Следует за вендом, предшествует ордовикскому периоду. Начало по абс. исчислению 570 ± 20 млн. лет, конец 490 ± 15 млн. лет назад, длительность ок. 80 ± 20 млн. лет. В начале К. п. произошло обширное наступление моря (трансгрессия), сменившееся с середины кембрия его отступанием (регрессией), достигшим максимума в позднем кембрии. В Сев. полушарии преобладали моря, в Южном — существовал материк Гондвана. Для К. п. характерно массовое появление разных групп организмов с минерализов. скелетом. К концу К. п. существовали представители почти всех типов животных, известны также группы, систематич. положение и ранг к-рых не установлены. Для кембрия характерны трилобиты, составлявшие до 60% всех видов мор. фауны, хиолиты, беззамковые плеченогие, разнообразные кишечнополостные, моллюски, иглокожие, конодонты. В раннем кембрии были распространены первые рифообразователи — археоциаты; в конце — появились граптолиты и бесчелюстные позвоночные. Тогда же вымер ряд классов, возникших в К. п., но существовавших короткое время, напр. пробивальвии (условно относимые к моллюскам), а из иглокожих — ряд классов, включавших очень своеобразных примитивных представителей типа. Из растений для К. п. характерны разл. водоросли. См. *Геохронологическая шкала*. См. табл. 2А.

КЕНА́Ф (*Hibiscus cannabinus*), однолетнее растение рода гибискус. Выс. до 5—6 м. Произрастает в Юж. Африке и Центр. Индии. Родина К.— Индия. В стеблях К. (выс. 1—5 м) содержится волокно, уступающее по качеству джутовому, в семенах — масло, используемое как техническое. Возделывается преим. в тропиках. В Россию завезён в 19 в. В СССР выращивают на небольших площадях в Узбекистане. В ряде стран начато произ-во из К. бумажной массы.

КЕНГУРО́ВЫЕ (Macropodidae), семейство сумчатых. Известны с плиоцена Нов. Гвинеи и с верхнего олигоцена Австралии. Дл. тела 25—160 см, хвоста 15—105 см, масса 1,4—90 кг. Хвост у нек-рых очень мощный. Задние конечности длиннее и сильнее передних; первого пальца нет, второй и третий соединены кожистой перепонкой. Выводковая сумка открывается вперёд. Желудок сложный, многокамерный. Есть диастема. Пища возвращается в ротовую полость для повторного пережёвывания. 15—17 родов, ок. 55 видов, в Австралии, Тасмании, Нов. Гвинее, на архипелаге Бисмарка и нек-рых прилежащих о-вах. Акклиматизированы в Нов. Зеландии. Наиб. известные К.— мускусный кенгуру (*Hypsiprymnodon moschatus*), валлаби (*Wallabia bicolor* и представители др. родов), исполинские кенгуру (*Macropus gigantea* и др.). Наземные животные (имеются древесные). Большинство видов передвигаются прыжками (до 13 м в длину), используя хвост как балансир, со скоростью до 50 км/ч. Растительноядные. Раз в год рождают 1 детёныша (редко 2) и вынашивают его в сумке 6—8 мес. Численность нек-рых видов высока, могут наносить ущерб с. х-ву. Ряд видов — объект промысла (ради мяса и шкуры); разводят на фермах. Численность ряда видов сокращается (гл. обр. из-за браконьерства). 9 видов в Красной книге МСОП. См. рис. 10 в табл. 49.

КЕНДЫ́РЬ (*Trachomitum*), род многолетних трав или полукустарников сем. кутровых. 6 видов, в Юж. Европе, умеренном поясе Азии; все встречаются в СССР (из них 3 эндемичные), на Ю. Европ. части, на Кавказе, в Крыму, Ср. Азии, на Ю. Зап. и Вост. Сибири. К. ланцетолистный (*T. lancifolium*) — двудомное самоопыляющееся (не всегда) волокнистое растение со стеблем выс. до 4—5 м. Прежде К. объединяли с близким родом кутра (*Apocynum*).

КЕНИАПИТЕ́КИ (*Kenyapithecus*), род вымерших человекообразных обезьян. Известны по фрагменту ниж. челюсти с неск. зубами, обнаруженному в верхнем миоцене Вост. Африки (Кения). Абс. возраст 12—14 млн. лет. По морфол. особенностям зубов К. настолько близки к *рамапитеку*, что нек-рые исследователи объединяют их в один род. Судя по слабому развитию клыков и др. прогрессивным особенностям зубной системы, К., возможно, были предками австралопитековых.

КЕРАТИ́НЫ, белки наруж. слоя кожи и её производных (волос, шёрстного покрова, перьев, когтей, копыт, рогов и т. п.). Обусловливают механич. прочность кожи и кожных образований. В составе К. много цистеина (до 15%, в К. волос человека 11—12%), глутаминовой к-ты, лейцина, но мало лизина, гистидина, серина. Нерастворимость, эластичность и др. механич. особенности К. обусловлены многочисл. дисульфидными связями между полипептидными цепями. При их разрушении восстановлением или окислением К. становятся растворимыми и чувствительными к действию протеолитич. ферментов. К. может гидролизоваться в кишечнике личинок платяной моли, нек-рых кожеедов, пухоедов; окислительно-восстановит. потенциал в их средней кишке очень низок, что способствует восстановлению дисульфидных связей; эти насекомые, по-видимому, имеют также протеазу для переваривания восстановленного К. У млекопитающих К. различаются гл. обр. по аминокислотному составу, способу упаковки микрофибрилл, а также по кол-ву богатого серой аморфного белкового матрикса, в к-рый они погружены. Методом рентгеноструктурного анализа у К. установлено 2 конформации: α-К. (структура нерастянутых волокон) и β-К. (растянутая форма К.). Позднее было обнаружено, что структуры типа α-спиралей, являющиеся преобладающей пространств. формой большинства фибриллярных белков, аналогичны α-К. (приставка α в термине «α-спираль» была выбрана именно поэтому).

КЕРМЕ́К (*Limonium*), род растений сем. плюмбаговых. Многолетние травы с прикорневой розеткой листьев, реже полукустарники. Цветки мелкие, в метельчатых соцветиях, розовые, пурпуровые или жёлтые, насекомоопыляемые. Св. 200 видов, на всех континентах, но преимущественно от Средиземноморья до Центр. Азии; многие К.— галофиты. В СССР — около 40 видов, гл. обр. в южных районах; растут обычно на солонцах, солончаках, по берегам морей и солёных озёр, а также на сухих горных склонах. К. Гмелина (*L. gmelinii*), К. Мейера (*L. meyeri*) и др. виды — дубильные растения, дающие технич. сырьё. Из К. получают краски для кож. и коврового произ-в. Нек-рые виды разводят как декоративные. См. рис. при ст. *Плюмбаговые*.

КЕРЧАКИ́ (*Myoxocephalus*), род мор. рыб сем. керчаковых отр. скорпенообразных. Дл. обычно ок. 25 см (редко до 60 см). Голова с шипами и гребнями. Св. 10 видов, в басс. сев. части Атлантич. ок., Сев. Ледовитом ок., Охотском, Японском и Беринговом морях. В СССР — ок. 10 видов, преим. в дальневост. морях. В Балтийском м. и вдоль сев. побережья Европы обычен европейский К. (*M. scorpius*). Ярко окрашен (у самцов под грудными плавниками белые пятна на оранжевом фоне); брюхо молочно-белое. Обитает преим. на глуб. 25—60 м. Донная, малоподвижная рыба. Нерест в начале зимы. Плодовитость до 2500 икринок. Самец охраняет кладку. Личинки пелагические. Питаются К. рыбой и ракообразными. См. рис. 8 в табл. 36.

КЕТА́ (*Oncorhynchus keta*), проходная рыба семейства лососёвых. 2 сезонные расы: летняя и осенняя. Дл. лет-

ней К. ок. 60 см, масса ок. 2,5 кг. Половая зрелость на 3—5-м году жизни. Нерест в августе. Плодовитость ок. 3 тыс. икринок. Дл. осенней К. до 90 см, масса до 4,5 кг. Половая зрелость на 4-м году жизни. Нерест в ноябре — декабре. Плодовитость ок. 4 тыс. икринок. Во время нереста К. приобретает брачный наряд. После нереста погибает. Икра оранжевая, до 6,5—7 мм в диам. Размножается в реках, от устья Лены до Кореи и о. Хоккайдо, по амер. побережью — от Аляски до Калифорнии. Молодь питается беспозвоночными, взрослые в море — рыбой. Ценный объект промысла и разведения. См. рис. 10, 11 в табл. 34.

α-КЕТОГЛУТА́РОВАЯ КИСЛОТА́, $HOOC(CH_2)_2C(O)COOH$, дикарбоновая α-кетокислота. В живых организмах присутствует гл. обр. в виде солей — кетоглутаратов — промежуточных продуктов, связывающих азотистый обмен с превращениями жиров и углеводов. В цикле трикарбоновых к-т образуется при окислит. декарбоксилировании изолимонной к-ты. К синтезу приводят также реакции переаминирования и дезаминирования глутаминовой к-ты, декарбоксилирования щавелевоянтарной к-ты. В клубеньковых бактериях может происходить включение аммиака в α-К. к. с образованием глутаминовой к-ты.

КЕТО́ЗЫ, моносахариды, содержащие в своей молекуле кетонную группу (=C=O); фруктоза, сорбоза и др.

КЕФА́ЛЕВЫЕ (Mugilidae), семейство рыб отр. кефалеобразных. Дл. в среднем 40—50 см, масса до 7 кг. Тело торпедовидное, боковой линии нет или она неполная. Зубы мелкие или их нет. У нек-рых К. есть жировое веко. Чешуя крупная, покрывает тело и голову. Св. 10 родов, ок. 100 видов, в тропич. и субтропич. мор. и пресных водах. В СССР 7 видов: лобан, сингиль (*Mugil auratus*), остронос (*M. saliens*), пиленгас (*M. soiuy*) и др., в Чёрном, Азовском, Японском морях, акклиматизированы в Каспийском м. Стайные эвригалинные рыбы. Зимуют в море. Нагуливаются в эстуариях. Нерест недалеко от берегов. Плодовитость 0,5—7 млн. икринок. Икра пелагическая, мелкая. Питаются детритом, обрастаниями, мелкими беспозвоночными. Объект промысла и разведения.

КЕФАЛЕОБРА́ЗНЫЕ (Mugiliformes), отряд костистых рыб. Известны с эоцена. Дл. от 30 см до 3 м, масса до 140 кг; наиб. крупные — барракуды. 6—7 лучей жаберной перепонки. Закрытопузырные. Плавники с колючками. Спинных плавников 2; брюшные плавники из 6 лучей. Чешуя циклоидная или ктеноидная.

Кефалеобразные: *1* — большая барракуда (*Sphyraena barracuda*); *2* — лобан (*Mugil cephalus*); *3* — пятипалый пальцепер (*Polynemus quinquarius*).

3 сем.: барракудовые, кефалевые и пальцеперовые, ок. 20 родов, св. 150 видов, в прибрежной зоне тропич. и умеренных морей, нек-рые заходят в пресные воды. В водах СССР — 7 видов сем. кефалевых и 1 вид сем. барракудовых. Питаются детритом (кефали), бентосом (пальцеперы) или рыбой (барракуды). Объект промысла и разведения.

КЕ́ШЬЮ, а к а ж у, дерево рода *анакардиум* и его ореховидные плоды.

КИБЕРНЕ́ТИКА БИОЛОГИ́ЧЕСКАЯ, б и о к и б е р н е т и к а (от греч. kybernetikē — искусство управления), научное направление, связанное с применением идей и методов кибернетики в биологии. Исторически зарождение и развитие К. б. связаны с эволюцией представлений об обратной связи в живых системах (А. А. Богданов, П. К. Анохин и др.). В дальнейшем в связи со становлением кибернетики её биол. направление сформировалось в науку об общих закономерностях управления и связи в биологических системах, о процессах хранения, передачи и переработки информации в этих системах и способах её кодирования (Н. Винер, А. А. Ляпунов, И. И. Шмальгаузен). Дифференциация биологических наук привела к делению К. б. на ряд самостоят. разделов (нейрокибернетика, физиологическая кибернетика, математическая генетика, математическая экология, математическая биофизика и т. п.).

Естественная иерархия живых систем определяет иерархию объектов, изучаемых К. б. Со структурно-функциональной и информационной точки зрения всё многообразие живого может быть подразделено на 4 главных уровня: молекулярно-генетический (клеточный), онтогенетический (организменный), популяционно-видовой и биогеоценотический, или биосферный. Для каждого из этих уровней характерны свои способы кодирования и переработки информации, свои системы управления и связи и их иерархии. На молекулярно-генетическом уровне осн. внутриклеточные управляющие системы (хромосомы и нек-рые др. органоиды) осуществляют ауторепродукцию клеток и передают наследственную информацию от поколения к поколению. Расшифровка наследственной информации и её реализация происходят на следующем уровне— онтогенетическом. Онтогенез организмов определяется согласованной реализацией наследственной информации за счёт работы управляющих систем особи. На популяционном уровне происходит процесс изменения и закрепления наследственной информации, приводящей к образованию пусковых механизмов эволюции, дифференциации, возникновению адаптаций, видообразованию и в конечном счёте — к эволюционному прогрессу. На биогеоценотическом уровне популяции разных видов образуют сообщества, находящиеся в сложных взаимоотношениях как между собой, так и со средой. Т. о., биосфера — это иерархически организованная система объектов разных уровней организации, каждый из к-рых может быть расчленён на объекты более низкого уровня; между всеми объектами системы происходит объединяющий их обмен энергией, веществом и информацией.

Для рассмотрения конкретных биол. систем как кибернетических необходимо специфическое имитационное моделирование, при к-ром следует отвлечься от многих спец. свойств системы (размеров, способов формирования сигналов и т. п.), но отразить в модели такие типичные для данной системы особенности, к-рые связаны с её функционированием, структурой, передачей и преобразованием информации. Поэтому для К. б. особенно существенны понятия структуры, законов функционирования и критериев функционирования системы, причём её структура определяется характером связей между элементарными единицами системы. Описание функционирования системы задаётся функциями, определяющими изменения состояния её элементов, задающими выходные сигналы и команды на изменения структуры. И, наконец, поскольку К. б. имеет дело с управляющими системами, необходимо задать критерий (или цель) управления. Это может быть поддержание гомеостаза системы, оптимизация некоторой её функции или приспособление к меняющейся среде. Необходимо заметить, что для многих биологических систем понятие цели управления не определено (напр., что является целью эволюции?). Поэтому зачастую задание критерия или цели управления является лишь удобным приёмом, позволяющим построить замкнутую модель при недостатке конкретной информации.

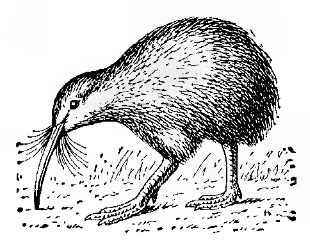
Исследование простых систем может быть проведено средствами классической математики. Для сложных систем, с к-рыми обычно приходится иметь дело в биологии, эти методы оказываются, как правило, непригодными. Эффективное исследование таких систем, состоящих из большого количества элементов с разнообразными и нерегулярными связями между собой, не сводящимися к простым закономерностям, классическими дедуктивными методами оказывается невозможным. Поэтому в качестве основного метода исследования сложных систем в К. б. используют метод вычислительных экспериментов на ЭВМ, к-рый с сер. 20 в. стал новым методом научного познания. Вычислительный эксперимент основан на использовании т. н. имитационных моделей, являющихся переложением на машинный язык описаний моделируемых процессов. Во многих случаях (напр., при исследовании экологических систем) этот метод единственно возможен, т. к. натурные эксперименты часто неосуществимы или неоправданно рискованны.

В последние годы термин «биологическая кибернетика» употребляется реже, в основном по отношению к процессам управления в живых системах. Многие проблемы, к-рые ранее рассматривали в рамках К. б., стали относить к сфере системного анализа или информатики (в приложении к биологии). См. также *Биологические системы.*

● Б о г д а н о в А. А., Всеобщая организационная наука, т. 1—2, СПБ—М., 1913—1917; Э ш б и У. Р., Введение в кибернетику, пер. с англ., М., 1959; А н о х и н П. К., Физиология и кибернетика, в кн.: Философские вопросы кибернетики, М., 1961; В и н е р Н., Кибернетика, или управление и связь в животном и машине, пер. с англ., 2 изд., М., 1968; Ш м а л ь г а у з е н И. И., Кибернетические вопросы биологии, Новосиб., 1968; Л я п у н о в А. А., О кибернетических вопросах биологии, в кн.: Проблемы кибернетики, в. 25, М., 1972; С в и р е ж е в Ю. М., Математические модели в экологии, в кн.: Математические методы в биологии, в. 5, К., 1982; Кибернетика живого. Человек в разных аспектах, М., 1985.

КИВИОБРА́ЗНЫЕ, б е с к р ы л ы е (Apterygiformes), отряд птиц, сближаемых с бескилевыми. Известны из плейстоцена Нов. Зеландии. Дл. 50—80 см, масса 1,35—4 кг. Тело равномерно покрыто волосовидными перьями. Крылья редуцированы, хвоста нет, ноги короткие, сильные, с острыми когтями. Клюв

длинный, гибкий, с ноздрями на самом конце. Единств. сем. киви (Apterygidae) включает 1 род, 3 вида, в Нов. Зеландии; обыкновенный киви (*Apteryx australis*) — на Северном и Южном о вах и о. Стьюарта, 2 др. вида — на Южном



Обыкновенный киви.

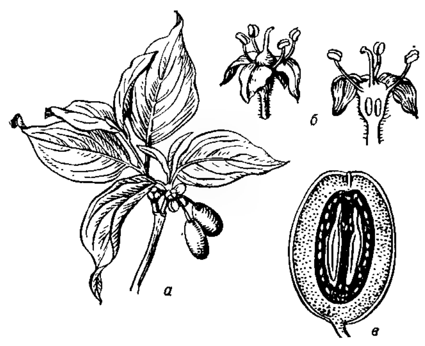
о. Скрытные ночные птицы; живут в густых зарослях. Гнёзда в норах или под корнями. В кладке 1—2 крупных яйца (масса ок. 1/8 массы самки); насиживает самец. Питаются червями, насекомыми и опавшими ягодами. К. были почти истреблены ради перьев, из к-рых делали искусств. мушки для ловли форели. Находятся под охраной (с 1921).

КИВСЯКИ́, сборное название 3 отрядов (Julida, Spirobolida и Spirostreptida) двупарноногих. Дл. 1—30 см. Развитие обычно с анаморфозом (см. *Метаморфоз*). Неск. видам К. свойствен периодоморфоз (взрослый самец в результате линьки превращается в личинку, к-рая, линяя, либо превращается снова в половозрелую особь, либо остаётся личинкой). У нек-рых видов секрет защитных желёз ядовит. Св. 30 тыс. видов, в осн. в тропич., субтропич. и умеренных поясах; в СССР — св. 200 видов, в лесах и степях. В Европ. части СССР обычны серый К. (*Rossiulus kessleri*) и песчаный К. (*Schizophyllum sabulosum*). Почвообразователи, нек-рые повреждают растения. См. рис. 6 при ст. *Многоножки*.

КИДА́С, к и д у с, млекопитающее рода куниц; гибрид соболя и лесной куницы. Размеры неск. больше размеров родителей. Во внеш. виде доминируют признаки куницы. К. встречаются в басс. р. Печора и в Зауралье.

КИ́ЖУЧ (*Oncorhynchus kisutch*), проходная рыба сем. лососёвых. Дл. до 88 см, масса до 6,5 кг. Обитает в сев. части Тихого ок. По амер. побережью входит на нерест в реки от Аляски до Калифорнии, по азиат.— от р. Анадырь до о. Хоккайдо; обычен в реках Камчатки. Образует пресноводные карликовые формы. Половая зрелость на 3—4-м году жизни. Нерест в мелких реках и ключах с сентября по март, часто подо льдом. Во время нереста бока у самцов тёмно-малиновые. Плодовитость ок. 5 тыс. икринок. Икра до 4,5 мм в диам. Молодь живёт в реке 1—2 года, где питается планктоном и молодью рыб, взрослые в море — рыбой. Ценный объект промысла. См. рис. 15 в табл. 34.

КИЗИ́Л (*Cornus*), род растений сем. кизиловых. Деревья или кустарники выс. 2,5—10 м, часто с красновато-бурыми побегами. Цветки жёлтые, в зонтиковидном соцветии. Плод — мясистая костянка дл. 1,5 см, от красной до почти чёрной. 4 вида, в Юж. и Вост. Европе, на Кавказе, в М. Азии, Японии и Китае, в Сев. Америке. В СССР 1 вид — К. мужской, или обыкновенный (*C. mas*), на Ю.-З. Европ. части, в Крыму и на Кавказе, в подлеске дубовых и грабовых лесов. Растёт медленно. Даёт корневую поросль. Цветёт обильно и длительно, до появления листьев. Плоды употребляют в пищу. Древесина идёт на разл. поделки. Медоносы. Используют в живых изгородях, для закрепления оврагов, осыпей. Иногда в род К. включают роды дёрен, свидина и ботрокариум.



Кизил мужской: *а* — плодущий побег; *б* — цветок (общий вид и продольный разрез); *в* — плод (продольный разрез).

КИЗИ́ЛОВЫЕ, порядок (Cornales) и семейство (Cornaceae) двудольных растений. Деревья или кустарники, редко лианы, полукустарники и полукустарнички. Листья б. ч. супротивные, цельные. Цветки мелкие, обоеполые, редко однополые (растения двудомные), преим. с двойным околоцветником, в сложных соцветиях. Характерен нектарный диск. Плод — костянка или ягодообразный. Семена, как правило, с маленьким прямым зародышем и обильным эндоспермом. 7—8 сем.: кизиловые, давидиевые (Davidiaceae), ниссовые (Nyssaceae) и др. Сем. К.— одно из самых примитивных в порядке. Ок. 15 родов, включающих 110 видов, гл. обр. в субтропич. и умеренном поясах Сев. полушария, неск. видов — в Арктике и в Юж. полушарии. В СССР — 4 рода (14 видов): кизил, дёрен, свидина и ботрокариум. Опыление насекомыми. Размножаются семенами и корневыми отпрысками. Древесина нек-рых К. идёт на мелкие поделки. Пищ., медоносные и декор. растения.

КИЗИ́ЛЬНИК (*Cotoneaster*), род растений сем. розовых. Кустарники выс. до 3 м. Цветки мелкие, белые или бледнорозовые. Плод — мелкое мучнистое, красное или чёрное яблоко с 2—4 семенами. Св. 100 видов (по др. данным, 50), в Евразии и Сев. Африке; в СССР — св. 40 видов (и до 40 интродуцированных). К. опыляются короткохоботковыми насекомыми, размножаются семенами (разносятся птицами). К. черноплодный (*C. melanocarpus*) растёт преим. в горах по всей Евразии, разводится как декор. кустарник. На Кавказе широко распространён К. Мейера (*C. meyeri*), в горах Ср. Азии — К. многоцветковый (*C. multiflorus*) и К. замечательный (*C. insignis*). Сибирский вид К. блестящий (*C. lucidus*) и встречающийся на хр. Каратау К. каратавский (*C. karataviсus*) — редкие эндемичные виды, в Красной книге СССР.

КИЛЬ (carina), вырост грудины позвоночных животных, служащий для дополнит. прикрепления сильно развитых грудных мышц. Обычно хорошо развит у летающих животных (летающие ящеры, большинство птиц, летучие мыши), реже у роющих (крот). У нелетающих птиц К. отсутствует (напр., страусы, совиный попугай), но сохраняется у плавающих с помощью крыльев (пингвины).

КИ́ЛЬКИ, рыбы сем. сельдёвых. От горла до анального отверстия есть «киль» (отсюда назв.). Обычно К. наз. каспийских *тюлек*, но иногда и *шпротов*.

КИНА́ЗЫ, ф о с ф о т р а н с ф е р а з ы, ферменты класса трансфераз, катализирующие реакции переноса фосфорильного остатка ($—PO_3H_2$) от АТФ (реже — от др. нуклеозидтрифосфатов) на разл. субстраты. При участии К. фосфорилируются низкомолекулярные соединения (напр., глюкоза, витамины), а также белки; при этом (в большинстве случаев) затрачивается энергия АТФ. Нек-рые К. (креатинкиназа, аденилаткиназа) катализируют обратимые реакции переноса фосфорильных остатков, протекающие без затраты энергии. К. присутствуют во всех живых клетках и играют важную роль в регуляции обмена веществ. Известно ок. 200 К. Определение активности креатинкиназы в сыворотке крови используют в диагностике инфаркта миокарда, миопатий.

КИНЕТИ́ЧЕСКИЙ ЧЕ́РЕП (от греч. kinetikós — подвижный), череп позвоночных животных с подвижными соединениями разл. отделов, кроме челюстного сочленения. У рыб (за исключением химер и двоякодышащих) при амфистилии и гиостилии верхнечелюстной комплекс (нёбно квадратный хрящ с блоком костей верх. челюсти и нёба) подвижен относительно мозгового черепа; у кистепёрых рыб наряду с амфистилией имеется подвижное соединение между двумя гл. отделами мозгового черепа — этмосфеноидным и отико-окципитальным. У наземных позвоночных этмосфеноидный и отико-окципитальный отделы черепа срастаются. У мн. примитивных пресмыкающихся подвижно сочленение между теменными костями и верхней затылочной (метакинетизм). У ящериц дополнительно развивается мезокинетическая подвижность в соединении теменных костей с лобными. Сочетание мета- и мезокинетической подвижности получило назв. амфикинетизма. У мн. змей и птиц наблюдается прокинетизм, или ринхокинетизм,— подвижность в соединении лобных костей с носовыми. Эти виды кинетизма дополняются подвижностью квадратной кости—стрептостилией. Изредка в ниж. челюсти появляется подвижная зона между зубной и надугловой костями (нек-рые ящерицы и птицы). Функционально К. ч. позволяет оптимизировать распределение механич. нагрузок в черепе и приложение сил к удерживаемой челюстями добыче, амортизирует удары челюстей, а у змей способствует более широкому раскрытию пасти и облегчает заглатывание крупной добычи, поперечный диам. к-рой больше диам. головы хищника. У птиц К. ч. даёт возможность поднимать переднюю часть надклювья при захвате клювом пищи.

КИНЕТОПЛАСТИ́ДЫ (Kinetoplastida), отряд жгутиконосцев. Дл. 10—30 мкм. Жгутиков 1, реже 2, характерно наличие у их основания кинетопласта — особого органоида, соответствующего по ультраструктуре митохондриям и содержащего значит. кол-во ДНК. Свободноживущие и многочисл. паразитич. формы (трипаносомы, лейшмании и др.). Размножение только бесполое. У мн. К. жизненный цикл слагается из неск. морфол. форм.

КИНЕТОЦИ́ЛИИ, к и н о ц и л и и (от греч. kinētó — движущийся, подвижный и лат. cilium — веко), общее название жгутиков и подвижных ресничек, в про-

тивоположность стереоцилиям — неподвижным ресничкам.

КИ́НЗА, к и н д з а, молодые побеги *кориандра*, используемые как пряность.

КИНИ́НЫ, 1) физиологически активные полипептиды: брадикинин, лизилбрадикинин (коллидин) и метиониллизилбрадикинин. Образуются в плазме крови млекопитающих или межклеточных пространствах при расщеплении (под действием калликреинов) неактивного предшественника белковой природы — кининогена. Регулируют местный кровоток, обусловливают сокращение экстравагинальной гладкой мускулатуры, бронхов, кишечника, матки, вызывают болевую реакцию. В плазме крови здорового человека ок. 0,002 мг/мл К. 2) То же, что *цитокинины*.

КИНКАЖУ́ (*Potos flavus*), млекопитающее сем. енотовых. Единств. вид рода. Дл. тела 41—50 см, хвоста ок. 50 см. Туловище короткое, хвост длинный, хватательный. Голова округлая, с укороченным лицевым отделом. Передние конечности значительно короче задних. Когти загнутые, цепкие. Мех бархатистый, густой. Окраска серовато-жёлтая, снизу светлее. В Америке, от Юж. Мексики к югу, включая Бразилию. Живёт в лесах, в дуплах, ловко лазает по деревьям. Детёнышей 1, редко 2. Питается преим. плодами. Легко приручается. См. рис. 3 при ст. *Енотовые*.

КИНКА́Н, к у м к в а т (*Fortunella*), род древесных растений сем. рутовых. 6 видов, в Китае, Японии и на п-ове Малакка; в СССР — 2 вида в культуре (Грузия). Тепло- и влаголюбивые растения субтропич. пояса, однако отличающиеся глубоким зимним покоем и зимостойкостью. Плоды мелкие, с кисловатой мякотью и сладкой, ароматной, съедобной кожурой. Возделывают К. овальный, или золотой апельсин (*F. margarita*), К. японский (*F. japonica*) и др. Используются в селекции. Известны гибриды К. с видами рода цитрус: манарином (каламондин), лаймом (лаймкват), мандарином (оранжекват) и др.

КИНОБЛА́СТ [от греч. kinéō — двигаю(сь) и *...бласт*], наружный эпителиоподобный слой тела у гипотетич. многоклеточного животного— фагоцителлы (см. *Фагоцителлы теория*). В совр. эмбриологии беспозвоночных термин «К.» часто употребляют как синоним эктодермы.

КИНОРИ́НХИ (Kinorhyncha), класс первичнополостных червей. Тело дл. 0,2—1 мм, уплощённое, расчленено на 13 участков — голова, шея и 11 члеников (зонитов), с венчиком шипов или крючков; одето плотной кутикулой. Передняя часть тела преобразована в выворачивающийся хоботок. Мускулатура из отдельных пучков поперечнополосатых мышц. Кишечник в виде трубки. Нервная система состоит из окологлоточного кольца и брюшного нервного ствола. Органы чувств — шипы на хоботке, осязат. щетинки на теле, 1—2 пары пигментных глазков. Выделит. система — пара протонефридиев. Раздельнополы. Половые железы парные. Развитие с метаморфозом. Питаются одноклеточными водорослями и микроорганизмами. Многие К. принадлежат к интерстициальной фауне. Передвигаются выбрасывая вперёд хоботок (закрепляются им между частицами грунта и подтягивают к нему тело). 2 отряда, ок. 100 видов, распространены широко в мор. грунтах. В СССР — в Чёрном, Балтийском, Белом и дальневост. морях. Фауна К. в СССР изучена слабо.

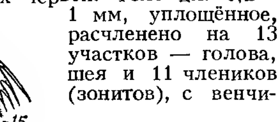


Схема строения киноринха: *1* — рот; *2* — головные шипы; *3* — глотка; *4* — пищевод; *5* — средняя кишка; *6* — брюшные пластинки; *7* — половая железа; *8* — брюшной нервный ствол; *9* — половое отверстие; *10* — анус; *11* — задняя кишка; *12* — дорсовентральные мышцы; *13* — спинные пластинки; *14* — шейные пластинки; *15* — окологлоточное нервное кольцо.

КИПАРИ́С (*Cupressus*), род растений сем. кипарисовых. Деревья выс. до 30 м или кустарники. Листья перекрёстнопарные, чешуевидные, плотно прижатые к побегу или неск. согнутые, сизозелёные или голубоватые. Шишки почти шаровидные, дл. до 3 см. Семена плоские, с крыльями. 15—20 видов, в теплоумеренном поясе Евразии, Сев. Америки, Сев. Африки (Сахара). Растут в лесах или чистыми зарослями. В СССР — 11 видов, только в культуре, в Крыму, на Черномор. побережье Кавказа и в нек-рых р-нах Ср. Азии. Чаще разводят К. вечнозелёный (*C. sempervirens*), особенно его пирамидальную разновидность. Плодоносит с 4—6 лет. Засухоустойчив, растёт быстро, доживает до 2000 лет (старые деревья достигают в выс. иногда 45 м). Используется как декоративное для аллей, одиночных и групповых посадок. Размножаются К. семенами, в культуре — черенками. Древесина душистая, лёгкая, мягкая, не повреждается насекомыми; на родине (о-ва Эгейского м., Крит и Кипр, М. Азия, Сев. Иран) употребляется для изготовления мебели, мелких резных и токарных поделок. См. рис. 1 в табл. 13.

КИПАРИ́СОВЫЕ, порядок (Cupressales) и семейство (Cupressaceae) хвойных вечнозелёных кустарников или деревьев. Однодомные, иногда двудомные (можжевельник). Листья очередные, супротивные или в мутовках по 3—4, чешуевидные, игловидные, или линейно-ланцетные. Пыльниковые колоски мелкие, б. ч. на верхушках коротких побегов.Шишки деревянистые, реже ягодообразные (можжевельник), мелкие; семенные чешуи полностью или частично срастаются с кроющими, щитковидные, прикрепляющиеся с помощью ножек (кипарис и др.) или плоские. Семена крылатые или бескрылые. В порядке 2 сем.: таксодиевые (Taxodiaceae) и кипарисовые. В сем. К. 19 родов, ок. 130 видов, в умеренном, субтропич. и тропич. поясах обоих полушарий; растут в лесах или чистыми насаждениями на равнинах и в горах, обычно по берегам рек. В СССР — 3 рода: можжевельник, микробиота и плосковеточник (1 вид — плосковеточник восточный — *Platycladus orientalis*, прежде *Thuja* или *Biota orientalis*) — в Ср. Азии. См. рис. 1—4 в табл. 13.

КИПРЕ́Й (*Epilobium*), род многолетних трав сем. кипрейных. Цветки б. ч. розовые или пурпуровые, в кистевидном или колосовидном соцветии, иногда пазушные. Плод — длинная зукая коробочка. Семена с пучком волосков, распространяются ветром. Мн. виды К. цветут в первый год. У нек-рых имеются подземные или наземные столоны с мясистыми зимующими почками. Ок. 200 видов, во внетропич. поясах обоих полушарий; в СССР — ок. 60 видов. К. узколистный, или иван-чай, копорский чай (*E. angustifolium*), растёт обычно зарослями по вырубкам, опушкам и особенно обильно по гарям; быстро размножается корневищами. У К. узколистного впервые было открыто явление дихогамии. Цветки его строго протандричны. Один из самых лучших медоносов. Листья пригодны для салата. У К. волосистого (*E. hirsutum*) и К. мелкоцветкового (*E. parviflorum*) цветки гомогамные, способные и к перекрёстному опылению, и к самоопылению. К. узколистный и близкие к нему виды часто выделяют в особый род иван-чай (*Chamerion*, или *Chamaenerion*).

КИПРЕ́ЙНЫЕ, о с л и н н и к о в ы е (Onagraceae), семейство двудольных растений порядка миртовых. Б. ч. многолетние травы, редко полукустарники, кустарники или небольшие деревья. Цветки б. ч. 4-членные, обычно с цветочной трубкой, приросшей к завязи, одиночные или в олиственных соцветиях, часто строго протандричные, опыляются пчёлами, бабочками, молями, нек-рые (виды фуксии и др.) — колибри. Завязь нижняя. Плод б. ч. коробочка. У нек-рых К., напр. у *Ludwigia repens*, обитающей в стоячих водах и на болотах тропич. Америки, 3 типа корней: питающие, плавательные и дыхательные. Ок. 650 видов (20 родов), по всему земному шару, но преим. в умеренных и субтропич. поясах. В СССР — ок. 70 видов, 4—5 родов, в т. ч. кипрей, энотера, двулепестник (*Circaea*). Нек-рые К. разводят как декоративные.

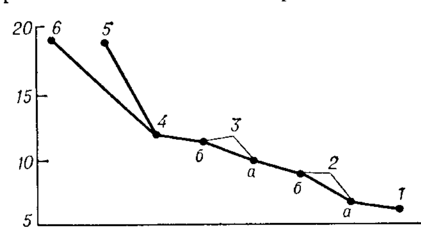
КИРКАЗО́Н (*Aristolochia*), род растений сем. кирказоновых. Многолетние травы (часто вьющиеся) и деревянистые лианы. Ок. 350 (по др. данным, до 500) видов, в тропиках и субтропиках (лишь неск. видов в умеренном поясе); в СССР 7—8 видов. Цветки зигоморфные, насекомоопыляемые (у нек-рых видов насекомые не могут выйти из цветка, пока не произойдёт опыление). Семена разносятся ветром, водой, муравьями. Мн. виды К.— лекарств. и декор. растения. В садах и оранжереях выращивают К. крупнолистный (*A. macrophylla*) с листьями диам. до 30 см и небольшими цветками, имеющими форму трубки для курения. Дальневост. вид К. маньчжурский (*A. manshuriensis*) — в Красной книге СССР.

КИРКАЗО́НОВЫЕ, порядок (Aristolochiales) двудольных растений с единств. сем. (Aristolochiaceae). Произошли от магнолиевых, вероятно, от общих предков с анноновыми и мускатниковыми (Myristicaceae). Кустарники, кустарнички, лианы или многолетние травы с очередными листьями без прилистников. Цветки обоеполые, обычно 3-членные, часто безлепестные. Плод — односемянный и невскрывающийся или коробочка, реже — многолистовка. 7 родов, ок. 450 (по др. данным, до 600) видов, в тропиках и субтропиках, неск. видов в умеренных поясах на всех материках, кроме Австралии. Характерны приспособления к перекрёстному опылению: дихогамия, окраска и запах околоцветника, часто имитирующие разлагающееся мясо, что привлекает насекомых, и др. Семена многих К. приспособлены к мирмекохории. Наиб. крупные роды — кирказон и копытень (*Asarum*), содержащий св. 70 видов мирмекохорных растений. Копытень европейский (*A. europaeum*)

обычен в широколиств. и смешанных лесах; нек-рые виды — лекарств. растения.

КИСЛИ́ЦА (*Oxalis*), род растений сем. кислицевых (Oxalidaceae) порядка гераниевых. Многолетние, реже однолетние травы с тройчатыми или пальчатосложными листьями. Плод — коробочка. Св. 800 видов, гл. обр. в Юж. Африке, Центр. и Юж. Америке. В СССР 4—6 видов, из к-рых 3 заносные. К. обыкновенная, или заячья капуста (*O. acetosella*), небольшое бесстебельное растение, образующее местами сплошной покров в тенистых еловых лесах. Части её тройчатого листа складываются на ночь и в пасмурную погоду. Имеет крупные бело-розовые хазмогамные цветки и мелкие клейстогамные, у к-рых пыльники не вскрываются и пыльца, прорастая прямо в пыльниках, растёт в сторону рылец. Размножается ползучими корневищами и семенами, к-рые «выстреливают» из плода. Семена распространяются муравьями. Листья К. пригодны в пищу (как щавель). Ядовиты для овец. Нек-рые амер. и афр. виды культивируют в ряде стран ради съедобных клубней или как декоративные.

КИСЛОРО́ДНАЯ ЁМКОСТЬ КРО́ВИ, максимальное количество кислорода, обратимо связываемое дыхат. пигментами крови — в осн. гемоглобином (Hb), а также гемоцианином, гемэритрином и хлорокруорином. К. ё. к. у разных форм животных зависит от условий обитания и образа жизни. Усложнение организма в ходе эволюции, переход животных из воды на сушу, появление терморегуляции связаны с возрастанием интенсивности окислит. обмена и соответственно — с повышением К. ё. к. У пойкилотермных животных (беспозвоночных, земноводных и рыб) синтезируются качественно разные молекулы Hb, способные извлекать кислород из среды с низким его содержанием. У гомойотермных животных (птиц, млекопитающих) увеличивается концентрация Hb в крови. Изменение сродства Hb к кислороду присуще преим. водным животным — рыбам, земноводным, особенно ныряющим млекопитающим, из наземных — горным животным. См. также *Гемоглобины, Кровь*.



Кислородная ёмкость крови (средняя величина) у разных классов позвоночных; по осн ординат — количество кислорода (мл) в 100 мл крови: *1* — круглоротые; *2* — рыбы: *а* — хрящевые, *б* — костистые; *3* — земноводные: *а* — хвостатые, *б* — бесхвостые; *4* — пресмыкающиеся; *5* — птицы; *6* — млекопитающие.

КИСЛОРО́ДНЫЙ ЭФФЕ́КТ в радиобиологии, защитное действие пониженного содержания кислорода (гипоксии) в тканях и клетках при облучении живых организмов ионизирующей радиацией. К. э. проявляется у всех живых организмов (растений, животных, грибов, бактерий) и на всех уровнях их организации (субклеточном, клеточном, тканевом, органном и организменном), значительно ослабляя все радиобиол. реакции (биохим. нарушения, мутации, угнетение роста и развития) и повышая выживаемость облучённых организмов. Механизм защитного действия гипоксии объясняется тем, что при облучении в присутствии O_2 образуются перекисные радикалы, усиливающие действие излучений на жизненно важные макромолекулы и структуры клеток и (или) ослабляющие эффективность внутриклеточных защитных веществ. Величина К. э. зависит гл. обр. от вида радиации и условий облучения. Наибольший К. э. наблюдается при действии рентгеновских и гамма-лучей; с ростом плотности ионизации К. э. уменьшается, а при действии наиб. плотно ионизирующих излучений (напр., альфа-лучей) практически отсутствует. В нормально обводнённых активно жизнедеятельных биол. объектах ослабление лучевого поражения имеет место только при гипоксии во время облучения, в сухих объектах (покоящиеся семена растений, споры бактерий) — и при гипоксии после облучения, во время перехода облучённых объектов к активной жизнедеятельности (напр., при проращивании семян). К. э. находит применение в лучевой терапии: повышая содержание кислорода в опухоли и создавая гипоксические условия в окружающих тканях, можно усиливать лучевое поражение опухолевых клеток, одновременно уменьшая повреждение здоровых тканей.

КИСЛО́ТНО-ЩЕЛОЧНО́Е РАВНОВЕ́СИЕ, соотношение водородных и гидроксильных ионов во внутр. среде организма; регулируется физико-химич. (буферные системы крови и тканей) и физиол. (дыхание, выделение) механизмами. Относит. постоянство активной реакции (pH) крови и тканей определяет нормальное течение всех процессов жизнедеятельности. У большинства беспозвоночных и позвоночных pH крови значительно изменяется. У млекопитающих он колеблется в узких (т. н. физиологических) пределах. У человека pH крови ок. 7,4; уменьшение pH крови ниже 7,0 (ацидоз) или возрастание более 7,8 (алкалоз) приводят к смерти. Совокупность всех регуляторных процессов позволяет поддерживать на постоянном уровне pH крови и тканей даже при введении в организм или образовании в нём большого кол-ва кислых или щелочных соединений. Напр., сильное основание, поступая в кровь, нейтрализуется угольной к-той с образованием бикарбоната. По мере накопления угольной к-ты или бикарбонатов ёмкость буферной системы сохраняется благодаря действию физиол. механизмов: через лёгкие удаляется избыток угольной к-ты, почки экскретируют избыток бикарбонатов. У растений регуляция К.-щ. р. осуществляется гл. обр. функционированием протонного насоса, выкачивающего из клетки избыток H^+-ионов через плазмалемму с затратой энергии АТФ, а также балансом карбоксилирующих (подкисляющих) и декарбоксилирующих (подщелачивающих) ферментов и системой буферов (карбонаты, фосфаты, органич. к-ты, белки). pH цитоплазмы поддерживается в пределах 6,0—7,5, pH вакуоли 5,0—6,0.

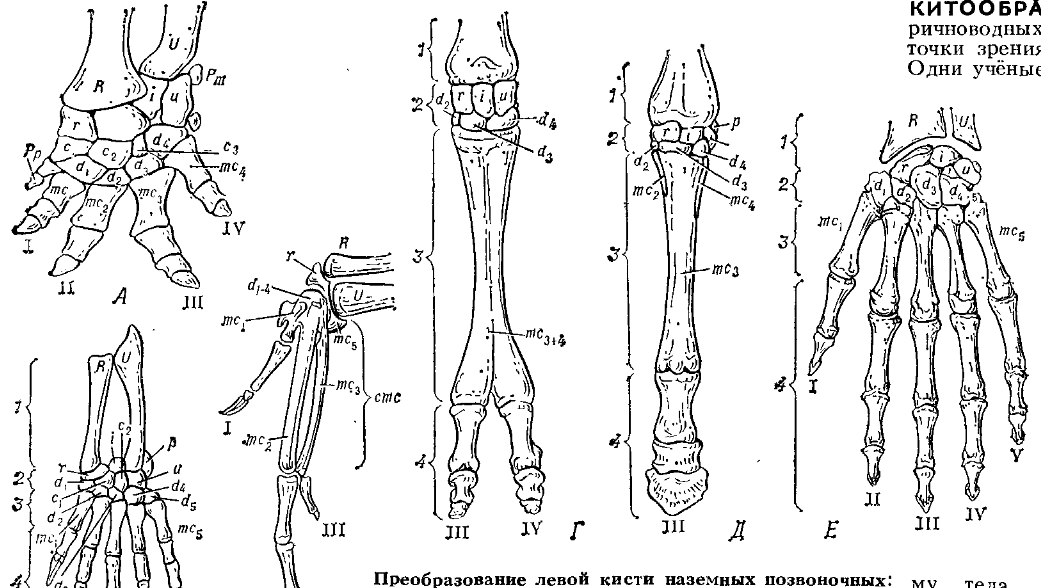
● Робинсон Дж. Р., Основы регуляции кислотно-щелочного равновесия, пер. с англ., М., 1969.

КИСТЕПЁРЫЕ РЫ́БЫ (Crossopterygii, или Crossopterygiomorpha), инфракласс (иногда подкласс или надотряд) лопастепёрых рыб. Известны с раннего девона, были многочисленны до раннего карбона, почти полностью вымерли в позднем мелу. В среднем девоне дали начало наземным позвоночным. Дл. от 7 см до 5 м. Внутр. череп, полностью окостеневший, разделён подвижным соединением на переднюю и заднюю части. Верхнечелюстная дуга сочленена с черепом (амфистилия). Зубы многочисл., конические. Тазовый пояс в виде 2 пластинок. Парные плавники, служащие для опоры о дно, с мускулистой лопастью, включающей скелетную ось из песк. кистеобразно разветвлённых сегментов. 5 отрядов, 4 ископаемых, в т. ч. пресноводные рипидистии, к рых считают непосредств. предками земноводных. Целакантообразные представлены единств. совр. видом — латимерией.

КИСТЕХВО́СТЫ, кистевики (Pselaphognatha), подкласс двупарноногих. Дл. 2—5 мм. Покровы мягкие. Наряду с трахейным дыханием есть и кожное. Туловище покрыто рядами шиповатых щетинок, на заднем конце его — кисточка длинных волосков (отсюда назв.). 1 отряд — поликсениды (Polyxenida), ок. 100 видов. Живут в гнилой древесине, муравейниках, под камнями и т. п., как правило большими колониями. В СССР — 5 видов. В Европе встречается обыкновенный К. (*Polyxenus lagurus*), для к-рого характерен геогр. партеногенез (самцов в популяциях от 42% на Ю. Франции до нуля в Польше и Финляндии). В Средиземноморье распространён слепой К. (*Lophoproctus lucidus*), истребляющий виноградную филлоксеру (*Viteus vitifolii*). См. рис. 3 при ст. *Многоножки*.

КИСТЬ (botrys), простое ботрическое соцветие с удлинённой гл. осью и цветками, сидящими на цветоножках в пазухах кроющих листьев (прицветников). У крестоцветных прицветники в К. редуцированы. Простая К. характерна для иван-чая, ландыша и мн. др. растений. У бобовых часто т. н. двойная, или сложная, К. (напр., у мышиного горошка). У гороха посевного в простых К. сложного соцветия всего 2—3 цветка, но развивается лишь 1, т. н. одноцветковая К. Порядок зацветания в К. акропетальный. См. рис. 1 в табл. 18.

КИСТЬ (manus), дистальный отдел передних конечностей наземных позвоночных, сочленённый с предплечьем. Состоит из 3 отделов: запястья, пясти и пальцев. У четвероногих животных К. играет роль опорного элемента конечности, причём опора, как правило, приходится на пальцы или на их конечные фаланги. С освобождением передних конечностей от опоры (нек-рые вымершие пресмыкающиеся), с приспособлением к лазанию (нек-рые ящерицы и млекопитающие) или к брахиации (обезьяны) К. заметно перестраивается и в результате противопоставления 1—2-го пальцев остальным приобретает способность к хватанию. Особенно сильно видоизменяется К. птиц, у к-рых в связи с превращением передних конечностей в крылья дистальные элементы запястья и все кости пясти сливаются в единую кость — пряжку, дающую опору маховым крыльям. У роющих млекопитающих (кроты) К. сильно расширена. У быстро бегающих копытных К. удлинена и площадь её опоры сильно сокращена. У плавающих пресмыкающихся и млекопитающих кости К. уплощаются. У человека К., ставшая органом трудовой деятельности, характеризуется усилением большого пальца, усовершенствованием его способности противопостав-



Преобразование левой кисти наземных позвоночных: *А* — стегоцефал; *Б* — гаттерия; *В* — птица; *Г* — верблюд; *Д* — лошадь; *Е* — человек; кости предплечья (*1*): *R* — radius (лучевая кость), *U* — ulna (локтевая кость); запястье (*2*) — кости проксимального ряда: *r* — radiale (лучевая кость запястья), *i* — intermedium (промежуточная кость запястья), *u* — ulnare (локтевая кость запястья); кости центрального ряда: c_{1-4} — carpalia centralia (центральные кости запястья); кости дистального ряда: d_{1-5} — carpalia distalia (дистальные кости запястья); *p* — pisiforme (гороховидная косточка); пясть (*3*): mc_{1-5} — metacarpalia (пястные кости); *cmc* — carpometacarpus (пряжка) птиц; *4* — фаланги пальцев. I—V — порядковый номер пальцев; *Pp* — praepollex (рудимент пальца, предшествующего первому, или большому); *Pm* — postminimus (рудимент пальца, следующего за пятым пальцем).

ляться остальным, резко возросшей дифференцированностью и точностью движений каждого пальца, укреплением запястья.

КИТО́ВАЯ АКУ́ЛА (*Rhincodon typus*), рыба, единств. вид сем. китовых акул (Rhincodontidae). Измеренная дл. до 15 м, по наблюдениям — до 20 м и более. При дл. 11—12 м масса до 14 т (самая крупная из ныне живущих рыб). Тело массивное, резко сужается к хвосту. По бокам неск. продольных гребней. Окраска тёмно-серая или коричневая, со светлыми пятнами. Голова небольшая, рыло короткое, глаза маленькие, по углам рта. Жаберные щели большие. Жаберные дуги соединены поперечными хрящевыми перегородками, поддерживающими мягкую губчатую ткань, и образуют цедильный аппарат с отверстиями в 1—3 мм для отцеживания планктона, к-рым питается (по принципу питания К. а. сходна с усатыми китами). Обитает преим. в верх. слоях тропических вод. Плавает медленно. Яйца в роговой капсуле (дл. ок. 70 см). Для человека не опасна. См. рис. 5 в табл. 38А.

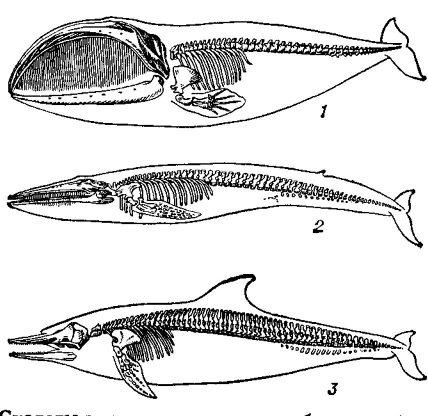
КИТОВИ́ДНЫЕ ДЕЛЬФИ́НЫ (*Lissodelphis*), род дельфинов. Дл. до 2,5 м. Жировая подушка на голове низкая, клюв узкий. Спинного плавника нет, хвостовой стебель тонкий. 2 вида: северный К. д. (*L. borealis*) — в сев. части Тихого ок. (в т. ч. в дальневост. морях СССР), южный К. д. (*L. peroni*) — в Юж. полушарии, от умеренного пояса до Антарктики. См. рис. 13 в табл. 39.

КИТО́ВЫЙ УС, роговые пластины на верх. челюсти усатых китов. Расположены плотно вдоль края рта в кол-ве от 130 (у серого кита) до 400 (у полосатиков). Каждая пластина треугольной формы, самая большая сторона к-рой обращена в ротовую полость, а меньшая — глубоко закреплена в десне. Края пластин, обращённые в ротовую полость, расщеплены на длинные и тонкие роговые трубочки, переплетающиеся между собой и образующие «щётку» (цедильный аппарат), сквозь к-рую кит пропускает воду, отцеживая попавших к нему в пасть животных. К. у. издавна применяют для разл. поделок.

КИТОГЛА́ВОВЫЕ (Balaenicipitidae), семейство аистообразных. По мн. морфол. признакам занимают промежуточное положение между цаплевыми и аистовыми, основанное на конвергенции в строении черепа. Единств. вид — китоглав (*Balaeniceps rex*). Выс. до 105 см, ноги длинные. Клюв непропорционально массивный, с крючком на конце, служащий, возможно, для выкапывания из ила двоякодышащих рыб. Распространён на В. Экв. Африки. Селится отд. парами по берегам водоёмов в густых зарослях. Держится скрытно. Гнёзда на земле. В кладке 1—3 яйца, обычно 2. Питается рыбой и др. водными животными.

Китоглав.

КИТООБРА́ЗНЫЕ (Cetacea), отряд вторичноводных млекопитающих. Единой точки зрения на происхождение К. нет. Одни учёные считают предками К. древних копытных, другие — примитивных хищников — креодонтов и даже меловых насекомоядных. Возможно, что усатые и зубатые киты произошли от разных предков и развивались конвергентно. Ископаемые остатки древних К. (Archaeoceti) известны с нижнего эоцена. Дл. тела совр. К. от 1,1 м до 33 м, масса от 30 кг до 150 т. Крайне специализир. млекопитающие, приспособленные к постоянной жизни в воде. Тело обтекаемой формы, с горизонтальным двулопастным хвостом. Мощный слой подкожного жира способствует сохранению тепла. К. имеют наименьшее из всех млекопитающих отношение поверхности к объёму тела. Волосы, кожные железы, задние конечности и таз редуцированы. Типичное обоняние отсутствует, но развита хеморецепция. Слух развит хорошо. Передние конечности — грудные плавники, плоские, 4—5-палые. Дыхательное носовое отверстие — дыхало (1 или 2) расположено на темени, открывается только в момент выдоха — вдоха (0,3—0,7 сек). Пищу глотают целиком. Слюнных желёз нет. Желудок сложный (из 3—14 отделов). 3 подотр., в т. ч. 2 совр., резко обособленных: усатые и зубатые киты; всего



Скелеты и контуры тела китообразных: *1* — гренландского кита; *2* — голубого кита; *3* — белобочки.

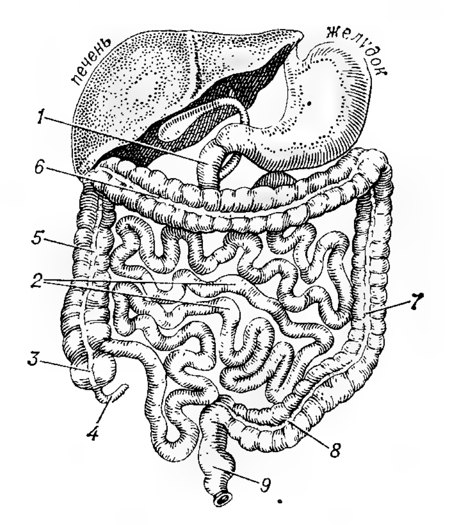
164 рода, в т. ч. 38 совр. родов, ок. 80 видов. В водах СССР — 25 родов, 32 вида. Значит. содержание в мышцах миглобина и др. приспособления позволяют К. создавать резервы O_2 и долго находиться под водой (свыше часа). Нек-рые мигрируют — летом нагуливают жир в холодных водах, а зимой размножаются в тёплых. Мечение К. показало, что усатые К. передвигаются на расстояние до 5—10 тыс. км, но обычно не переходят экватор и возвращаются ежегодно в одни и те же районы. Зубатые К. питаются преим. рыбой, головоногими моллюсками; усатые К.— в основном планктонными ракообразными (процеживают пищу с помощью китового уса). Преим. моногамы. Половой зрелости достигают к 2—

6 годам. Беременность у большинства ок. 1 года. Рождают раз в 2 года, под водой, как правило, 1 детёныша. У самок по бокам половой щели 2 соска. Молоко вбрызгивается в рот детёнышу сокращением спец. мышцы. Лактация длится от 4 мес (мелкие дельфины) до 1 года (кашалоты). Продолжительность жизни 30—50 лет. Численность большинства К. сокращается, мн. популяции (особенно крупных китов) на грани исчезновения. В 1946 подписана Междунар. конвенция по регулированию китобойного промысла и создана Междунар. китобойная комиссия (входит ок. 20 стран), к-рая устанавливает нац. квоты промысла отд. видов К. в определ. р-нах океана. 18 видов и 1 подвид в Красных книгах МСОП и СССР. См. табл. 39.

● Томилин А. Г., Китообразные, М., 1957 (Звери СССР и прилежащих стран, т. 9); Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И., Киты и дельфины, М., 1972; Млекопитающие Советского Союза, т. 2, ч. 3, М., 1976; Атлас морских млекопитающих СССР, М., 1980; Slijper E. J., Whales, L., 1962; Investigations on Cetacea, ed. G. Pilleri, v. 1—17—, Berne, 1969—85—.

КИШЕ́ЧНАЯ ПА́ЛОЧКА, колибактерия (*Escherichia coli*), грамотрицательная бактерия сем. энтеробактерий. Имеет форму палочки со слегка закруглёнными концами (0,4—0,8 × 1—3 мкм); спор не образует; подвижна; факультативный анаэроб. Сбраживает глюкозу, лактозу и др. углеводы. К. п.— один из наиб. обычных представителей нормальной кишечной флоры млекопитающих. Выделяется с фекалиями в окружающую среду. Присутствие К. п. в исследуемых пробах (воды и пр.) свидетельствует об их фекальном загрязнении. Классич. объект микробиол. и молекулярно-генетич. исследований. Изучение разнообразных мутантов одного из штаммов К. п. позволило наиб. полно составить генную карту и генный каталог бактериальной хромосомы. Используется в генетической инженерии для получения интерферона, инсулина и как продуцент некоторых ферментов, в частности аспартазы для производства аспарагиновой к-ты.

КИШЕ́ЧНИК (intestinum), пищеварительная трубка, начинающаяся, в зависимости от степени её дифференцированности, ротовым отверстием, глоткой или желудком и заканчивающаяся анальным отверстием (за исключением турбелярий, трематод, некоторых морских звёзд и др. животных со слепым К.); часть пищеварительной системы. К. осуществляет переваривание, усвоение пищи и выведение её остатков. В ходе приспособления к разл. видам пищи К. у разных групп животных разделялся на отделы, удлинялся, приобретал извитость, усложнялась структура мышечной и особенно слизистой оболочек его стенок. Среди беспозвоночных лишь у гидроидных К. имеет вид эмбриональной первичной кишки. У высших кишечнополостных и плоских червей, помимо первичной кишки, наз. средней, образуется передняя кишка — глотка. У всех многоклеточных возникает и задняя кишка. У позвоночных средняя кишка становится тонким отделом К., а задняя — толстым. У круглоротых и акул, хрящевых ганоидов и двоякодышащих рыб К. не разделён на отделы и представлен почти прямой трубкой. Увеличение его внутр. поверхности при этом осуществляется сильно развитым спиральным клапаном, к-рый у высших рыб редуцируется и заменяется системой складок



Кишечник человека. Тонкий кишечник: *1* — двенадцатиперстная кишка; *2* — подвздошная кишка. Толстый кишечник: *3* — слепая кишка; *4* — аппендикс; *5* — восходящая кишка; *6* — поперечная ободочная кишка; *7* — нисходящая кишка; *8* — сигмовидная кишка; *9* — прямая кишка.

с зазубринками на верхушках (прототипы ворсинок). В переднюю часть тонкого отдела К. у всех позвоночных впадают протоки печени и поджелудочной железы. В этой же области у высших рыб есть слепые пилорич. выросты, увеличивающие поверхность К. У земноводных К. ясно разделён на тонкий и короткий толстый (заканчивается клоакой) отделы, у пресмыкающихся толстый отдел отграничен от тонкого складкой слизистой оболочки и небольшим слепым выростом (слепая кишка) и заканчивается клоакой. Внутр. поверхность К. у земноводных и пресмыкающихся представлена сетью продольных и поперечных складок с зазубринами на верхушках. У птиц и млекопитающих развиваются кишечные пластинки, а затем и истинные ворсинки, увеличивающие поверхность К. У млекопитающих тонкий отдел К. отграничен от толстого кольцевой складкой на уровне выроста слепой кишки. Многочисл. петли тонкого отдела нечётко разделяются на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки; слизистая снабжена продольными складками, состоящими из крипт (трубчатых кишечных желёз) и ворсинок, обеспечивающих пристеночное пищеварение и двусторонний транспорт веществ. В толстом отделе К., помимо слепой и прямой кишок, у млекопитающих имеется ободочная кишка. Слизистая оболочка толстого отдела К. представлена продольными складками, выстланными криптами. У млекопитающих (кроме однопроходных) клоаки нет. У домашних животных К. становится значительно длиннее, чем у диких родственных видов. Длина К. (в среднем) у собак превышает длину тела в 5—6 раз, а у волка в 4; у овец в 35 раз, а у диких баранов в 18; у домашних свиней в 17 раз, а у диких кабанов в 14; у человека в 3—4 раза. Пищ. специализация отражается в большей степени на толстом отделе К. Так, у хищных, обладающих однокамерным железистым желудком, К. укорочен за счёт толстого отдела; у высокоспециализир. хищников (лев) укорочена слепая кишка и редуцирована ободочная, у куньих, а также у насекомоядных и нек-рых китообразных редуцирована слепая кишка. У травоядных толстый отдел К. достигает макс. развития, т. к. в нём происходит сбраживание клетчатки; наиб. развит он у животных с однокамерным желудком (лошади, кролики, свиньи). См. также *Пищеварение*.

КИШЕЧНОДЫ́ШАЩИЕ (Enteropneusta), класс полухордовых. Примитивные вторичноротые, к-рых долго относили к червям, но А. О. Ковалевский в 1867 показал, что они ближе к хордовым. Ряд признаков сближает их с иглокожими и погонофорами. Дл. от неск. см до 2,5 м. Тело червеобразное, состоит из 3 отделов — хоботка, воротничка и туловища. Хоботок имеет непарную целомич. полость, оба др. отдела содержат по паре полостей. Стенки пищевода пронизаны 2 рядами жаберных щелей (отсюда назв.). Рот — у основания хоботка на брюшной стороне. Кишечник прямой, с анусом на заднем конце тела. Органы выделения типа целомодуктов. Парные органы туловища (жаберные щели, печёночные выросты кишечника, гонады) расположены метамерно. Кровеносная система хорошо развита. Спинной нервный ствол в воротничке, нередко образует нервную трубку. Органов чувств нет, за исключением светочувствит. клеток в эпителии. Раздельнополые. Самцы внешне не отличимы от самок. Половые продукты выводятся во внеш. среду. Личинка большинства К.— торнария — похожа на личинок иглокожих. Ок. 80 видов, обычно в тёплых морях, в СССР — в Белом, Баренцевом, Беринговом, Охотском и Японском морях. Типичный представитель — баланоглосс.

КИШЕЧНОПО́ЛОСТНЫЕ, радиальные (Coelenterata, Radialia), раздел беспозвоночных животных надраздела эуметазоев. 2 типа: книдарии и гребневики. Иногда К. наз. только книдарий или объединяют оба типа в тип К.

КИШЕ́ЧНЫЙ СОК, жидкий секрет желёз тонкого и толстого отделов кишечника у нек-рых беспозвоночных (моллюски, членистоногие) и всех позвоночных; у последних К. с. бесцветный или желтоватый со щелочной реакцией, с комочками из слизи и слущенных клеток эпителия. К. с. выделяется непрерывно вследствие механич. и химич. раздражения слизистой содержимым кишечника — химусом. В составе К. с.— вода, органич. и неорганич. вещества, ферменты (амилаза, сахараза, мальтаза, аминопептидазы, энтерокиназа, фосфатаза, нуклеазы и др.). Регуляция кишечной секреции осуществляется нервным и гуморальным путями. Парасимпатич. отдел вегетативной нервной системы позвоночных стимулирует секрецию К. с., а симпатический — тормозит её. У человека в сутки выделяется 1—3 л сока. См. также *Пищеварение*.

КЛАДОГЕНЕ́З (от греч. kládos — ветвь и ...*генез*), форма эволюции организмов, приводящая посредством адаптивной радиации к образованию из одной группы (таксона) нескольких в пределах прежнего уровня организации. Термин предложен Б. Реншем в 1947. Иногда термин «К.» употребляют как синоним *видообразования* в узком смысле слова, что не вполне верно, т. к. К. включает всякое увеличение разнообразия форм в процессе эволюции. Понятие К. близко *идиоадаптации*. Ср. *Анагенез*.

КЛАДО́ДИЙ (от греч. kládos — ветвь), видоизменённый побег с уплощённым

длительно растущим стеблем, выполняющим функции листа. Настоящие листья на К. редуцированы или сохранились в виде колючек, иногда рано опадают. О происхождении К. из побега свидетельствует положение их в пазухах листьев (обычно чешуевидных), образование на них цветков и соцветий. К. свойствен преим. растениям засушливых мест — нек-рым кактусам (напр., *Epiphyllum*), видам спаржи и др. К. с ограниченным ростом наз. филлокладием.

КЛАДО́НИЯ (*Cladonia*), род лишайников сем. кладониевых (Cladoniaceae) порядка круглоплодных (Cyclocarpales). Таллом образован горизонтальными чешуйками, из к-рых вырастают подеции, несущие на концах красноватые или коричневатые плодовые тела — апотеции. Ок. 300 видов, от полярной зоны до тропиков; в СССР — ок. 100 видов, гл. обр. в тундрах, лесотундрах и хвойных лесах. Растут на почве, среди мхов, на гниющей древесине, мшистых скалах. Нек-рые виды К.— корм северных оленей; т. н. олений мох выделяют в род *Cladina*. К. используют для получения антибиотиков. 2 вида в Красной книге СССР. См. рис. 8, 9 в табл. 10.

КЛАДОСПО́РИЙ (*Cladosporium*), род гифомицетов. Мицелий бурый или оливковый. Конидиеносцы темноокрашенные, одиночные или собраны в пучки, ветвящиеся на вершине или в ср. части. Конидии оливковые или светло-бурые, 1—2-клеточные, одиночные или в коротких цепочках. Ок. 50 видов, распространены широко. Развиваются как сапротрофы на растит. остатках, разл. пром. материалах или как паразиты растений. Наиб. распространён К. гербарный (*C. herbarum*), встречающийся на растит. остатках и разрушающий гербарный материал. *C. fulvum* — опасный паразит томатов.

КЛАДОФО́РА (*Cladophora*), род зелёных водорослей класса сифонокладовых (Siphonocladophyceae). Слоевище кустистое, с ветвями из одного ряда многоядерных клеток с сетчатым хлоропластом. Размножение бесполое (зооспорами) и половое (изогамия). Ок. 200 видов, в пресных водоёмах и морях.

КЛА́ПАНЫ (valvulae), складки, вдающиеся в просвет вен, лимфатич. сосудов и разделяющие отделы сердца у животных. К. препятствуют обратному току крови или лимфы. В венах они образованы складками эндотелия интимы, снабжены мускулатурой и соединительнотканным скелетом. К. с е р д ц а образованы эндокардом, обеспечивают движение крови из предсердий в желудочки, из желудочков в аорту и в лёгочный ствол. У млекопитающих 4 К. сердца: трёхстворчатый, двухстворчатый, или митральный, и 2 полулунных. См. рис. при ст. *Сердце*.

КЛАСС (classis), одна из высших таксономич. категорий в биол. систематике. К. объединяет родственные отряды (животных) или порядки (растений). Напр., отряды грызунов, насекомоядных, хищных и др. объединяют в К. млекопитающих. К., представители к-рых имеют общий план строения и происходят от общих предков, объединяют в типы (животных) или отделы (растений). Напр., К. земноводных, птиц, млекопитающих и др. составляют тип хордовых животных, К. однодольных и двудольных растений — отдел покрытосеменных (цветковых) растений. Понятие К. введено в систематику Ж. Турнефором в кон. 17 в. и впоследствии принято К. Линнеем как высшая систематич. категория в его «Системе природы» (1735).

КЛАССИФИКА́ЦИЯ в б и о л о г и и (от лат. classis — разряд, класс и facio — делаю), распределение всего множества живых организмов по определ. системе иерархически соподчинённых групп — таксонов (классы, семейства, роды, виды и др.). В истории биол. К. было неск. периодов. От Аристотеля до Линнея К. были и с к у с с т в е н н ы м и, основанными на одном или немногих произвольно выбранных признаках. Е с т е с т в е н н а я, или ф и л о г е н е т и ч е с к а я, К. учитывает совокупность признаков, присущих классифицируемым живым объектам, что позволяет их сближать и противопоставлять друг другу; она отражает исторически сложившиеся закономерные связи между ними. Такая К. позволяет успешно ориентироваться в многообразии органич. мира, служит важным источником информации, обладает высокой практич. и прогностич. ценностью. Бывают полезны и имеющие вспомогат. практич. значение искусственные К. объектов, группируемых по одному или немногим намеренно выбранным признакам или хоз. особенностям (напр., лекарств., эфирномасличные растения, пушные звери, анаэробные бактерии и др.). Термины «К.», «таксономия» и «систематика» часто используют как синонимы, однако таксономия разрабатывает теоретич. основы К. организмов, а систематика обозначает и описывает должным образом упорядоченные (классифицированные) биол. объекты и строит на этой основе их системы.

● См. лит. при ст. *Систематика*.

КЛАУЗИЛИИ́ДЫ (Clausiliidae), семейство стебельчатоглазых моллюсков. Раковина (выс. 7—70 мм) многооборотная, преим. левозавитая. При втягивании моллюска вход в раковину запирается жёстким полуподвижным образованием ложковидной формы (клаузилием), к-рое служит защитой от высыхания, для управления раковиной и предохраняет лёгкое моллюска от давления соседних органов. Ок. 1500 видов, гл. обр. в Евразии, Юж. Америке. В СССР — 70 видов, на значит. части Европ. территории, в Крыму, наиб. разнообразны в Карпатах и на Кавказе. Обитают в лесах, на скалах и осыпях. Живут в укрытиях, в подстилке, иногда в гниющей древесине. Нек-рые виды — промежуточные хозяева трематод и нематод. См. рис. 3 при ст. *Брюхоногие*.

● Л и х а р е в И. М., Клаузилииды (Clausiliidae), М.— Л., 1962 (Фауна СССР, Моллюски, т. 3, в. 4).

КЛЕБСИЕ́ЛЛЫ (*Klebsiella*), род энтеробактерий. Грамотрицательные, неподвижные, неспорообразующие палочки (0,3—1,5 × 0,6—6,0 мкм); факультативные анаэробы. Сбраживают сахара с образованием 2,3-бутандиола, этанола и органич. к-т. Наиб. изучена *K. pneumoniae*, обитающая на слизистой оболочке носа, рта и кишечника здоровых людей; может вызывать воспаление лёгких (условно патогенна). Нек-рые виды, в т. ч. *K. pneumoniae*, фиксируют N_2.

КЛЕ́ВЕР (*Trifolium*), род одно-, дву- и многолетних растений сем. бобовых. Ок. 200 видов, в умеренном и отчасти субтропич. поясах Сев. полушария, реже в Юж. Америке и тропич. Африке. В СССР — ок. 70 видов. Растения насекомоопыляемые, цветение неравномерное и растянутое. Растут по опушкам, лугам, в зарослях кустарников во всех зонах. В культуре св. 10 видов. Наибольшее значение имеют 3 многолетних вида. К. красный, или луговой, кашка (*T. pratense*), растение с красными цветками, начало культуры к-рой относится к 1 в. н. э. (Ю.-З. Европы), в России выращивают с сер. 18 в. К. розовый, шведский, или гибридный (*T. hybridum*), с бело-розовыми цветками, возделывают с 10 в. в Швеции и с сер. 19 в. в России и др. странах. К. белый, или ползучий (*T. repens*), с белыми цветками, широко распространён в природе и используется как пастбищное растение. В культуре имеются и однолетние виды. Все К. кормовые и сидеральные растения. Медоносы. В СССР возделываются гл. обр. в Европ. части.

КЛЕЙСТОГА́МИЯ (от греч. kleistós — запертый и ...*гамия*), самоопыление и самооплодотворение растений в нераскрывающемся, т. н. клейстогамном, цветке. К. может быть п о с т о я н н о й (у видов фиалки, кислицы), и в этом случае с ней связана редукция околоцветника и уменьшение размеров цветка. Особая форма постоянной К.— развитие и опыление цветков в почве (у арахиса). Н е п о с т о я н н а я К. обусловлена засухой, высокой или низкой темп-рой окружающей среды и не сопровождается редукцией околоцветника (у овса, пшеницы, ковыля, арктических злаков). Часто клейстогамные и хазмогамные (открытые) цветки сочетаются на одном растении. При постоянной К. хазмогамные цветки иногда бывают бесплодны. К.— крайняя степень специализации самоопыления и одновременно приспособление, обеспечивающее развитие семян в неблагоприятных условиях. Ср. *Хазмогамия*.

КЛЕЙСТОТЕ́ЦИЙ (от греч. kleistós — запертый и thēkíon — коробочка), к л е й с т о к а р п и й (от греч. kleistós — запертый и karpós — плод), замкнутое шаровидное или округлое плодовое тело нек-рых эуаскомицетов (плектомицеты, эуроциевые грибы и мучнисторосяные грибы). Аски с аскоспорами освобождаются после разрушения оболочки К. См. рис. при ст. *Аскомицеты*, *Мучнисторосяные грибы*.

КЛЕКА́ЧКА, с т а ф и л е я (*Staphylea*), род растений сем. клекачковых порядка сапиндовых. Деревья или кустарники с супротивными сложными листьями. Цветки обоеполые, правильные, белые, в метёлках. Плод — коробочка. Ок. 10 видов, в умеренных и субтропич. поясах Сев. полушария. В СССР 2 редких вида: К. перистая (*S. pinnata*) — на З. Украины и на Кавказе и К. колхидская (*S. colchica*) — на Кавказе; разводят как декоративные, бутоны используют в качестве приправы подобно каперсам, семена — как лакомство. Оба вида в Красной книге СССР.

КЛЁН (*Acer*), род преим. листопадных деревьев или кустарников сем. кленовых порядка сапиндовых. Листья супротивные, простые или сложные. Цветки мелкие, зеленоватые или желтоватые, часто однополые и полигамные (растения однодомные), в щитковидном или кистевидном соцветии. Плод — двукрылатка. Ок. 150 видов, в умеренном, субтропич. и отчасти тропич. поясах Сев. полушария (1 вид встречается в Юж. полушарии). В СССР — ок. 30 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии и на Д. Востоке; растут в листв. и смешанных лесах. Широко распространены К. платановидный, или остролистный (*A. platanoides*), К. полевой (*A. campestre*) и К. татарский (*A. tataricum*). К.— хорошие медоносы. Древесину используют для изготовления мебели и муз. инструментов. К. платано-

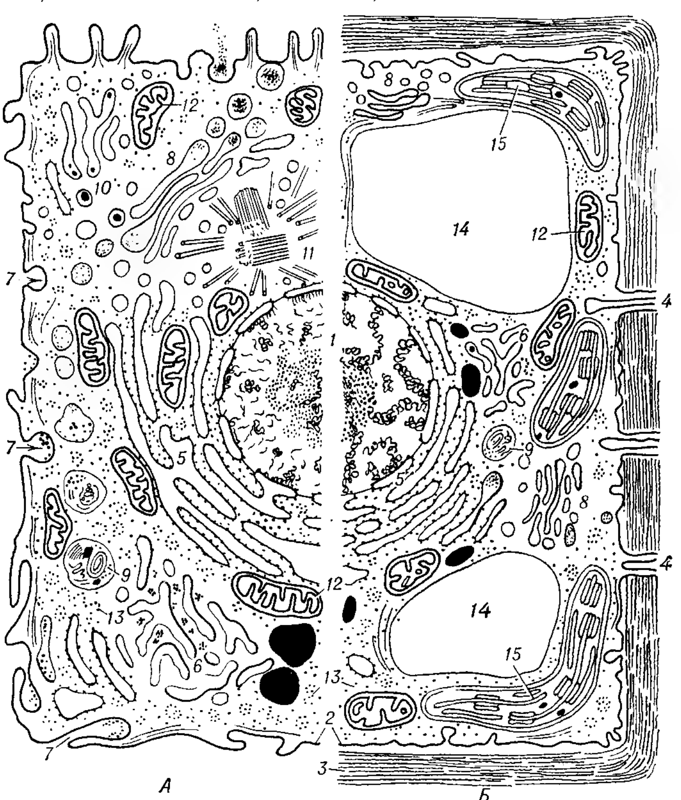
видный, К. ясенелистный, или американский (*A. negundo*), и ряд др. видов широко используют в озеленении.

КЛЕО́МЕ (*Cleome*), род растений сем. каперсовых. Однолетние или многолетние травы или полукустарники, обычно с железистым опушением. Цветки б. ч. в длинных кистях. Плод — стручковидная коробочка, часто на длинном гинофоре. Ок. 150 видов, в тропиках, субтропиках и отчасти умеренных поясах. В СССР — 15 видов, на Ю. Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии, по сухим склонам и галечникам. Наиб. распространена К. птиценогая (*C. ornithopodioides*, или *C. ariana*), семена к-рой могут заменять горчицу. К. красивая (*C. speciosa*) — американский однолетний вид с крупными белыми цветками нередко культивируют как декоративное на Ю. Европ. части.

КЛЕПТОПАРАЗИТИ́ЗМ (от греч. kléptō — ворую и *паразитизм*), насильственное присвоение одной особью корма, добытого др. особью, реже овладение кормом в отсутствие владельца, тайно. К. широко распространён у птиц, млекопитающих и рыб, встречается у насекомых. Случаи внутривидового К. редки, обычно К.— это взаимодействие между особями разных видов. Регулярно встречается в больших многовидовых скоплениях птиц в гнездовых колониях и в стаях на кормёжке и характерен, напр., для крупных чаек (серебристой, морской, бургомистра и др.) и поморников. Чайки нападают в воздухе на крачек, чистиков, топорков, несущих птенцам рыбу, и, преследуя жертву, заставляют бросить корм, к-рый тут же на лету подхватывают. Короткохвостый поморник живёт почти исключительно за счёт рыбы, отбираемой им у кайр, тупиков и моевок. Птицы способны точно оценивать энергетич. эффективность К. и при необходимости переключаются с самостоят. кормления на К.

КЛЕСТЫ́ (*Loxia*), род вьюрковых. Дл. до 17 см. Концы челюстей перекрещены, что позволяет К. отгибать чешуи шишек ели, сосны или лиственницы и липким языком извлекать семена. Одни виды К. справляются с твёрдыми сосновыми шишками, другие — лишь с мягкими шишками ели или лиственницы. 3 вида. К.-еловик (*L. curvirostra*) — в хвойных лесах Сев. полушария на Ю. до Сев.-Зап. Африки, Центр. Азии, Филиппин и Центр. Америки; белокрылый К. (*L. leucoptera*) — на С. Евразии; К.-сосновик (*L. pytyopsittacus*) — на С. Европы (от Шотландии до Урала). При неурожае хвойных К. совершают дальние кочёвки. В урожайные годы могут гнездиться с февраля, строя тёплые гнёзда. Насиживает яйца и обогревает птенцов только самка, самец кормит её на гнезде. См. рис. 5 при ст. *Вьюрковые*.

КЛЕ́ТКА (cellula, cytus), основная структурно-функциональная единица всех живых организмов, элементарная живая система. Может существовать как отд. организм (бактерии, простейшие, нек-рые водоросли и грибы) или в составе тканей многоклеточных животных, растений, грибов. Лишь вирусы представляют собой неклеточные формы жизни. Содержимое К.— протоплазма. В каждой К. имеется генетич. аппарат, к-рый в К. эукариот заключён в ядре, отделённом мембранами от цитоплазмы, а в К. прокариот, лишённых оформленного ядра, в нуклеоиде. К. эукариот способны к самовоспроизведению путём митоза; половые К. образуются в результате мейоза.



Комбинированная схема строения эукариотической клетки. *А* — клетка животного происхождения; *Б* — растительная клетка: *1* — ядро с хроматином и ядрышком; *2* — клеточная (плазматическая) мембрана; *3* — клеточная оболочка; *4* — плазмодесмы; *5* — гранулярная эндоплазматическая сеть; *6* — гладкая (агранулярная) эндоплазматическая сеть; *7* — пиноцитозная вакуоль; *8* — комплекс Гольджи; *9* — лизосома; *10* — жировые включения в гладкой эндоплазматической сети; *11* — центриоль и микротрубочки центросферы; *12* — митохондрии; *13* — полирибосомы гиалоплазмы; *14* — вакуоли; *15* - хлоропласты.

Размеры К. варьируют от 0,1—0,25 мкм (нек-рые бактерии) до 155 мм (яйцо страуса в скорлупе); диам. большинства эукариотных К. лежит в пределах 10—100 мкм. Многообразные функции К. выполняются специализир. внутриклеточными структурами — органоидами (часто неточно наз. органеллами). Универсальные органоиды эукариотных К. в ядре — хромосомы, в цитоплазме — рибосомы, митохондрии, эндоплазматич. сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, клеточная мембрана. Во многих К. присутствуют также мембранные структуры, способствующие поддержанию формы К.,— микротрубочки, микрофибриллы и разл. включения.

Важнейшие химич. компоненты К.— белки, включая ферменты,— содержатся как в К., так и в жидких средах организма, но синтезируются они только в К. Характерная особенность К.— пространств. организация химич. процессов (компартментализация, или компартментация). Напр., процесс клеточного дыхания у эукариот происходит только на мембранах митохондрий, синтез белка — на рибосомах. Концентрирование ферментов, упорядоченное их расположение в структурах ускоряет реакции, организует их сопряжение (принцип конвейера), разделяет разнородные процессы. Микрогетерогенность, присущая строению К., позволяет синтезировать разл. вещества из одних и тех же предшественников в одно время в миниатюрном общем объёме. Принцип компактности, присущий всему метаболизму К., особенно выражен в структуре ДНК: 6×10^{-12} г ДНК яйцеклетки человека кодируют свойства всех его белков. Внутри К. непрерывно поддерживается определ. концентрация ионов, отличная от их концентрации в окружающей К. среде. Образуя впячивания клеточной мембраны, к-рые затем замыкаются и отделяются внутрь К. в виде пузырьков, К. способны захватывать из среды капельки с крупными молекулами, включая белки (пиноцитоз) или даже вирусы и небольшие К. (фагоцитоз).

К. растений поверх клеточной мембраны, как правило, покрыты твёрдой клеточной оболочкой (может отсутствовать у половых К.). Оболочки имеют поры, через к-рые с помощью выростов цитоплазмы соседние К. связаны друг с другом. У К., прекративших свой рост, оболочки часто пропитываются лигнином, кремнезёмом или др. веществами и становятся более прочными, что определяет механич. свойства растения. К. нек-рых растит. тканей отличаются особенно прочными стенками, сохраняющими свои скелетные функции и после гибели К. Дифференцированные растит. К. имеют неск. или одну центр. вакуоль, занимающую обычно бо́льшую часть объёма К. и содержащую раствор разл. солей, углеводов, органич. к-т, алкалоидов, аминокислот, белков, а также запас воды. В цитоплазме растит. К. имеются специальные органоиды — пластиды. Комплекс Гольджи в растит. К. представлен рассеянными по цитоплазме диктиосомами.

Все К. эукариот имеют сходный набор органоидов, сходно регулируют метаболизм, запасают и расходуют энергию, сходно с прокариотами используют генетич. код для синтеза белков. У эукариотных и прокариотных К. принципиально сходно функционирует и клеточная мембрана. Общие признаки К. свидетельствуют о единстве их происхождения. Однако разные К. организма сильно различаются по размерам и форме,

числу тех или иных органоидов, набору ферментов, что обусловлено, с одной стороны, кооперированием К. в многоклеточном организме, с другой — выполнением мн. функций организма различно специализированными К. Различия в структуре и функциях одноклеточных организмов в значит. степени связаны с их приспособлениями к среде обитания. Довод в пользу единого происхождения К. прокариот и эукариот — принципиальное сходство генетич. аппарата. Но у разл. одноклеточных могли быть разные прокариотные предки. Согласно гипотезе симбиогенеза, одни прокариоты преобразовались внутри К.-хозяина в митохондрии, другие — в хлоропласты и стали самовоспроизводиться как органоиды. Рассматривается и др. гипотеза — о постепенном развитии собственных структур прокариотной К. в процессе её превращения в эукариотную.

У всех К. одного организма геном не отличается по объёму потенциальной информации от генома оплодотворённой яйцеклетки. Это доказывают опыты с пересадкой ядра узкоспециализированной К. в цитоплазму энуклеированной яйцеклетки, после чего может развиться нормальный организм. Различия в свойствах К. многоклеточного организма обусловлены неодинаковой активностью генов, что обусловливает разл. дифференцировку К., в результате к-рой одни К. становятся возбудимыми (нервные), другие приобретают сократимые белки, образующие миофибриллы (мышечные), третьи начинают синтезировать пищеварит. ферменты или гормоны (железистые) и т. д. Многие К. полифункциональны, напр. К. печени синтезируют разл. белки плазмы крови и жёлчь, накапливают гликоген и превращают его в глюкозу, окисляют чужеродные вещества (в т. ч. и мн. лекарства). Во всех К. активны гены общеклеточных функций, т. о., сходных признаков в разных К. значительно больше, чем признаков специальных. К. близкого происхождения и сходных функций образуют ткани (см. *Гистогенез*).

Регулирующие факторы внутри К. — метаболиты К., ионы, к-рые действуют или на гены, приводя к изменению кол-ва фермента, или на сам фермент, изменяя его активность. Регуляция может осуществляться по принципу обратной связи, когда продукт реакции определяет её интенсивность. В результате такой саморегуляции поддерживается оптимальный уровень мн. жизненно важных внутриклеточных процессов, иногда даже при значит. изменениях во внеклеточной среде. Регулирующие факторы вне К. — влияния К. друг на друга в пределах прямых контактов или изменение активности К. нервными или гормональными сигналами — необходимы для поддержания индивидуальности К. В условиях изоляции в культуре К. утрачивают мн. черты специализации.

В основе самовоспроизведения эукариотных К. лежит *митоз*. В организме человека ок. 10^{14} К. В нек-рых тканях число К. постоянно в течение всей жизни организма. В этих тканях делятся относительно малодифференцированные К., резерв к-рых самоподдерживается, а одна из дочерних К. дифференцируется. У человека, напр., ежедневно погибает ок. 70 млрд. К. кишечного эпителия и 2 млрд. эритроцитов. Во мн. др. тканях в клеточный цикл входят вполне дифференцированные К., и в этих случаях митоз часто не завершается делением К., а ограничивается удвоением хромосом (подробнее см. *Полиплоидия*) или вообще не начинается и К. выходит из цикла после удвоения хроматид (см. *Политения*). Нек-рые ядра не входят в цикл в течение всей жизни дифференцированной К. (напр., нейроны, волокна скелетных мышц), и тогда продолжительность жизни К. соответствует жизни организма. Минимальная продолжительность жизни К. человека 1—2 дня (К. кишечного эпителия). Во всех К. происходит интенсивное обновление веществ и структур. Огромное кол-во К. в каждой ткани, объединённых метаболическими и регуляторными процессами, их постоянное внутреннее обновление обеспечивают надёжность работы органов многоклеточного организма. Наука о К. — цитология. Историю учения о К. см. в ст. *Клеточная теория*.

● Ченцов Ю. С., Общая цитология, 2 изд., М., 1984; Иост Х., Физиология клетки, пер. с англ., М., 1975; Ролан Ж.-К., Селоши А., Селоши Д., Атлас по биологии клетки, пер. с франц., М., 1978; Свенсон К., Уэбстер П., Клетка, пер. с англ., М., 1980; Хэм А., Кормок Д., Гистология, пер. с англ., т. 1, М., 1982; Молекулярная биология клетки, пер. с англ., т. 1—, М., 1986— (в печати).

КЛЕ́ТОЧНАЯ ИНЖЕНЕ́РИЯ, метод конструирования клеток нового типа на основе их культивирования, гибридизации и реконструкции. При гибридизации искусственно объединяют целые клетки с образованием гибридного генома. Клеточная реконструкция связана с созданием жизнеспособной клетки из отдельных фрагментов разных клеток (ядра, цитоплазмы, хромосом и др.). С помощью К. и. удаётся соединять геномы весьма далёких видов (принадлежащих даже разным царствам), показана принципиальная возможность слияния соматич. клеток животных с клетками растений. Изучение гибридных клеток позволяет решать мн. теоретич. проблемы биологии и медицины: выяснять взаимные влияния ядра и цитоплазмы, механизмы цитодифференцировки и регуляции клеточного размножения, превращения нормальной клетки в раковую и др. К. и. широко применяется в биотехнологии, напр. использование *гибридом* для получения моноклональных антител. На основе генетически изменённых клеток возможно создание новых форм растений, обладающих полезными признаками и устойчивых к неблагоприятным условиям среды и болезням.

В узком значении под термином «К. и.» понимают слияние протопластов.

● Рингерц Н., Сэвидж Р., Гибридные клетки, пер. с англ., М., 1979; Зеленин А. В., Кущ А. А., Прудовский И. А., Реконструированная клетка, М., 1982; Глеба Ю. Ю., Сытник К. М., Клеточная инженерия растений, К., 1984.

КЛЕ́ТОЧНАЯ МЕМБРА́НА, цитоплазматическая мембрана, плазматическая мембрана, плазмалемма (cytolemma, plasmalemma), мембрана, отделяющая цитоплазму клетки от наруж. среды или от оболочки клетки (в растит. клетках). Органоид клетки. Толщина К. м. 7—10 нм (о строении К. м. см. *Биологические мембраны*). К. м. формируется в гранулярной эндоплазматич. сети, затем модифицируется в аппарате Гольджи. Играет важную роль в обмене веществ между клеткой и внеш. средой, движении клеток и сцеплении их друг с другом. Полупроницаема: сквозь неё практически свободно проходит вода, скорость диффузии др. веществ прямо пропорциональна их растворимости в липидах и обратно пропорциональна их мол. массе. Для высокомол. веществ К. м. практически непроницаема. Перенос полярных молекул и ионов по градиенту концентрации происходит с помощью спец. белков-переносчиков, кол-во к-рых специфично для каждого типа клеток. Аминокислоты, глюкоза, ионы K^+ и Na^+ переносятся через К. м. против градиента концентрации с затратой энергии АТФ или трансмембранного потенциала (см. *Ионные каналы*, *Ионные насосы*, *Транспорт веществ*). К. м. живых клеток заряжена (положит. заряд снаружи, разность потенциалов 20—100 мВ). У растений К. м. участвует в обмене компонентов покрывающей её *клеточной оболочки*; К. м. соседних клеток разделены их оболочками, но связаны друг с другом *плазмодесмами*. У животных в клетках возбудимых тканей К. м. способна к обратимой деполяризации (напр., при проведении нервного импульса). На наруж. поверхности К. м. животных клеток располагается гликопротеиновый комплекс — гликокаликс. Клеточные рецепторы находятся либо прямо на наруж. поверхности К. м., либо в гликокаликсе; здесь же — и мн. ферменты К. м. или ферменты, выделившиеся из цитоплазмы и расщепляющие на поверхности клетки белки и др. вещества (внеклеточное пищеварение). Изнутри К. м. подостлана слоем сократимых микрофиламентов (структурно связанных с мембранными белками), к-рый обеспечивает изменения её формы. К. м. способна к пино- или фагоцитозу, образует разл. типы *межклеточных контактов*. В зависимости от природы клеток и их физиол. состояния образует выросты и впячивания.

КЛЕ́ТОЧНАЯ ОБОЛО́ЧКА растений, клеточная стенка (membrana cellulae), структурное образование на периферии клетки (за пределами клеточной мембраны — плазмалеммы), придающее ей прочность, сохраняющее её форму и защищающее протопласт. У мн. растений К. о. способны к одревеснению, образуя своеобразный скелет растения, выполняющий опорную функцию. Основа К. о. — высокополимерные углеводы: молекулы целлюлозы собраны в сложные пучки (фибриллы), образующие каркас К. о., погружённый в её основу (матрикс), состоящую из гемицеллюлозы и пектинов. В зависимости от типа ткани, в состав к-рой входит клетка, в К. о. могут быть и др. органич. (лигнин, кутин, суберин, воск, белок) и неорганич. (соли кальция, кремнезём) вещества. Все вещества К. о. синтезируются обычно протопластом клетки. Гл. роль в синтезе углеводов К. о. принадлежит аппарату Гольджи. Различают первичную и вторичную К. о. Меристематические и молодые растущие клетки, реже клетки постоянных тканей, имеют первичную К. о., тонкую, богатую пектином и гемицеллюлозой; фибриллы целлюлозы в матриксе первичной К. о. расположены неупорядоченно. Отд. участки первичной К. о. более тонкие, с канальцами, через к-рые проходят *плазмодесмы*, наз. поровыми полями. Вторичная К. о. образуется обычно по достижении клеткой окончат. размера и накладывается слоями на первичную со стороны протопласта. Во вторичной К. о. преобладает целлюлоза, её фибриллы, более мощные, чем в первичной, располагаются упорядо-

ченно и более или менее параллельно, но направление их в каждом слое иное, что повышает прочность К. о. Во вторичной К. о. есть перерывы, наз. *порами*.

У клеток простейших и многоклеточных животных К. о. имеется не всегда. Она отличается большим разнообразием, может выполнять функцию наруж. скелета клетки (пелликула простейших, хитиновая кутикула членистоногих), играет защитную роль (многослойная оболочка яйцеклеток, оболочка цист и т. д.). Состоит гл. обр. из углеводов и их соединений с белками, а также липидов и неорганич. веществ.

КЛЕ́ТОЧНАЯ ПЕРЕТЯ́ЖКА, впячивание клеточной мембраны по экватору клетки, за счёт к-рого осуществляется цитотомия в клетках животных и нек-рых растений. В быстро делящихся клетках зародышей К. п. наз. бороздой дробления. Образуется всегда в плоскости, перпендикулярной длинной оси веретена и, как правило, на равном расстоянии от полюсов клетки. Место расположения К. п. детерминируется митотич. аппаратом на ср. стадиях митоза. Механизм её образования недостаточно ясен; наиб. распространена гипотеза «сократимого кольца», согласно к-рой К. п. образуется за счёт сокращения микрофиламентов кортикального слоя цитоплазмы делящихся клеток.

КЛЕ́ТОЧНАЯ ПОПУЛЯ́ЦИЯ, группа однородных по определ. критерию клеток. Так, по способности к обновлению выделяют 3 типа К. п. Стабильные К. п. не способны к обновлению (напр., нейроны млекопитающих). Число клеток в таких К. п. стабилизируется в начале их дифференцировки и они утрачивают способность к делению. К концу жизни организма число клеток в стабильных К. п. несколько снижается. Растущие К. п. способны не только к обновлению, но также к росту, увеличению массы ткани за счёт увеличения числа клеток и их полиплоидизации (напр., клетки печени и нек-рых др. желёз). Обновляющиеся К. п. характеризуются закономерным обновлением клеток: сколько их гибнет, столько появляется новых за счёт делений и специализации слабодифференцированных стволовых клеток (напр., клетки кишечного эпителия или крови). Известны и др. классификации К. п., напр. функциональные К. п. гепатоцитов, кардиомиоцитов и др.

КЛЕ́ТОЧНАЯ СТЕ́НКА бактерий, специфическая по химич. составу оболочка, окружающая протопласт и тесно связанная структурно-функциональными взаимоотношениями с цитоплазматич. мембраной. Толщ. 10—50 нм. Составляет 10—50% сухой массы клеток. У большинства бактерий в состав К. с. входит опорный полимер пептидогликан (муреин). У грамположит. бактерий пептидогликан может составлять до 95%.

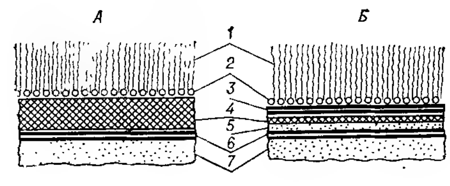


Схема организации клеточных стенок бактерий: *А* — грамположительных, *Б* — грамотрицательных. *1* — капсула; *2* — слой упорядоченно расположенных субъединиц гликопротеида; *3* - внешняя мембрана; *4* - пептидогликан; *5* — периплазма; *6* — цитоплазматическая мембрана; *7* — цитоплазма. Структуры *1* и *2* имеются не у всех бактерий.

Специфичность состава и строения пептидогликана у разл. видов бактерий — важный таксономич. признак. В небольшом кол-ве в К. с. грамположит. бактерий содержатся тейхоевые и тейхуроновые к-ты, полисахариды и белки. У микобактерий в состав К. с. входят липиды. Полисахариды и тейхоевые к-ты грамположит. бактерий обладают антигенными свойствами. К. с. грамотрицат. бактерий кроме тонкого (толщ. 3—8 нм, 5—10% от сухой массы К. с.) пептидогликанового слоя, обычно в виде однослойной сети, имеет снаружи трёхслойную липопротеидную мембрану (~8 нм). Её компоненты (гликолипиды) обусловливают антигенные свойства клетки, а также их акцепторную специфичность по отношению к фагам и бактериоцинам.

Пептидогликаны К. с. бактерий могут быть разрушены лизоцимом или автолитич. ферментами, что приводит к образованию сферопластов и протопластов. У мн. видов грамположительных (снаружи от пептидогликанового слоя) и грамотрицательных (снаружи от липопротеидной мембраны К. с.) бактерий присутствуют дополнит. слои, состоящие из тетра- или гексагонально расположенных субъединиц белка (иногда гликопротеида). Стенки архебактерий не содержат муреина и состоят из особого пептидогликана, кислого гетерополисахарида или белка. Микоплазмы полностью лишены К. с. К. с. выполняет защитную, опорную функции, придаёт клеткам определ. форму, а у грамотрицат. бактерий дополнительно к цитоплазматич. мембране является барьером проницаемости.

КЛЕ́ТОЧНАЯ ТЕО́РИЯ, одно из наиб. важных биол. обобщений, согласно к-рому все организмы имеют клеточное строение. По определению Ф. Энгельса, К. т. наряду с законом превращения энергии и эволюц. теорией Ч. Дарвина является одним из трёх великих открытий естествознания 19 в.

Клеточное строение впервые наблюдал Р. Гук (1665) у растений. Н. Грю (1682) полагал, что стенки клеток образованы переплетением волокон, как у текстиля (отсюда термин «ткани»). Ядро в растит. клетке описал Р. Броун (1831), но только М. Шлейден в 1838 сделал первые шаги к раскрытию и пониманию его роли. Осн. заслуга оформления К. т. принадлежит Т. Шванну (1839), к-рый использовал собств. данные и результаты Шлейдена, школы Я. Пуркине и др. учёных. Сопоставив тканевые структуры животных и растений, он указал на общий для них принцип клеточного строения и роста. Однако Шванн, как и Шлейден, считали, что гл. роль в клетке принадлежит оболочке и что клетки образуются из бесструктурного вещества. В дальнейшем К. т. была распространена и на одноклеточные организмы, сформированы представления о ядре и протоплазме как о гл. компонентах клетки, исследовано деление клеток. Р. Вирхов в 1858 обосновал принцип преемственности клеток путём деления («каждая клетка из клетки»).

С самого начала развития представлений о клеточном строении возникал вопрос о соотношении клетки и целого организма. Его решение развивалось в двух направлениях. Согласно механистич. представлениям, жизнедеятельность индивидуума представляет собой сумму функционирующих клеток. В соответствии с виталистич. концепцией, целесообразное функционирование организма является качественно отличным («целое не равно сумме частей») и обусловлено «жизненной силой». Благодаря открытию митотич. деления и осн. органоидов клетки, а позднее с развитием биохимии и молекулярной биологии сформировались совр. представления о структуре и функциях клетки, о клеточном уровне в иерархии живой природы. Современная К. т. рассматривает многоклеточный организм как сложно организованную интегрированную систему, состоящую из функционирующих и взаимодействующих клеток. Для этой системы характерны новые специфич. черты, не сводимые только к свойствам составляющих её элементов. Осн. структурные элементы клетки принципиально сходны не только у эукариот, имеющих оформленное ядро, но и у прокариот, не имеющих его. Существование вирусов лишь подтверждает универсальность клеточного строения живого, т. к. они не способны к самостоят. функционированию и являются своеобразными клеточными паразитами. Единство клеточного строения организмов находит подтверждение не только в сходстве строения разл. клеток, но, прежде всего, в сходстве химич. состава и метаболич. процессов. Такие жизненно важные компоненты клетки, как нуклеиновые к-ты и белки, процессы их синтеза и превращений универсальны и принципиально близки в клетках всех живых систем.

● Маркс К. и Энгельс Ф., Диалектика природы, Соч., 2 изд., т. 20; Кацнельсон З. С., Клеточная теория в ее историческом развитии, Л., 1963; Вермель Е. М., История учения о клетке, М., 1970.

КЛЕ́ТОЧНЫЙ ЦИКЛ, жизненный цикл клетки, существование клетки от деления до следующего деления или смерти. У одноклеточных К. ц. совпадает с жизнью особи. В непрерывно размножающихся тканевых клетках К. ц. совпадает с митотич. циклом и состоит из четырёх периодов (три первых составляют *интерфазу*) со строгой последовательностью сменяющих друг друга: пресинтетического, или постмитотического (G_1, от англ. grow — расти, увеличиваться), синтетического (S, от англ. synthesis — синтез), постсинтетического, или премитотического (G_2) и митоза (M). В G_1-периоде происходит активный рост и функционирование клеток, обусловленные возобновлением транскрипции и накоплением синтезированных белков, а также подготовка к синтезу ДНК. В S-периоде происходят репликация ДНК и удвоение материала хромосом. В G_2-периоде осуществляется подготовка клеток к делению, в т. ч. синтез белков веретена деления. В результате заключит. этапа К. ц.— митоза — редуплицированные хромосомы расходятся в дочерние клетки. Продолжительность К. ц. и его периодов (определяют обычно авторадиографич. методом по включению меченых предшественников в ДНК) составляет в размножающихся клетках 10—50 ч и зависит от типа клеток, их возраста, гормонального баланса организма, кол-ва ДНК в ядре, темп-ры, времени суток и др. факторов. Наиб. вариабельны по времени G_1- и G_2-периоды, они могут значительно удлиняться, особенно у т. н. покоящихся клеток, в этом случае выделяют G_0-период (от англ. gap — промежуток, интервал), или период покоя. С учётом периода покоя К. ц. может длиться недели и даже месяцы (напр., у клеток печени), а у нейронов К. ц. равен продолжительности жизни организма.

● Клеточный цикл. Проблемы регуляции. [Сб. ст.], под ред. О. И. Епифановой, М., 1973.

КЛЕ́ТРА (*Clethra*), род растений сем. клетровых порядка вересковых. Деревья и кустарники. Ок. 30 видов (по др. данным, ок. 70), в Сев. и Юж. Америке, в Юго-Вост. Азии, на Канарских о-вах и о. Мадейра. Мн. виды выращивают как декоративные, в СССР — в юж. р-нах в открытом грунте — листопадные кустарники К. ольхолистную (*C. alnifolia*) и К. остроконечную (*C. acuminata*). В оранжереях разводят К. древовидную, или ландышевое дерево (*C. arborea*), родом с о. Мадейра, невысокое вечнозелёное дерево с кистями белых душистых цветков, напоминающих цветки ландыша.

КЛЕШНЯ́ (chela), дистальная часть хватат. конечности нек-рых членистоногих (хелицеровые, ракообразные); служит для удержания добычи, разрывания её, для защиты от врагов и очистки тела. Образована двумя последними члениками конечности и имеет подвижный и неподвижный пальцы.

КЛЕЩЕВИ́НА (*Ricinus*), род многолетних древесных растений сем. молочайных с единств. видом — К. обыкновенная (*R. communis*). В тропиках и субтропиках Азии и Африки. На родине К.— кустарник или дерево выс. до 10 м (в культуре как одно- или двулетнее растение выс. 1—2, иногда до 4 м). Гл. стебель несёт от 5 до 20 крупных пальчаторассечённых листьев. Цветки однополые, собраны в верхушечное метельчатое соцветие. Тычинки многочисленные (более тысячи), в верх. части многократно ветвистые. Семена содержат до 60% масла, широко применяемого в пром-сти и медицине (т. н. касторовое); сильно ядовиты.

Клещевина: *а* — мужской цветок; *б* — мужские соцветия; *в* — женские цветки и плоды.

С древности культивируют в тропич. и субтропич. странах, в СССР — гл. обр. на юге Европ. части. Плоды К. обнаружены в саркофагах Др. Египта. К. широко выращивают также как декор. растение.

КЛЕЩИ́ (Acarina), сборная группа, объединяющая три отряда паукообразных; по др. воззрениям — единый отряд или более крупный таксон — подкласс или даже класс. Размеры К. 0,05—13 мм, сытых кровососущих — до 30 мм. В отличие от др. членистоногих тело К. б. или м. слитное, у личинок 3 пары ног, у большинства нимф и взрослых К. 4 пары, лишь у галловых (четырёхногих) 2 пары; слившиеся основания педипальп образуют подвижно соединённый с телом комплекс ротовых органов (в виде «головки»). Хелицеры разнообразны по форме, педипальпы образуют щупальца, а их осн. членики формируют предротовую полость. Органы чувств — щетинки, лировидные органы (в покровах) и глаза. Дыхание кожное или трахейное. К. раздельнополые, часто выражен половой диморфизм, обычен партеногенез; многие откладывают яйца, есть живородящие. Большинство видов растительноядных К. живут 30—50 сут и откладывают от 15 до 400 яиц. Цикл развития: яйцо, предличинка, личинка, 3 нимфальные стадии и взрослая форма (отд. стадии могут выпадать). Имеют от 1 до 20 и более поколений в год. 300 сем., ок. 20 тыс. видов. Распространены широко. Заселяют почву, лесную подстилку, гнёзда и норы, растения, пресные водоёмы, моря; многие — паразиты. Отряды: К.-с е н о к о с ц ы (Opilioacarina) — наиб. примитивные К., распространённые в тёплых р-нах преим. в лесах, мелкие напочвенные хищники, имеют следы сегментации покровов, 4 пары дыхалец (стигм); у а к а р и ф о р м н ы х К. (Acariformes) тело делится на протеросому (ротовые органы и 2 первые пары ног) и гистеросому (2 задние пары ног и брюшко); у п а р а з и т и ф о р м н ы х К. (Parasitiformes) тело состоит из брюшка и головогруди с 4 парами ног и ротовыми органами. У высших акариформных и паразитиформных К. отделы тела слиты между собой, у низших — следы сегментации на спинной стороне. Акариформные К. включают амбарных, волосяных, панцирных, перьевых, чесоточных, водяных, галловых, паутинных и др. К паразитиформным К. принадлежат аргасовые, гамазовые, иксодовые и др. Среди К. есть почвообразователи, хищники, паразиты (вызывают дерматиты, чесотку), переносчики возбудителей трансмиссивных болезней (энцефалитов, геморрагич. лихорадок и др.), в т. ч. вирусов, риккетсий, бактерий, спирохет; промежуточные хозяева нек-рых ленточных червей; нек-рые К. повреждают запасы зерна и зернопродукты. Наука о К.— акарология. См. табл. 30А.

● Б э к е р Э. В., У а р т о н Г. В., Введение в акарологию, пер. с англ., М., 1955; Морфология и диагностика клещей, Л., 1977.

КЛИ́ВИЯ (*Clivia*), род вечнозелёных растений сем. амариллисовых. Листья кожистые, ремневидные. Цветки воронковидные или трубчатые, оранжевые, красновато-оранжевые или желтовато-розовые, собраны в густой многоцветковый зонтик (до 60 цветков). 3 вида, в горных р-нах Юж. Африки. Декоративны, широко выращиваются как оранжерейные и комнатные растения.

КЛИ́МАКС (от греч. klímax — лестница), к л и м а к т е р и й, период перехода от половой зрелости к пожилому возрасту у человека и обезьян. К. почти не выражен у большинства животных, т. к. вслед за угасанием половой функции у них быстро наступает одряхление и гибель. У самок обезьян (резусы, гамадрилы, шимпанзе и некоторые другие) К. заканчивается, как и у женщин, менопаузой (выпадением менструальных циклов, овуляций, способности беременеть). В менопаузе самки обезьян, так же как и женщины, живут ок. $^1/_3$ общей продолжительности жизни, что связано с выращиванием потомства. У женщин К. наступает в среднем в 48 лет. У мужчин К. более поздний, при этом способность давать потомство не теряется до глубокой старости. У обоих полов во время К. происходят перестройки в деятельности нервной и гормональной систем.

КЛИ́МАКС в ф и т о ц е н о л о г и и, относительно устойчивое состояние растит. покрова в биогеоценозе, возникающее в процессе смены фитоценозов; часто рассматривается как завершающий этап сукцессионных рядов. По наблюдениям, в лесах и степях устойчивое состояние в целом для фитоценоза сочетается с местными непрерывными изменениями в результате нарушений, связанных с деятельностью землероев (в степи), с ветровалом (в лесах) и пр.

КЛИМАКТЕ́РИЙ (от греч. klimaktḗr — ступень лестницы), временный резкий подъём дыхания у плодов в конце их созревания. Наблюдается у большинства плодов (исключение — цитрусовые, созревающие без К.) после их сбора. К.— активный энергетич. процесс, необходимый для полного и окончательного созревания плодов; в этот же период происходит наибольшее выделение этилена — гормона созревания. Ингибиторы дыхания задерживают как К., так и созревание плодов.

КЛИ́НА, к л и н а л ь н а я и з м е н ч и в о с т ь (от греч. klínō — наклоняю), количественный градиент к.-л. признака внутри вида, одно из выражений внутривидовой геогр. изменчивости. Автор термина «К.» Дж. Хаксли (1939). К. может затрагивать как количеств. признаки, напр. увеличение размеров тела позвоночных в более высоких широтах, так и качественные, напр. относит. увеличение численности «чёрной» формы двуточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*) по сравнению с «красной» формой при возрастании континентальности климата. К. развивается в результате взаимодействия естеств. отбора (приспосабливающего каждую популяцию к локальной среде) с потоком генов (ведущим к унификации всех популяций вида). В конечном счёте образование К. всегда обусловлено действием естеств. отбора.

КЛИ́НТУХ (*Columba oenas*), птица сем. голубиных. Дл. 32 см. Походит на сизого голубя, но клюв белый или желтоватый, а не тёмный. Распространён в Европе, Сев.-Зап. Африке и Юго-Зап. Азии; в СССР — на В. до Томска, на Ю. до Закавказья и Ср. Азии. Живёт в лесах, рощах и садах со старыми деревьями. Гнёзда в дуплах. В год 2 кладки по 2 яйца.

КЛИО́НЕ, м о р с к и е а н г е л ы (*Clione*), род крылоногих моллюсков. Тело (дл. до 5 см) полупрозрачное, иногда интенсивно окрашено. Раковины нет. Глотка с развитым ловчим аппаратом в виде 6 ротовых придатков, снабжённых железами (буккальными капсулами), выделяющими клейкий секрет, при помощи к-рого удерживается добыча. 4 вида, в холодных водах обоих полушарий, в СССР — в северных и дальневост. морях. Планктонные животные. Кладка пелагическая, слизистая. Прожорливые хищники. Питаются планктонными животными, в т. ч. и крылоногими моллюсками рода *Limacina*. Образуют массовые скопления (наиб. обычен *C. limacina*). Объект питания усатых китов. См. рис. 14 в табл. 31.

КЛОА́КА (от лат. cloaca — труба для стока нечистот), открывающаяся наружу расширенная конечная часть задней кишки многих позвоночных — круглоротых (миксин, личинок миног) и нек-рых рыб (акул, скатов, двоякодышащих, самцов латимерии, морских игл), всех земноводных, пресмыкающихся, птиц, а из млекопитающих — клоачных; рудиментарна у сумчатых. У остальных млекопитающих К. закладывается, но в дальнейшем разделяется на мочеполовой синус и конечный отдел прямой кишки, открывающиеся наружу мочеполовым и анальным отверстиями. В К. открываются мочеточники, половые протоки,

у нек-рых и мочевой пузырь. К. развита и у мн. беспозвоночных, напр. у коловраток.

КЛОА́ЧНЫЕ, первозвери, яйцекладущие (Prototheria), подкласс наиб. примитивных из совр. млекопитающих. Известны с плейстоцена Австралии. Произошли, возможно, от общих для всех млекопитающих рептилеподобных предков, но затем развивались независимо. По строению хрящевого черепа, соотношению костей в крыше черепа, наличию в плечевом поясе конечностей коракоида и прокоракоида, нек-рым особенностям строения сердца и головного мозга сходны с пресмыкающимися. Дл. тела 30—80 см. Зубы у взрослых отсутствуют. Желудок без пищеварит. желёз. Кишечник и мочеполовые органы открываются в клоаку. Ср. темп-ра тела ниже, чем у большинства др. млекопитающих: может колебаться от 25° до 36 °С. Откладывают яйца (1 или 2, редко 3), детёнышей выкармливают молоком. Молочные железы трубчатые, открываются отд. протоками на млечных полях; детёныши молоко слизывают. Один отряд — однопроходные. Распространены в Австралии, Тасмании, Нов. Гвинее. Полуводные или наземные формы. Животноядны. Численность всех К. невысока.

КЛОН (от греч. klōn — отпрыск, ветвь), совокупность клеток или особей, произошедших от общего предка путём бесполого размножения. К.— осн. единица учёта в генетике микроорганизмов. В основе образования К. лежит митоз (у бактерий — простое деление), при к-ром генетич. информация распределяется поровну между материнскими и дочерними клетками. Поэтому считается, что К. состоит из генетически однородных клеток. Однако генетич. однородность К. относительна и нарушается в результате возникновения спонтанных мутаций, приводящих к появлению мутантов с новыми свойствами, имеющих повыш. жизнеспособность и способных вытеснять из клоновой культуры исходные клетки. Нестабильность К., определяемая скоростью мутац. процесса и свойствами мутантов,— гл. причина «вырождения» культур, что вызывает большие трудности не только в проведении генетич. исследований, но и в сохранении производственно ценных культур, используемых в пищ., химич. и микробиол. пром-сти. Только постоянный отбор по специфич. признакам К. позволяет поддерживать относит. генетич. однородность и характерные особенности К. Клонирование клеток применяют для изучения ряда теоретич. и прикладных проблем эксперим. биологии и медицины (в онкологии, генетике соматич. клеток и др.). У вегетативно размножаемых культурных растений (напр., картофеля) часто сорт представляет собой отдельный К. Только клонированием (т. е. вегетатив. размножением) удаётся сохранить особенности сорта. Новый метод получения К. растений — выращивание их из одной клетки с применением клеточной культуры.

КЛОПО́ВНИК (*Lepidium*), род растений сем. крестоцветных. Одно-, дву- или многолетние травы, иногда полукустарнички. Лепестки мелкие, иногда их нет. Плод — стручочек. Более 150 видов, во внеарктич. областях земного шара; в СССР — ок. 40 видов, преим. на юге Европ. части, Кавказе и в Ср. Азии; растут б. ч. по сухим солонцеватым местам. К. мусорный (*L. ruderale*) образует в конце вегетации перекати-поле; имеет сильный неприятный запах и иногда применяется как средство от клопов (отсюда назв.). К. широколистный, или солнечный хрен (*L. latifolium*), употребляют как салат и пряность. К. посевной, или кресс-салат, разводят как овощ. К. Турчанинова (*L. turczaninowii*), встречающийся в Крыму в окрестностях Феодосии, и К. Мейера (*L. meyeri*), на Ю. Европ. части СССР,— редкие эндемичные виды, в Красной книге СССР.

КЛОСТЕ́РИУМ (*Closterium*), род зелёных водорослей класса конъюгат. Клетки одиночные, дл. до 640 мкм, суживающиеся к концам, без перетяжки посередине, прямые или дуговидно изогнутые. Размножение поперечным делением и половое. Ок. 300 видов, в пресных водоёмах разл. типа, в осн. в воде с кислой или слабощелочной реакцией; в СССР ок. 80 видов.

КЛОСТРИ́ДИИ (*Clostridium*), род спорообразующих бактерий. Палочки 0,6—1,2 × 3,0—7,0 мкм, обычно подвижные, грамположительные; при спорообразовании клетки вздуваются в центре и приобретают форму веретена. Анаэробы. Сбраживают углеводы (сахаролитич. К.— возбудители маслянокислого и ацетонобутилового брожения), азотистые вещества (пептолитич. К.). Мезофильные и термофильные организмы. Более 50 видов, в почве, илах, пищ. продуктах. Ряд видов патогенны: *C. botulinum* — возбудитель ботулизма, *C. perfringens* и *C. histolyticum* — возбудители газовой гангрены. Нек-рые К. фиксируют N_2, напр. *C. pasteurianum*. Сахаролитич. К. (*C. acetobutylicum*) применяют в пром-сти для получения ацетона и бутанола.

КЛУ́БЕНЬ (tuber), видоизменённый побег, стебель к-рого, включающий одно или неск. междоузлий, сильно разрастается и накапливает запасные вещества, преим. крахмал, реже масла; орган возобновления дву- и многолетних растений, переносящий неблагоприятный период, нередко служит для вегетатив. размножения. Подземные К. часто возникают на столонах (картофель, топинамбур, стрелолист и др.). Иногда К. формируются путём разрастания гипокотиля (цикламен). К. несут недоразвитые листья («бровки»), пазушные почки к-рых наз. «глазками» (картофель), реже вообще лишены листьев (цикламен). Надземные К. формируются в основании главного (кольраби) или боковых побегов (эпифитные орхидеи) и несут зелёные листья. Мелкие К. возникают в пазухах листьев (чистяк), часто в области соцветия (горец живородящий), в виде выводковых почек. От К. следует отличать корневые шишки, т. е. запасающие придаточные корни (георгина, батат), и т. н. корнеплоды, в образовании к-рых наряду с побегом участвует гл. корень (редька, свёкла).

КЛУБЕ́НЬКО́ВЫЕ БАКТЕ́РИИ (*Rhizobium*), род азотфиксирующих бактерий, образующих клубеньки на корнях мн. бобовых растений. Внутри клубеньков К. б. ассимилируют мол. азот, переводя его в соединения, усваиваемые растениями, к-рые, в свою очередь, обеспечивают бактерии питат. веществами. Обычно молодые К. б. в чистой культуре палочковидной формы, подвижные, 0,5—0,9 × × 1,2—3,0 мкм, грамотрицательные, неспорообразующие. Аэробы и факультативные анаэробы. В клубеньках К. б. меняют свою форму, образуя бактероиды, интенсивно связывающие N_2. Клубеньки, образованные активными К. б., содержат пигмент леггемоглобин, окрашивающий их в розовый цвет. В отсутствие бобовых растений К. б. могут жить в почве как сапрофиты. Выявлены условия, при к-рых нек-рые К. б. фиксируют N_2 в чистой культуре. Для обозначения вида К. б. принято к родовому назв. *Rhizobium* добавлять назв. того вида растения, на к-ром они могут образовывать клубеньки (напр., *R. trifolii* — К. б. клевера, *R. lupini* — К. б. люпина и т. д.). Активные штаммы К. б. используют для произ-ва бактериальных удобрений, напр. нитрагина, применение к-рых повышает урожай бобовых растений. Обнаружено образование клубеньков К. б. у небобового растения из рода трема (*Trema*) сем. ильмовых.

КЛУБНЕЛУ́КОВИЦА (bulbotuber), видоизменённый подземный побег, внешне похожий на луковицу, но накапливающий запасные питат. вещества в разросшемся мясистом стебле, подобно клубню. Снаружи К. покрыта сухими плёнчатыми листьями. Характерна для видов безвременника, гладиолуса, шафрана и др.

КЛУБНИ́КА, земляника мускатная (*Fragaria moschata*), растение рода земляника. Плоды мелкие, продолговатые, розовато-фиолетовые с белой мякотью и специфич. ароматом. Распространена в Европе, в лесах, парках, обычно в тенистых местах. Выращивают во Франции, Италии, Великобритании, ФРГ, ГДР, СССР. Пром. плантаций практически нет. Часто клубникой неправильно наз. землянику садовую.

КЛУ́ЗИЕВЫЕ (Clusiaceae, или Guttiferae), семейство двудольных растений порядка чайных. Деревья, кустарники, реже травы (преим. травянистые виды часто выделяют в самостоят. сем. зверобойных). Все органы содержат смолистый сок. Листья обычно супротивные, простые. Цветки одиночные или чаще в цимозных соцветиях, правильные, с двойным околоцветником. Тычинки свободные или срастаются (в синандрии). Плод — коробочка, ягода, костянка. Семена без эндосперма, часто с крылом или ариллусом, иногда с мясистой оболочкой. Ок. 1100 видов (50 родов), гл. обр. в тропич., реже умеренных поясах; в СССР ок. 50 видов из двух родов — зверобой и трижелезник (*Triadenum*). Опыление насекомыми, привлекаемыми пыльцой; для нек-рых родов характерен апомиксис. Семена разносят птицы, млекопитающие (в т. ч. летучие лисицы), ветер. У литоральных видов плоды плавучие благодаря губчатому покрову семян, пробковеющим эпикарпию или чашелистикам. Многие К.— плодовые растения, наиб. известны мангустан (*Garcinia mangostana*), американский абрикос (*Mammea americana*). Население тропиков широко использует смолы, камеди и древесину К. Семена мн. видов — источник пищ. и технич. жиров. Нек-рые виды К.— лекарственные (зверобой, александрийский лавр — *Calophyllum inophyllum*) и декор. растения.

КЛУ́ША (*Larus fuscus*), птица сем. чайковых, иногда считается подвидом серебристой чайки. Дл. до 58 см. Распространена в Сев. Европе, в СССР — на С.-З. страны от Кольского п-ова до Прибалтики, зимой на Чёрном м. Местами К. вытесняется более агрессивной серебристой чайкой.

КЛУШИ́ЦА, красноносая альпийская галка (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), птица сем. врановых. Дл. в среднем 40 см. Оперение чёрное, ноги красные, клюв у взрослых птиц красный, у молодых — жёлтый. Распространена в горных р-нах Европы, Сев.-Зап. Африки и на В. Эфиопии, Юго-Зап. и Центр.

Азии, в СССР — в горах Кавказа, Ср. Азии, Юж. Сибири. В субальп. и альп. поясах гор гнездится на скалах, на Енисее и в Забайкалье — на небольших высотах в береговых обрывах и иногда в строениях. Зимой откочёвывает в ниж. пояс гор. В Ср. Азии совершает налёты на сады, поедает ягоды шелковицы.

КЛЫКАЧИ́ (*Dissostichus*), род рыб сем. нототениевых отр. окунеобразных. Ср. дл. 135 (до 190) см, ср. масса 35 (до 80) кг. Рот большой, с клыковидными зубами (отсюда назв.). Чешуя мелкая. 2 вида: патагонский К. (*D. eleginoides*), в субантарктич. водах Атлантич. и Индийского океанов, и антарктический К. (*D. mawsoni*), в антарктич. водах тех же океанов, южнее 58° ю. ш. Пелагич. и придонные рыбы, встречаются у берегов и в открытом океане. Антарктич. К. созревает в 8—11 лет, нерест весной, икра пелагическая, ср. плодовитость ок. 900 тыс. икринок. Хищники, питаются рыбой и кальмарами; излюбленная пища кашалотов. Ценный объект промысла.

КЛЫКИ́ (dentes canini), конусовидные однокорневые зубы большинства млекопитающих. Располагаются непосредственно за резцами по одному в каждой половине верх. и ниж. челюстей. Служат для захватывания и разрывания пищи (у хищных), защиты (у всеядных копытных, нек-рых ластоногих). У мн. животных, в т. ч. человекообразных обезьян, К. сохранили в известной степени древнюю предковую форму. Для человека характерны малая величина К. и утрата ими конич. формы.

КЛЮВ (rostrum), орган птиц, образованный удлинёнными беззубыми челюстями, одетыми роговым чехлом — рамфотекой. Функции К. весьма многообразны, что отражается на разнообразии его форм. Служит для схватывания добычи, её расчленения, для осязания, нападения и защиты, передвижения, для долбления, рытья, зондирования грунта, а также для сложных действий, связанных с уходом за оперением, постройкой гнезда и др. В наибольшей степени форма К. обусловлена характером пищ. специализации. У мн. птиц основание верх. части К. (надклювье) покрыто восковицей. У птиц, не имеющих восковицы, проксимальный отдел рамфотеки надклювья, постепенно утоньшаясь, переходит в кожный покров лобной части черепа. У эмбрионов птиц на вершине надклювья образуется яйцевой зуб. Разнообразие функций К. отчасти обеспечивается подвижностью надклювья, осуществляемой за счёт кинетизма черепа. Движения надклювья и ниж. части К. — подклювья — координируются дифференцированной системой жеват. мышц. На внутр. краях К. нек-рых ископаемых птиц (гесперорнисообразные) имелись зубы. Клювоподобные образования есть у клоачных млекопитающих, черепах, двужаберных головоногих моллюсков.

Клювы: *1* — лебедя-шипуна (*Cygnus olor*); *2* — розового пеликана (*Pelecanus onocrotalus*); *3* — большого кроншнепа (*Numenius arquata*); *4* — шилоклювки (*Recurvirostra avosetta*); *5* — кулика-лопатеня (*Eurynorhynchus pygmeus*); *6* — клеста-сосновика (*Loxia pytyopsittacus*); *7* — сизого голубя (*Columba livia*); *8* — длиннохвостого поморника (*Stercorarius longicaudus*); *9* — ипатки (*Fratercula corniculata*); *10* — тонкоклювого буревестника (*Puffinus tenuirostris*); *11* — беркута (*Aquila chrysaetos*); *12* — уссурийского баклана (*Phalacrocorax filamentosus*); *13* — колпицы (*Platalea leucorodia*); *14* — фламинго (*Phoenicopterus roseus*); *15* — двурогого калао (*Buceros bicornis*); *16* — тукана токо (*Rhamphastos toco*); *17* — козодоя (*Caprimulgus europaeus*); *18* — новозеландского кулика (*Anarhynchus frontalis*).

КЛЮВОГОЛО́ВЫЕ, хоботноголовые (Rhynchocephalia), отряд пресмыкающихся подкласса лепидозавров. Известны из мезозоя Евразии, Африки, Америки. Дл. тела до 5 м. Произошли от верхнепермских примитивных эозухий. В строении много архаичных черт. Череп короткий и широкий, с более или менее развитым «клювом», образованным разросшимися предчелюстными костями. Височных ям 2 пары и соответственно 2 пары черепных дуг. Квадратная кость неподвижно причленена к черепу. Теменной глаз хорошо развит. Позвонки амфицельные (двояковогнутые). В сердце венозная пазуха (как у земноводных). Насекомо- и моллюскоядные формы, триасовые ринхозавры (Rhynchosauria) были растительноядными. Копулятивного органа нет. В совр. фауне представлены единств. видом — гаттерией.

КЛЮВОГОЛО́ВЫЕ ДЕ́ЛЬФИ́НЫ (*Cephalorhynchus*), род дельфинов. Дл. от 1,2 до 1,8 м. Окраска пёстрая, белых и тёмных тонов, плавники чёрные. Клюв не обособлен, незаметно переходит в голову (отсюда назв.). Рот маленький. 4 вида, в водах Юж. полушария.

КЛЮВОРЫ́ЛЫЕ (Ziphiidae), семейство зубатых китов. Дл. от 5 до 12,5 м. Рыло вытянуто в клюв. Дыхало полулунной формы. На горле 2—4 борозды, расходящиеся назад. Спинной плавник сдвинут в заднюю треть тела. Верх. зубов нет, ниж. — 2—4, лишь у тасманова клюворыла (*Tasmacetus shepherdi*) до 42 верх. и до 54 ниж. зубов. Питаются преим. головоногими моллюсками, глубоко и длительно (до 90 мин) ныряют. 5 родов: берардиусы, или плавуны, бутылконосы, клюворылы (1 вид), ремнезубы и тасмановы клюворылы (1 вид), всего 17 видов; в водах СССР — 5 видов из четырёх первых родов. Клюворыл (*Ziphius cavirostris*) обитает в тёплом и умеренном поясах Мирового ок., в водах СССР — близ Командорских и Курильских о-вов. Дл. до 8 м, самки крупнее самцов. Клюв короткий, лоб низкий, кончик ниж. челюсти выдаётся, на нём одна пара зубов. Окраска серая. Держится небольшими группами. В Красной книге СССР. См. рис. 7 в табл. 39.

КЛЮ́КВА (*Oxycoccus*), род растений сем. вересковых (иногда относят к выделяемому из него сем. брусничных); нередко включается в род *Vaccinium*. Вечнозелёные кустарнички с тонкими лежачими стеблями и мелкими кожистыми листьями. Цветки розовые. Плод — тёмно-красная ягода. 4 вида, в холодном и умеренном поясах Евразии и Сев. Америки; в СССР — 2 вида. К. обыкновенная, или болотная (*O. palustris*), образует часто обширные заросли на сфагновых болотах (особенно на открытых, хорошо освещённых местах, сохраняется под снегом). Размножается преим. укоренением стеблей; имеет эндотрофную микоризу. Ягоды К. — ценный пищ. продукт, содержат витамины С и Р. К. крупноплодная (*O. macrocarpa*) возделывается в США и Канаде, в небольших кол-вах — в СССР.

КЛЮЧИ́ЦА (clavicula), парная покровная кость плечевого пояса позвоночных. Наиб. постоянный элемент вторичного плечевого пояса, имеющийся почти у всех животных. К. примыкает спереди к брюшному отделу первичного пояса и вентрально сочленена с К. противоположной стороны и грудиной. У птиц связь с последней утрачена, обе К. срастаются снизу, образуя вилочку, действующую при работе крыльев как рессора. У млекопитающих через К. осуществляется связь лопатки с грудиной. У нек-рых быстро бегающих млекопитающих, конечности к-рых специализировались в маятникообразных движениях (копытные), а также у плавающих (киты, сирены), К. полностью редуцировались.

КНИДА́РИИ, стрекающие (Cnidaria), тип кишечнополостных. По-видимому, древнейшие из многоклеточных — известны из венда, в ордовике были представлены мн. группами. Преим. морские, одиночные или колониальные организмы, для к-рых характерны две жизненные формы: прикреплённый полип и свободноплавающая медуза. У многих К. обе формы чередуются в течение жизненного цикла (метагенез), нек-рые К. (гидры, коралловые полипы) не имеют медуз, другие (отд. виды гидроидных и сцифоидных) — утратили поколение полипов. Тело отд. особи К. состоит из эктодермы и энтодермы, между к-рыми находится прослойка студенистой мезоглеи. Эктодерма состоит гл. обр. из эпителиально-мускульных клеток, совмещающих покровную и двигат. функции, из характерных для К. стрекат. клеток, формирующих стрекат. капсулы (нематоцисты), и недифференцированных клеток, дающих начало клеткам всех типов. В энтодерме, кроме эпителиально-мускульных и стрекат. клеток, есть железистые пищеварит. клетки. Кишечная полость простая или разделена на камеры (у полипов) или каналы (у медуз). Рот, окружённый щупальцами, служит для захвата пищи, а также для удаления непереваренных остатков. Пищеварение полостное и внутриклеточное. Нервная система диффузного типа. Медузы, кроме этого, имеют по краю зонтика два нервных кольца и органы чувств — либо светочувствит. глазки, либо статоцисты, а у сцифомедуз — ропалии. Размножение половое и бесполое. Незавершённое бесполое размножение у ряда видов приводит к образованию больших колоний. Многие К. раздельнополы, есть гермафродиты. У гидроидных половые продукты развиваются в эктодерме,

а у сцифоидных и коралловых полипов — в энтодерме, после чего выходят во внеш. среду, где происходит оплодотворение. Из оплодотворённого яйца развивается свободноплавающая личинка — планула. Полип (реже медуза) образуется в результате метаморфоза планулы. Медузы обычно почкуются на теле полипов. У нек-рых видов развитие происходит в материнском организме, а молодые особи выводятся через рот. 4 класса: гидрозои, сцифоидные, коралловые полипы и ископаемые конуляты (Conulata); ок. 9 тыс. современных (в СССР ок. 500) и ок. 20 тыс. вымерших видов, во всех морях, от поверхности до предельных глубин и на дне. Есть пресноводные виды (гидры). Хищники, питаются планктоном и более крупными водными организмами, некоторые — пищ. конкуренты рыб, часть — служит пищей др. организмов. Для многих К. характерны разл. формы симбиоза с близкими видами и с др. мор. беспозвоночными (напр., с фотосинтезирующими жгутиковыми), а также с одноклеточными водорослями и др. водными растениями.

КНИДОСПОРИ́ДИИ (Cnidosporidia), группа простейших, выделявшаяся ранее в отдельный тип (иногда класс); по совр. системе простейших то же, что *миксоспоридии*.

КНИ́ЖКА (omasum, plasterium), третий отдел многокамерного желудка жвачных животных (отсутствует у оленьковых и верблюдов), соединяющий сетку с сычугом. По внутр. поверхности К. (кроме дна) слизистая оболочка образует продольные подвижные складки — листочки, напоминающие листы книги (отсюда назв.). Т. о. полость К. разделена на узкие камеры, а центр. часть образует канал. В К. корм, вторично проглоченный после жвачки, окончательно перетирается между листочками и превращается в кашицу, поступающую в сычуг. См. рис. при ст. *Желудок*.

КНЯЖЕНИ́КА, поляника (*Rubus arcticus*), растение рода рубус. Многолетняя трава выс. 10—30 см с ползучим корневищем. Листья тройчатые. Цветки тёмно-розовые или пурпуровые, обоеполые, одиночные или в 2—3-цветковых соцветиях. Плод — красная многокостянка. Встречается в Сев. полушарии, преим. в тундре и тайге, в т. ч. и в СССР; растёт по разрежённым сырым лесам, опушкам, кустарникам, на кочках лесных болот. Сладкие ароматные плоды употребляют в пищу.

КОАДАПТА́ЦИЯ (от позднелат. coadaptatio — взаимное приспособление), 1) взаимная адаптация разных видов в процессе *коэволюции*. 2) Взаимное приспособление разл. органов в целостном организме, обеспечивающее макс. согласованность их функций в процессах жизнедеятельности.

КОА́ЛА, сумчатый медведь (*Phascolarctos cinereus*), млекопитающее сем. кускусовых. Наиб. крупный представитель семейства — дл. тела 60—82 см, масса до 16 кг. Верх. часть носа лишена волос, чёрная, резко отграничена от лицевой части. Хвост снаружи незаметен. Первый и второй пальцы передних лап противопоставляются остальным. Распространён на В. Австралии. Обитает в эвкалиптовых лесах, живёт на деревьях. Медлительное ночное животное. Питается только листьями эвкалиптов определ. видов. Взрослый самец имеет гарем. Детёныш один, начинает выходить из сумки в 7 мес, в 9 мес покидает её. Продолжит. жизни К. до 12 лет. В результате интенсивного промысла (ради ценного меха) стал малочислен. Охота запрещена, численность восстанавливается. См. рис. 8 в табл. 49.

КО́БРЫ, общее название неск. родов змей сем. аспидовых. Различают водяных К. (*Boulengeria*), ошейниковых К. (*Hemachatus*), древесных К. (*Pseudonaje*), королевских К. (*Ophiophagus*), щитковых К. (*Aspidelaps*), настоящих К. (*Naja*). Настоящие К. включают 6 видов, обитающих в Африке и Азии. Наиб. известна индийская К., или очковая змея (*N. naja*). В СССР 1 вид — среднеазиатская К. (*N. oxiana*), на Ю. Ср. Азии. Питаются К. гл. обр. позвоночными, в т. ч. змеями. Яйцекладущи, в кладке, охраняемой самкой, 8—12 яиц. В момент опасности К. вертикально поднимают переднюю треть туловища и расширяют шею, разводя в стороны неск. пар рёбер, образуя т. н. капюшон. Нек-рые выбрасывают яд на расстояние до 2 м («плюющиеся» К.). Численность среднеазиатской К. сокращается, внесена в Красные книги МСОП и СССР. К. содержат в серпентариях, их яд, обладающий сильным нейротоксич. действием, используют в медицине. См. рис. 12 в табл. 43.

КО́БЧИКИ (*Erythropus*), род соколиных. Дл. ок. 30 см. 2 вида, в лесной и лесостепной зонах Евразии (от Центр. Европы до Вост. Китая). Зимуют в Юж. Африке. В СССР на В. до р. Лена обитает обыкновенный К. (*E. vespertinus*), от Забайкалья до Приморья — амурский К. (*E. amurensis*). Селятся близ полян и полей. Гнездятся на деревьях, занимая старые гнёзда др. птиц. Питаются насекомыми и грызунами. Численность сокращается, нуждаются в охране.

Обыкновенный кобчик: самец (вверху) и самка.

КОБЫ́ЛКИ, разнообразные виды саранчовых сем. Acrididae, ведущие одиночный образ жизни. Многие К. могут серьёзно повреждать с.-х. культуры: крестовая (*Pararcyptera microptera*), туркменская (*Ramburiella turcomana*), атбасарская (*Dociostaurus kraussi*), темнокрылая (*Stauroderus scalaris*), стройная (*Chorthippus albomarginatus*), сибирская (*Aëropus sibiricus*) и др. См. рис. 5 при ст. *Прямокрылые*.

КОВЫ́ЛЬ (*Stipa*), род растений сем. злаков. Многолетние, плотнодерновинные, редко однолетние травы с узколинейными, б. ч. вдоль сложенными листовыми пластинками. Колоски одноцветковые, в метёлке. Ниж. цветковая чешуя с длинной остью, внизу скрученной, вверху с перистыми волосками или без них. Цветки анемофильные, иногда клейстогамные. Размножается семенами. Диаспоры распространяются б. ч. ветром или животными, способны к самозарыванию из-за гигроскопичности спирально скрученных остей. Ок. 300 видов, в теплоумеренных и субтропич. областях, отчасти в горах тропиков. Многие К.— осн. компоненты травяного покрова степей, прерий и пампасов. В СССР — ок. 60 (по др. данным, св. 100) видов, в ср. и юж. полосе Европ. части, на Кавказе, в Юж. Сибири, Казахстане и Ср. Азии. Эдификаторы равнинных и горных степей, растущие также на остепнённых лугах, сухих травянистых и каменистых склонах и скалах. Большинство К.— ценные кормовые, гл. обр. пастбищные растения. К. волосатик, или тырса (*S. capillata*), и близкие виды наносят ущерб животноводству, т. к. их острые диаспоры могут проникать в кожу и мышцы скота и нередко вызывают гибель животных. К. перистый (*S. pennata*) и К. красивейший (*S. pulcherrima*) разводят как декоративные на альпинариях и используют для сухих букетов. К. эспарто, или альфа (*S. tenacissima*), произрастающий в Средиземноморье, — сырьё для бум. пром-сти. Ареал и численность мн. видов сокращаются в связи с хозяйственным использованием степей; 7 видов в Красной книге СССР. См. также рис. 5 в табл. 21.

Ковыль перистый: *а* — колосок.

КО́ГИИ, карликовые кашалоты (*Kogia*), род млекопитающих сем. кашалотовых подотр. зубатых китов. Дл. до 3,4 м, масса до 400 кг. Окраска спины почти чёрная, брюха — светло-серая или белая. Голова спереди затупленная, над верх. челюстью небольшая спермацетовая подушка. Рот расположен снизу. Верх. зубов нет или не более 6, на нижней челюсти 16—32. 2 вида: большая К. (*K. breviceps*) и малая К. (*K. simus*). К. очень редки, живут в тёплых и умеренно тёплых водах Мирового ок. Питаются головоногими моллюсками, рыбой, крабами и креветками. Беременность ок. 9 мес. Новорождённые дл. 1—1,2 м, массой до 16 кг.

КО́ГТИ (ungues), роговые образования кожи на концевых фалангах пальцев у наземных позвоночных. К. характерны для большинства пресмыкающихся, всех птиц и мн. млекопитающих, используются ими как вспомогат. органы при передвижении, как орудия активной защиты и нападения. Особенно разнообразны К. у млекопитающих: острые у лазающих животных, относительно тонкие и втяжные у кошачьих, большие уплощённые у роющих. Видоизменённые К. млекопитающих — ногти и копыта.

КОГТИ́СТЫЕ ЛЯГУ́ШКИ (Xenopinae), подсемейство бесхвостых земноводных сем. пиповых (Pipidae). Передние ко-

нечности относительно короткие, между пальцами нет плават. перепонки (исключая род *Hymenochyrus*). Длинные пальцы мощных задних конечностей соединены плават. перепонкой, 3 внутр. пальца с острыми роговыми коготками (отсюда назв.), служащими для удержания на субстрате при быстром течении. 3 рода, 16 видов, в Африке, к Ю. от Сахары. Наиб. известны шпорцевые лягушки. 1 вид в Красной книге МСОП.

КОГТИ́СТЫЕ ТРИТО́НЫ, безлёгочные, или дальневосточные, тритоны (*Onychodactylus*), род хвостатых земноводных сем. углозубых. Дл. до 21 см. Тело и длинный хвост вальковатые, на боках вертикальные кожные бороздки. Лёгких нет, взрослые дышат кожей и слизистыми оболочками рта и глотки, личинки — наруж. жабрами. 2 вида. Японский К. т. (*O. japonicus*) — в Японии (о-ва Хонсю, Сикоку). В СССР — уссурийский К. т. (*O. fischeri*), дл. 15—21 см, эндемик юж. части Хабаровского и Приморского краёв; редок, в Красной книге СССР. Обитают К. т. в холодных, затенённых горных ручьях, поэтому для удержания между камнями у личинок на пальцах развиты когти, часто сохраняющиеся и у взрослых самцов. Взрослые днём прячутся на берегу в укрытиях, ночью активны, держатся в воде. Осенью из воды почти не выходят. Питаются водными и прибрежными беспозвоночными. Самка откладывает 15—20 яиц. Личинка развивается не менее двух лет.

КОДЕИ́Н, алкалоид, содержащийся в опийном маке, производное морфина. По действию на организм близок к морфину, однако по силе угнетающего воздействия на ЦНС значительно уступает ему; способность подавлять кашлевой рефлекс выражена у К. сильнее (применяют как противокашлевое средство). При длит. употреблении К. может выработаться болезненное пристрастие (наркомания).

КО́ДИУМ (*Codium*), род сифоновых водорослей. Слоевище распростёртое, подушковидное или вертикальное, кустистое, выс. обычно 5—30 см, есть крупные виды, напр. К. большой (*C. magnum*), до 8 м, состоит из тонких переплетающихся нитей, образующих кнаружи один слой крупных продолговатых пузырей, содержащих дисковидные хлоропласты. Известно только половое размножение посредством гетерогамии; мейоз — в гаметангиях. Ок. 50 видов, в морях тропич. и умеренных поясов; в СССР — 3 вида, только в тёплых водах. В странах Азии и Океании используют в пищу. См. рис. 9 в табл. 9.

КОДОМИНА́НТНОСТЬ (от лат. co- — с, вместе и *доминантность*), участие обоих аллелей в определении признака у гетерозиготной особи; частный случай доминантности. Классич. пример К.— взаимодействие аллелей, определяющих *группы крови* в системе АВ0.

КОДО́Н, триплет, дискретная единица генетич. кода; участок информационной РНК, состоящий из трёх последоват. нуклеотидов. Кодирует один аминокислотный остаток или служит сигналом для завершения (нонсенс-К. или терминирующие К.) или начала (К.-инициаторы) белкового синтеза. Из 64 К. 61 кодирует включение 20 аминокислот. Термин употребляется в равной степени по отношению к соответствующей последовательности трёх нуклеотидов ДНК, к-рая транскрибируется иРНК, а также по отношению к РНК тех вирусов, у к-рых РНК составляет генетич. материал.

КО́ЖА (cutis), покров позвоночных животных, отграничивает тело от внеш. среды. Выполняет ряд функций: защитную (предохраняет тело от механич. воздействий и травм, проникновения разл. веществ и микроорганизмов), выделительную (осуществляет выделение воды и разл. продуктов обмена), чувствительную (благодаря значит. числу располо-

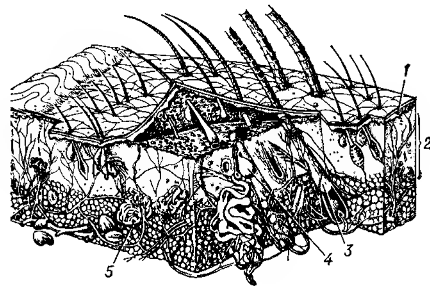


Диаграмма схематического строения кожи человека: *1* — эпидермис; *2* - дерма; *3* — волос; *4* — сальные железы; *5* — эккриновая потовая железа.

женных в К. нервных окончаний), секреторную (осуществляется многочисл. железами), а у высших животных — и терморегулирующую. В подкожной клетчатке откладываются в виде жира запасные питат. вещества. Состоит из трёх осн. слоёв: эпидермиса — наруж. слоя эктодермального происхождения, дермы и подкожной клетчатки — подлежащих соединительнотканных слоёв, происходящих из мезодермы. У позвоночных эпидермис многослойный, не образует кутикулы. Ниж. слой эпидермиса — базальный — производит новые слои клеток на протяжении всей жизни. У наземных позвоночных клетки верх. слоёв эпидермиса превращаются в роговые чешуйки, к-рые сбрасываются путём отшелушивания или линьки. В дерме находятся клетки, соединительнотканные волокна и цементирующее бесструктурное осн. вещество. Строение поверхности К. зависит от расположения эластич. и коллагеновых волокон дермы, обусловливающих механич. свойства К., васкуляризации К. и давления крови в сосудах. В дерме проходят кровеносные и лимфатич. сосуды и нервы, лежат кожные железы, основания перьев и волос, специализир. нервные структуры, чешуи, щитки и т. п. У млекопитающих, особенно на неоволосённых участках К., верхний (т. н. сосочковый) слой дермы образует высокие выпячивания (сосочки), к-рым соответствуют углубления лежащего на них эпидермиса. Эти углубления образуют индивидуальный для каждой особи рисунок кожи (что используется, напр., в дактилоскопии). Окраска К. обусловлена пигментными клетками. В дерме низших позвоночных (ископаемые бесчелюстные, рыбы, стегоцефалы) развиваются костные чешуи, защищающие тело животного. У высших позвоночных защитную функцию К. выполняют значительно утолщённый роговой слой эпидермиса и его особые производные (роговые чешуи и щитки), перья птиц и волосы млекопитающих, к-рые подвергаются периодич. смене (см. *Линька*). Утолщение рогового слоя эпидермиса на определ. участках тела привело к образованию когтей, клюва, копыт, ногтей и рогов. Особыми многофункциональными образованиями эпидермиса являются *кожные железы*.

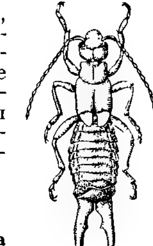
● Соколов В. Е., Кожный покров млекопитающих, М., 1973; Montagna W., Parakkal P. F., The structure and function of skin, 3 ed., N. Y., 1974.

КОЖАНЫ́ (*Eptesicus*), род гладконосых летучих мышей. 30—35 видов, распространены в Евразии, Африке, Сев. и Юж. Америке, Австралии; в СССР — 4 вида: поздний К. (*E. serotinus*), на Ю. и частично в ср. полосе Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии и Казахстане, обычный синантропный вид; пустынный К. (*E. bottae*), в пустынях и горах Ср. Азии, Юж. Казахстане и на В. Закавказья; северный кожанок (*E. nilssoni*), во всей таёжной подзоне; кожанок Бобринского (*E. bobrinskii*), в пустынях Центр. Казахстана. К. иногда неправильно включают в сборный род *Vespertilio*.

КОЖЕЕ́ДЫ (Dermestidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 1,3—12 мм. Тело обычно овальное, усики булавовидные. Окраска тёмно-коричневая или чёрная, часто с пёстрым рисунком. Личинки веретеновидные или полуцилиндрические. Ок. 900 видов, гл. обр. в сухих р-нах; в СССР — ок. 130 видов. Питаются сухими веществами преим. животного происхождения, нек-рые — зёрнами. Мн. виды повреждают животное сырьё (кожу, шерсть, мех и изделия из них, вяленое мясо и рыбу), напр. мехоеды, ветчинный К. (*Dermestes lardarius*). Виды рода *Anthrenus*, в частности музейный жук, портят зоол. коллекции, нек-рые К. вредят шелководству. К. из рода *Trogoderma*, особенно капровый жук,— вредители зерна и зернопродуктов. См. рис. 33, 34 в табл. 28.

● Жантиев Р. Д., Жуки-кожееды (семейство Dermestidae) фауны СССР, М., 1976.

КОЖИСТОКРЫ́ЛЫЕ, уховёртки (Dermaptera), отряд насекомых. Известны с перми. Дл. 3,5—50 мм. На конце брюшка — клещевидные церки — орган защиты и нападения. Передние крылья твёрдые, укороченные, задние — перепончатые, нередко отсутствуют. Превращение неполное. Яйца откладывают кучно, нек-рые виды устраивают гнёзда в земле. Самка остаётся в гнезде, охраняя яйца и вылупившихся личинок. Ок. 1300 видов, распространены широко, преим. в тропиках и субтропиках; в СССР — 26 видов. К. влаго- и теплолюбивы, ведут скрытный, обычно ночной, образ жизни. Питаются животной и растит. пищей, почвенным детритом. Нек-рые могут вредить с.-х. культурам. Викарирующая уховёртка (*Forficula vicaria*) — в Красной книге СССР.



Обыкновенная уховёртка (*Forficula auricularia*).

КО́ЖНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae cutis), одно- и многоклеточные производные эпидермиса кожи животных. Выделяют на поверхность кожного покрова разл. вещества, к-рые образуют смазку, способствуют терморегуляции организма, выведению продуктов распада, могут участвовать в хемокоммуникации, защите и нападении и т. п. У беспозвоночных широко распространены одноклеточные К. ж., имеются также и многоклеточные: слизистые (у аннелид и моллюсков), слюнные, паутинные, восковые, ядовитые и пахучие (особенно у пауков и насекомых). У круглоротых и рыб К. ж. одноклеточные, гл. обр. многочисл. бокаловидные

клетки, выделяющие слизь на поверхность кожи (могут также выделять феромоны, регулирующие половое и социальное поведение). У миног и нек-рых рыб есть скопления одноклеточных ядовитых К. ж.; у последних они связаны с иглами и шипами. Железистый характер имеют и органы свечения глубоководных рыб. У земноводных многочисленны многоклеточные К. ж. (у лягушки ок. 300 тыс.) 2 осн. типов — слизистые и зернистые. Функция слизистых желёз — поддержание кожи во влажном состоянии (что необходимо для газообмена при кожном дыхании). Секрет зернистых К. ж. обычно ядовит, у нек-рых хвостатых земноводных служит для привлечения самок. У безногих земноводных в переднем отделе каждого сегмента их кольчатого тела имеются особые гигантские К. ж., продуцирующие ядовитый секрет. Кожа пресмыкающихся лишена слизистых желёз (с утратой кожного дыхания), у них имеются разнообразные мелкие К. ж., к-рые, как правило, скрыты разл. роговыми наростами и порами; у крокодилов и черепах есть крупные мускусные железы. У птиц К. ж. отсутствуют, за исключением копчиковой железы (наиб. развитой у водоплавающих), а также желёз слухового прохода нек-рых куриных. Кожа млекопитающих богата многоклеточными потовыми и сальными железами, образующими разл. специфич. железистые поля и органы. Многие К. ж. млекопитающих выделяют пахучий секрет, влияющий на поведение животных. Модифицированными железами кожного происхождения являются *молочные железы*.

КОЗЕЛЕ́Ц (*Scorzonera*), род трав или полукустарников сем. сложноцветных. Листья цельнокрайные, перистораздельные или перистоассечённые. Ок. 170 видов, гл. обр. в засушливых областях от Центр. Европы до Вост. Азии; в СССР — св. 80 видов, преим. в Ср. Азии и на Кавказе. Двулетний К. испанский (*S. hispanica*) родом из Средиземноморья, культивируют (преим. в Европе и Америке) как овощ (т. н. сладкий, или чёрный, корень); раньше использовали для лечения змеиных укусов. Подземные части ряда видов (тау сагыз и др.) содержат каучук.

КОЗЛОБОРО́ДНИК (*Tragopogon*), род трав сем. сложноцветных. Листья линейные или ланцетные. Зрелая раскрытая корзинка — в форме правильного шара, с к-рого постепенно слетают семянки, снабжённые хохолком. Св. 150 видов, в умеренном поясе Ст. Света; в СССР — ок. 80, гл. обр. на Кавказе и в Ср. Азии. Мн. виды К.— кормовые и медоносы. Средиземноморский К. пореелистный, или белый овсяный корень (*T. porrifolius*),— древняя южноевроп. овощная культура. Мн. другие виды К. также пригодны в пищу (корни и молодые наземные части).

КОЗЛЯ́К (*Boletus bovinus*), гриб сем. болетовых (Boletaceae). Шляпка диам. 3—10 см, гладкая, слизистая, жёлто-бурая, иногда красноватая, охряно-бурая. Ножка дл. 5—10 см, толщ. 1—2 см, одного цвета со шляпкой или несколько светлее её, гладкая. Трубчатый слой грязновато-жёлтый, с широкими неровными порами (отличие К. от сходных по виду маслят). Мякоть рыхлая, губчатая, желтоватая, в ножке со слабым красноватым оттенком. Распространён преим. в лесной зоне Сев. полушария; чаще в сосновых лесах, у дорог; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Сибири. Растёт с августа по сентябрь в сырых сосновых лесах и на сфагновых болотах с сосной. Съедобен.

КОЗОДОЕОБРА́ЗНЫЕ (Caprimulgiformes), отряд птиц. Филогенетически ближе всего к совообразным. Клюв короткий, разрез рта большой, у многих по краям рта щетинки, облегчающие ловлю насекомых на лету. Сумеречные и ночные птицы. 93 вида, 5 сем., в т.ч. гуахаро, исполинские козодои и собственно козодои. Моногамы. Насиживают самка и самец. У собственно козодоев (Caprimulgidae) крылья и хвост длинные, оперение мягкое, защитной окраски. Полёт бесшумный, как у сов. Глаза большие. Садятся вдоль ветки. 18 родов, 70 видов, распространены широко. Обитающие в умеренных широтах — перелётные. В СССР — 3 вида. Обыкновенный козодой (*Caprimulgus europaeus*) распространён на В. до Забайкалья. Дл. до 28 см. Обитает на опушках леса, на вырубках и в пустынных безлесных местах. Яйца (2, реже 3) откладывает в ямку на земле. Птенцы зрячие, покрыты густым пухом. Истребляет майских жуков. Пуэрториканский козодой (*Caprimulgus noctitherus*) — в Красной книге МСОП.

КОЙО́Т, луговой волк (*Canis latrans*), млекопитающее рода волков. Внешне похож на волка, но менее крупный (дл. тела ок. 90 см), шерсть более длинная. Обитает в Сев. и Центр. Америке, на открытых пространствах. Обычно занимает нору сурка или барсука. Детёнышей 1—19, обычно 8—10. Питается зайцами, грызунами, падалью. На домашних животных нападает редко.

КО́КА, кокаиновый куст (*Erythroxylum coca*), вечнозелёный кустарник выс. 2—3 м из тропич. сем. кокаиновых порядка гераниевых. Листья обратнояйцевидные, цельные, голые. Цветки по 3—15 в пазухах листьев, мелкие, желтовато-белые, гетеростильные. Чашечка остаётся при плодах. Плод — ярко-красная односемянная костянка, дл. до 2 см. В горных тропич. лесах Юж. Америки. Культивируется в тропиках и субтропиках Юж. Америки и Юж. Азии. Листья содержат кокаин.

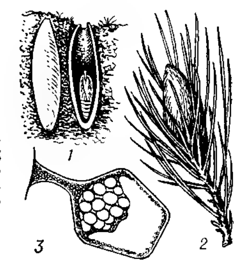
КОКАИ́Н, алкалоид, содержащийся в листьях тропич. растений рода эритроксилум (*Erythroxylum*), гл. обр. в коке и эритроксилуме колумбийском (*E. novagranatense*). При нанесении на слизистые оболочки и при введении под кожу оказывает местное обезболивающее действие (подавляет чувствительность нервных окончаний и блокирует проведение нервных импульсов). При всасывании К. возбуждает, а затем угнетает ЦНС. При длит. применении вызывает болезненное пристрастие — кокаинизм. Гидрохлорид К. используют в медицине как местное анестезирующее средство.

КОКАРБОКСИЛА́ЗА, тиаминдифосфат, пирофосфорный эфир витамина B_1; см. *Тиамин*.

КО́ККИ (от греч. kókkos — зерно), бактерии шаровидной формы. Таксономич. значения термин «К.» не имеет, т. к. описывает только форму микроорганизма. Диам. 0,5—4,0 мкм. В зависимости от направления деления образуют пары клеток, наз. диплококками, цепочки — стрептококки. При делении в двух взаимно перпендикулярных направлениях образуются плоские «таблицы» (Lampropedia), в трёх взаимно перпендикулярных направлениях — кубич. пакеты (сарцины); беспорядочное деление, при к-ром образуются гроздевидные массы, свойственно стафилококкам. Большинство К. грамположительны, но нек-рые грамотрицательны (*Neisseria, Paracoccus*). Наиб. известный род аэробных К.— *Micrococcus*, из анаэробных — *Peptococcus*, *Pediococcus*. К. широко распространены в почве, воздухе, пищ. продуктах и т. д. Молочнокислые стрептококки применяют при изготовлении сметаны и масла. Патогенные стрептококки и стафилококки вызывают гнойные заболевания (фурункулёз и др.).

КОККОЛИТОФОРИ́ДЫ (Coccolithales), порядок золотистых водорослей. Одноклеточные (диам. не более 30 мкм), покрытые мелкими известковыми пластинками (кокколитами), форма к-рых видоспецифична; есть два жгутика и иногда жгутикоподобное образование — хаптонема. Размножение делением и зооспорами. У нек-рых в цикле развития существует нитчатая стадия и половой процесс в виде изогамии. Св. 200 видов, гл. обр. в планктоне умеренных и тёплых морей (от поверхности до глуб. 150 м). Немногие пресноводны. Важнейшие продуценты органич. вещества в морях и океанах, иногда превосходящие по продуктивности диатомовые и динофитовые водоросли. Накопители углекислого кальция, в ископаемом состоянии К. слагают мощные (неск. сотен м) пласты известняков, образуя совр. океанич. отложения и материковые породы. К.— руководящие ископаемые меловых (особенно палеогеновых и неогеновых) отложений.

КО́КОН (cocon), защитное образование куколок мн. насекомых. Обычно К. сплетён из шёлковой нити, выделяемой личинкой перед окукливанием; таковы К. мн. бабочек, а также нек-рых муравьёв, у к-рых их неверно наз. «муравьиными яйцами». Мн. личинки жуков (напр., долгоносиков из рода *Cionus*) строят при окукливании К. из выделяемой ими слизи. У нек-рых насекомых окукливание происходит внутри чехлика, в к-ром жила личинка (напр., у мешочниц). Ложные К. (или пупарии) мн. мух, а также алейродидовых представляют собой шкурки личинок, оставшиеся после линьки. Дождевые черви, пиявки, пауки и нек-рые моллюски образуют т. н. яйцевые К., внутри к-рых развиваются яйца.

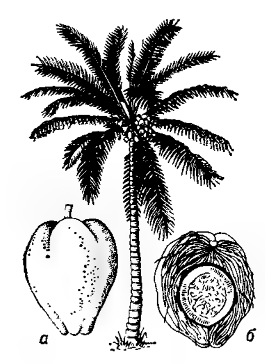


Коконы: *1* — лугового мотылька (*Laxostege sticticalis*) в почве (правый в разрезе); *2* — соснового коконопряда (*Dendrolimus pini*); *3* — сложный яйцевой кокон (в разрезе) паука *Agroeca brunnea*.

КОКОНОПРЯ́ДЫ (Lasiocampidae), семейство ночных бабочек. Тело массивное, крылья широкие, в размахе до 90 мм (самки крупнее самцов); хоботок не развит. Гусеницы покрыты густыми волосками; питаются листьями деревьев и кустарников, редко — травянистых растений. Яйца откладывают кучками. Окукливание в продолговатых коконах. Зимуют молодые или средневозрастные гусеницы, иногда яйца. Ок. 1000 видов, распространены широко, наиб. разнообразны в тропиках; в СССР — ок. 50 видов. Широко известны сосновый и сибирский К., повреждающие хвойные насаждения, а также кольчатый К., вредящий в садах.

КОКО́СОВАЯ ПА́ЛЬМА (*Cocos nucifera*), растение сем. пальм; единств. вид

рода. Ствол выс. до 20—25 м, диам. до 30—50 см; листья перистые, дл. 3—6,5 м, шириной 1,0—1,5 м. Цветки однополые, в колосках, собранных в метёлки (дл. до 1,2 м). Муж. цветки (6000—12 000 тыс.) расположены в верх. части соцветия, женские (20—40) — у основания; лишь часть жен. цветков развивается в полноценные плоды. Опыление перекрёстное, насекомыми птицами, реже ветром.



Кокосовая пальма: *а* — плод; *б* — продольный разрез плода.

Плод (т. н. кокосовый орех) — костянка, весит 1,5—2,5 кг. Распространена в тропиках обоих полушарий (в Атлантику занесена человеком). К. п. с древних времён культивируют, гл. обр. в Азии (вероятный центр происхождения) — на Филиппинских о-вах (более половины мирового урожая кокосовых орехов), о-вах Малайского архипелага, п-ове Малакка, в Индии и на о. Шри-Ланка. К. п. — растение мор. побережий. Плоды её, попадая в воду, могут длительно плавать, не теряя способности к прорастанию, благодаря чему К. п. широко расселилась. К. п. используется местным населением почти полностью. Волокнистая оболочка плода (койр) идёт на плетение канатов, матов и др., из твёрдых оболочек делают сосуды, вырабатывают ценный древесный уголь. Зрелый эндосперм (копра), содержащий 30—35% масла,— ценное сырьё для получения пищ. и технич. масла, жмых — корм для скота. Эндосперм незрелых орехов — кокосовое молоко, используют для питья и в пищу. Из сока соцветий получают сахар, сироп, вино. Выращивается как декор. растение.

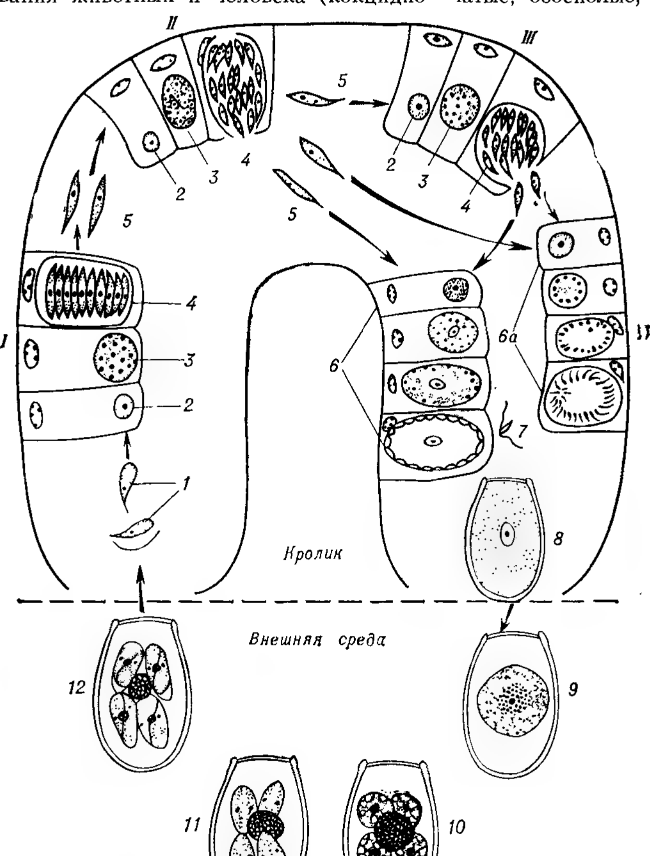
КОК-САГЫ́З (*Taraxacum kok-saghyz*), многолетнее травянистое растение рода одуванчик. Распространён в межгорных долинах Вост. Тянь-Шаня. К.-с.— один из лучших естеств. каучуконосов флоры СССР. Каучук содержится в млечных сосудах гл. обр. коровой части корня. С 1933 был введён в культуру преим. в Европ. части СССР, с 1954 в связи с развитием произ-ва синтетич. каучука культура К.-с. оставлена.

КО́КСА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae coxales), парные выделит. органы мечехвостов и нек-рых паукообразных, расположенные в головогруди. Выводные протоки К. ж. открываются обычно у основания первых члеников — кокс (лат. coxa — бедро) — 3-й или 5-й пары ходильных ног. Состоят из целомич. мешочка, нефростома, извитого канала, или лабиринта, и выводного протока. У нек-рых форм (сольпуги) между нефростомом и лабиринтом — длинный слепой мешок с высоким железистым эпителием. У взрослых особей паукообразных К. ж. обычно сильно редуцированы (функционируют у сенокосцев). Осн. органами выделения паукообразных являются эволюционно более поздние *мальпигиевы сосуды.*

КОКУ́ШНИК (*Gymnadenia*), род растений сем. орхидных. Цветки мелкие, лилово-розовые, с запахом ванили или гвоздики, в соцветии колос. Губа 3-лопастная или треугольная. 10 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, в СССР 2 вида. Широко распространён К. длиннорогий (G. *conopsea*), в разрежённых лесах, на лугах, часто на известняковых склонах. Цветёт в первой половине лета.

КОКЦИ́ДИИ (Coccidiida), подкласс (отряд) споровиков. Преимущественно внутриклеточные паразиты органов (кишечник, печень, почки и др.) позвоночных и беспозвоночных. В большинстве узкоспецифичные (паразитируют в определённом виде животного-хозяина); гомо- и гетероксенные. Строение типично для споровиков. Св. 2400 видов. Жизненный цикл — правильное чередование процессов бесполого размножения (мерогонии), полового процесса и спорогонии; гаметогенез — по типу оогамии. Ооцисты со спорами жизнеспособны во внеш. среде более года. Распространяются К. преим. алиментарным путём, включая хищничество, и при кровососании. Нек-рые виды вызывают тяжёлые заболевания животных и человека (кокцидиозы, токсоплазмоз, саркоспоридиозы и др.). См. *Эймерии, Изоспоры, Токсоплазмы, Саркоспоридии.*

● Хейсин Е. М., Жизненные циклы кокцидий домашних животных, Л., 1967; Бейер Т. В., Шибалова Т. А., Костенко Л. А., Цитология кокцидий, Л., 1978.



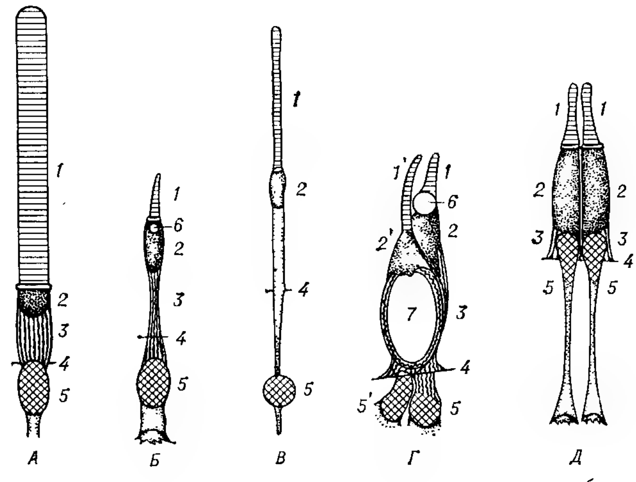
Цикл развития кокцидии *Eimeria magna* (схема): I — первое поколение шизонтов; II — второе поколение шизонтов; III — третье поколение шизонтов; IV — гаметогония; V — спорогония; *1* — спорозоиты; *2* — молодой меронт; *3* — растущий меронт со многими ядрами; *4* — меронт, распавшийся на мерозоиты; *5* — мерозоиты; *6* — развитие макрогаметы; *6а* — развитие микрогамет; *7* — микрогамета; *8* — ооциста; *9* — ооциста, приступающая к спорогонии после выхода во внешнюю среду; *10* — ооциста с четырьмя споробластами и остаточным телом; *11* — развитие спороцист; *12* — ооциста с четырьмя зрелыми спороцистами (в каждой по два спорозоита).

КОКЦИ́ДОВЫЕ, кокциды (Coccoidea, или Coccinea), подотряд насекомых отр. равнокрылых. Объединяет червецов (11 семейств) и щитовок (3 семейства, в т. ч. ложнощитовки и подушечницы). Дл. 1—12 мм. Характерен резкий половой диморфизм. Самки бескрылые, у мн. щитовок неподвижные, под защитой воскоподобного щитка; тело не разделено на голову, грудь и брюшко; плоское, выпуклое или шаровидное; покровы восковые или очень плотные, напр. лаковые; ротовой аппарат сосущий, сдвинут на брюшную сторону тела; нередко напоминают наросты на коре растений. Самцы с одной парой крыльев, задние превращены в крючковатые щетинки или отсутствуют; ротовой аппарат редуцирован (взрослые не питаются); на конце брюшка две или неск. хвостовых нитей. Св. 3600 видов, преим. в тропиках, на стволах, ветвях, корнях, листьях, плодах; в СССР — ок. 500 видов, в т. ч. 40 — только в оранжереях. Червецы и подушечницы откладывают яйца в выделяемые самками ватообразные мешки, к-рые носят с собой, щитовки — под брюшко. Нек-рые виды живородящи.

КО́ЛА (*Cola*), род растений сем. стеркулиевых. Вечнозелёные деревья выс. до 15—20 м с цельными или пальчатосложными листьями. Цветки мелкие, колокольчатые, обоеполые, в метельчатых соцветиях. Плод — коробочка, звездообразно растрескивающаяся на 5—12 долей. Ок. 125 видов, в тропиках Африки. К. блестящую (*C. nitida*) и К. заострённую (*C. acuminata*) культивируют в тропиках, гл. обр. в Зап. Африке. Их семена, т. н. орехи кола, диам. ок. 3 см, содержат кофеин и теобромин; применяются в медицине и для изготовления тонизирующих напит-

ков «кока-кола» и «пепси-кола». См. рис. при ст. *Стеркулиевые.*

КО́ЛБОЧКИ (coni), колбочковые клетки, фоторецепторы сетчатки позвоночных, обеспечивающие дневное (фотопическое) и (у большинства видов) цветовое зрение. Утолщённый наружный рецепторный отросток, направленный в сторону пигментного слоя сетчатки, придаёт клетке форму К. (отсюда



Некоторые типы колбочек и палочек сетчатки позвоночных. *А* — палочка (адаптация к темноте, миоид сокращён); *Б* — колбочка (адаптация к темноте, миоид удлинён) леопардовой лягушки (*Rana pipiens*); *В* — палочка человека (височный край центральной ямки); *Г* — двойная колбочка расписной черепахи (*Chrysemys picta*); *Д* — близнецовые колбочки костистой рыбы из рода *Lepomis* (световая адаптация, сросшиеся миоиды сокращены). *1* — наружный сегмент, *1'* — наружный сегмент дополнительной колбочки; *2* — эллипсоид, *2'* — эллипсоид дополнительного члена пары; *3* — миоид; *4* — наружная пограничная мембрана сетчатки; *5* — ядро; *6* — масляная капля; *7* — параболоид.

назв.). В отличие от палочек, каждая К. центр. ямки обычно соединена через биполярный нейрон с отд. ганглиозной клеткой. В результате этого К. осуществляют детальный анализ изображения, обладают высокой скоростью ответа, но малой световой чувствительностью (более чувствительны к действию длинных волн). В К., как и в палочках, различают наруж. и внутр. сегменты, соединит. волокно, ядросодержащую часть клетки и внутр. волокно, осуществляющее синаптич. связь с биполярными и горизонтальными нейронами. Наруж. сегмент К. (производное реснички), состоящий из многочисл. мембранных дисков, содержит зрит. пигменты — родопсины, к-рые реагируют на свет разл. спектрального состава. К. сетчатки человека содержат пигменты 3 типов, причём в каждой из них — пигмент одного типа, обеспечивающий избират. восприятие того или иного цвета: синего, зелёного, красного. Внутр. сегмент включает скопление многочисл. митохондрий (т. н. эллипсоид), сократимый элемент — скопление сократимых фибрилл (миоид) и гранул гликогена (т. н. параболоид). У большинства позвоночных (кроме клоачных и сумчатых) между наруж. и внутр. сегментами расположена масляная капля, избирательно поглощающая свет, прежде чем он дойдёт до зрит. пигмента. У земноводных, пресмыкающихся и птиц К. двойные (пара сближенных морфологически несходных клеток — добавочная К. не содержит масляной капли), у костистых рыб — близнецовые (пара морфологически сходных клеток со сближенными внутр. сегментами). Сетчатка глаза большинства ящериц, змей, черепах, мн. птиц, сусликов состоит практически целиком из К. У большинства дневных животных и человека К. расположены в центр. части сетчатки. Центр. ямка жёлтого пятна содержит только К., плотность к-рых у человека достигает 150 тыс. на 1 мм², всего в сетчатке человека 6,5—7 млн. К. Филогенетически К.— предшественники палочек. См. также *Цветовое зрение.*

КОЛЕО́ПТИЛЬ, колеоптиле (от греч. koleós — ножны, футляр и ptílon — перо), влагалищный лист, первый (бесцветный, зелёный или красноватый) лист злаков. В отличие от настоящих листьев, не имеет листовой пластинки и представляет собой замкнутую трубку, в к-рую заключены листовые зачатки (первый из них — пёрышко) и конус нарастания. К. растёт, пробивает почву твёрдой (вследствие высокого тургора) верхушкой, затем разрывается, и через прорыв выходит первый зелёный лист (развивается из пёрышка). В дальнейшем К. засыхает. См. рис. при ст. *Прорастание семян.*

КОЛЕОРИ́ЗА (от греч. koleós — ножны, футляр и rhíza — корень), корневое влагалище, окружающее корешок зародыша у злаков, а также у цикадовых.

КО́ЛЕУС (*Coleus*), род растений сем. губоцветных. Гл. обр. многолетние травы или полукустарники. Св. 150 видов, в тропиках Вост. полушария. Нек-рые виды, напр. К. съедобный (*C. edulis*), в тропич. Африке и Азии культивируют ради съедобных крахмалистых клубней. Мн. виды К. разводят как декоративные.

КОЛИ́БРИ (Trochili), подотряд стрижеобразных. Дл. от 5,7 до 21,6 см, масса от 1,6 до 20 г. К К. относятся самые маленькие птицы. Окраска оперения (у самцов обычно очень яркая, блестящая, у самок более тусклая) изменяется в зависимости от освещения, что объясняется микроструктурой перьев, отражающих световые лучи (т. н. оптич. окраска). Клюв тонкий, длинный, у нек-рых К. изогнутый. Летат. мускулатура мощная. Полёт быстрый (до 80 км/ч), манёвренный; К. могут зависать в воздухе в одной точке и давать задний ход. Мелкие виды делают крыльями до 80 взмахов в сек, крупные — 8—10. Пища — нектар (к-рый на лету высасывают из цветков), насекомые и пауки. Покрывая калорийной пищей огромный расход энергии, К. не могут поддерживать интенсивный обмен веществ круглые сутки, поэтому ночью и при недостатке пищи они впадают в оцепенение. 1 сем., ок. 320 видов, в Америке от Аляски и Лабрадора до Огненной Земли. К. живут везде, где есть цветы, включая горные луга до выс. 4500 м. На крайнем С. и Ю. ареала перелётные. Гнёзда — на деревьях и кустах, нек-рые, как стрижи, приклеивают гнёзда слюной к скалам или листьям. В год 2—3 кладки из 1—2 яиц; насиживает яйца и кормит птенцов самка. Птенцы выплупляются голые. К. полезны как опылители орнитофильных растений. Численность мн. видов К. резко сократилась (истребляют на украшения), 6 видов в Красной книге МСОП. См. табл. 48.

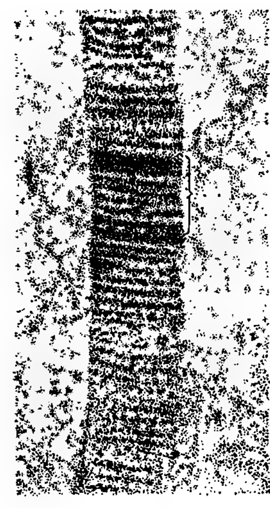
КОЛИЦИНОГЕ́ННОСТЬ, способность нек-рых штаммов энтеробактерий продуцировать высокоспецифичные антибиотики (колицины), подавляющие жизнедеятельность др. штаммов того же вида или родств. видов. Устойчивый признак, к-рый может передаваться на протяжении мн. тысяч клеточных генераций. Определяется присутствием в клетках особых плазмид, наз. Col-факторами. Известно св. 10 разл. Col факторов, обеспечивающих синтез разных колицинов с мол. м. 10^4—10^5. Клетки, способные продуцировать колицин, наз. колициногенными. При обычных условиях культивирования лишь небольшая часть колициногенных клеток образуют колицины, у большинства клеток продукция колицинов подавлена. Синтез колицина можно индуцировать в значит. части колициногенных клеток с помощью УФ-лучей, акридинов и др. агентов, используемых для индукции профагов. Нередко колицин оказывается летальным для продуцирующих его бактерий, тогда как колициногенные клетки, не продуцирующие колицин, устойчивы к его действию. Вероятно, индукция синтеза колицина обусловлена образованием продуктов, инактивирующих репрессоры, к-рые блокируют функции колициногенного фактора. Изучение К. важно для выяснения разл. вопросов молекулярной биологии: механизмов регуляции функций внехромосомных генетич. элементов, соотношений между хромосомной и т. н. инфекц. наследственностью, регуляции внутриклеточных процессов и др.

КОЛКИ́, небольшие лески в лесостепи, приуроченные к увлажнённым местам. Древостой образован, как правило, одной породой — берёзой (в Зап. Сибири) или осиной (в Европ. части СССР), изредка с участием ивы и одиночных листв. деревьев др. пород.

КОЛЛАГЕ́Н, фибриллярный белок, составляющий основу коллагеновых волокон соединительной ткани (кость, сухожилие, хрящ, связки и т. д.) и обеспечивающий её прочность. Широко распространён у позвоночных (у высших позвоночных ок. $^1/_3$ кол-ва всех белков) и беспозвоночных, не обнаружен у простейших, бактерий и растений. Молекулы К. состоят из трёх полипептидных цепей (каждая имеет мол. м. 120 000 и содержит ок. 1000 аминокислотных остатков), образующих спирализованную суперструктуру — тропоколлаген, ковалентно связанные молекулы к-рого составляют коллагеновые волокна. Аминокислотный состав К. характеризуется высоким содержанием глицина ($^1/_3$ всех аминокислотных остатков) и отсутствующих в др. белках оксипролина и оксилизина ($^1/_4$ всех аминокислот). К. нерастворим в воде и органич. растворителях, растворим в растворах щёлочи (до 10%). При длительном нагревании в воде и органических растворителях К. денатурирует и превращается в желатин. К. весьма устойчив к действию протеолитич. ферментов: расщепляется коллагеназой, обнаруженной у некоторых анаэробных бактерий. Биосинтез К. включает образование предшественника К.— проколлагена с одновременным гидроксилированием

пролина и лизина, сворачивание цепей в спираль и укорочение готово спирали перед или после её секреции из клетки. Нарушение структуры и обмена К. приводят к заболеваниям — коллагенозам. Белки типа К. обнаружены в коже млекопитающих (ретикулин), стекловидном теле глаза (витрозин), тканях костистых и хрящевых рыб, кораллов, губок (спонгин, горгонин, антипатин).

КОЛЛАГЕ́НОВЫЕ ВОЛО́КНА (fibrae collageni), разновидность волокон соединит. ткани животного организма. Состоят гл. обр. из белка коллагена, синтезируемого фибробластами, хондробластами и



Электронная микрофотография коллагеновой фибриллы. Фигурной скобкой обозначен период повторяемости полос.

остеобластами. К. в. образованы пучками фибрилл (диам. 20—100 нм), каждая фибрилла состоит из протофибрилл. Последние представляют собой агрегаты молекул (диам. 1—1,5 нм, дл. 270 нм), наз. тропоколлагеном, состоящие из 3 закрученных в спирали полипептидных цепочек проколлагена. К. в. обладают периодичным (через 64 нм) чередованием тёмных и светлых участков (полос). Формируются во внеклеточном пространстве полимеризацией тропоколлагена. К. в. прочны на разрыв и мало эластичны, выполняют механич. (опорную) функцию. В хряще К. в. наз. хондриновыми, в кости — оссеиновыми.

КОЛЛАТЕРА́ЛИ (от лат. con- — с, вместе и lateralis — боковой), ветви кровеносных сосудов позвоночных животных, обеспечивающие приток или отток крови в обход осн. сосуда. Осуществляют кровоснабжение органов при нек-рых заболеваниях (тромбоз), сдавлениях сосудов и т. п. К. имеются и в лимфатич. системе.

КОЛЛАТЕРА́ЛЬНЫЙ ПУЧО́К, тяж проводящей ткани растений. Состоит из ксилемы и флоэмы (сложный проводящий пучок), к-рые соприкасаются друг с другом по одной стороне, бокобочно. Если между флоэмой и ксилемой есть камбий, пучок открытый, если камбия нет, закрытый, поэтому закрытые К. п., в отличие от открытых, не дают вторичного прироста в толщину. Открытые пучки характерны для двудольных, голосеменных и нек-рых папоротниковидных. К. п. особенно характерны для стеблей и листьев цветковых растений.

КОЛЛЕНХИ́МА (от греч. kólla — клей и énchyma, букв.— налитое, здесь — ткань), опорная (механическая) ткань гл. обр. первичной коры молодых стеблей двудольных растений. Состоит из клеток с неравномерно утолщёнными неодревесневшими оболочками. Клетки К. содержат протопласты со всеми органоидами и способны к возобновлению меристематич. активности. По строению близка к паренхиме, увеличивает эластичность стеблей. См. рис. при ст. *Стебель.*

КОЛЛЕТОТРИ́ХУМ (*Colletotrichum*), род меланкониальных грибов. Спороношения в виде дисковидных субэпидермальных лож кремового или розового цвета диам. от 60 до 450 мкм. Конидиеносцы удлинённые, сначала бесцветные, затем окрашенные в ниж. части. Конидии бесцветные, одноклеточные, одиночные. Ок. 200 видов. Паразиты растений, повреждают листья и стебли. Наиб. известен *C. gloeosporioides* — возбудитель антракноза разл. с.-х. растений, приносит значит. ущерб. У нек-рых видов имеется совершенная стадия, относящаяся к роду *Glomerella* (пиреномицеты).

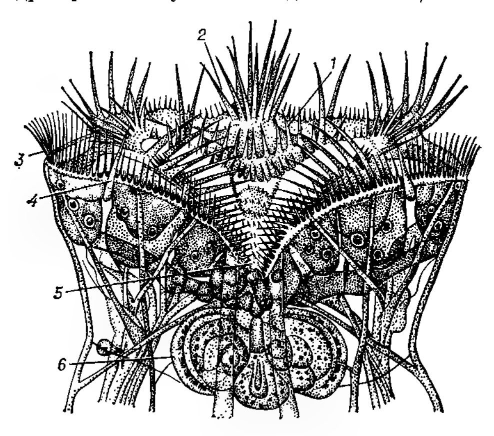
КОЛОВРА́ТКИ (Rotatoria), класс первичнополостных червей. Тело мешковидное, реже шаровидное, дл. от 0,01 до 2,5 мм (мельчайшие из многоклеточных животных), у мн. К. разделяется на головной отдел, туловище и хвостовой отдел, или ногу. Околоротовые реснички образуют сложно устроенный, т. н. коловращательный аппарат. У нек-рых К. на головном отделе пучки чувствит. щетинок и 1—2 пигментир. глазка. Туловище мн. К. в панцире. Подвижная нога оканчивается двумя выростами, к-рыми сидячие формы прикрепляются к субстрату. Сквозной кишечник имеет в переднем отделе жевательное устройство — мастакс. Выделит. органы — протонефридии, открываются в клоаку. Нервная система состоит из надглоточного ганглия и нервов, отходящих от него к щетинкам, глазкам и др. органам чувств. Раздельнополые, выводные протоки половых желёз открываются в клоаку. Яйцекладущие, реже живородящие. Самцы карликовые, у мн. видов неизвестны (отр. Bdelloidea). Одним К. свойственна гетерогония, другим — только партеногенез. Неск. отрядов, ок. 2000 видов; распространены всесветно, входят в состав пресноводного планктона, бентоса, населяют влажные мох и почву, есть морские и солоноватоводные К. В СССР — ок. 700 видов. Питаются одноклеточными водорослями, микроорганизмами; нек-рые — хищники. Играют значит. роль в самоочищении водоёмов. Мн. К. при высыхании водоёма впадают в анабиоз. К.— пища молоди мн. рыб и др. животных.

● Кутикова Л. А., Коловратки фауны СССР (Rotatoria), Л., 1970.

КОЛОВРАЩА́ТЕЛЬНЫЙ АППАРА́Т, орган коловраток, служащий для движения и добывания пищи. Расположен на переднем конце головного отдела. Обычно состоит из 2 рядов ресничек и их производных, окружающих передний конец тела и спускающихся на брюшную сторону к ротовому отверстию. Биение ресничек (напоминает вращение колеса — отсюда назв. органа и самих животных) обеспечивает плавание животного и образует водоворот, втягивающий частицы пищи в ротовое отверстие.

КОЛОКО́ЛЬЧИК (*Campanula*), род растений сем. колокольчиковых. Травы, иногда полукустарники. Цветки сростнолепестные, б. ч. в кистях, метёлках и др. соцветиях. Ок. 350 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, преим. на Ю. Европы и в Передней Азии; в СССР — 150 видов, гл. обр. на Кавказе (130). Корни и листья некоторых видов (напр., К. рапунцель — *C. rapunculus*) съедобны. Многие виды К. разводят как декоративные. 13 видов (12 из них — кавказские и 1 карпатский) в Красной книге СССР.

КОЛОКО́ЛЬЧИКОВЫЕ, порядок (Campanulales) и семейство (Campanulaceae) двудольных растений. Травы, реже полукустарники, кустарники и небольшие деревья. Цветки обычно обоеполые, сростнолепестные. Завязь б. ч. нижняя. 6—8 сем., важнейшие из к-рых (кроме К.) — стилидиевые (Stylidiaceae) и гудениевые (Goodeniaceae). В сем. К. ок. 80 родов, ок. 2300 видов, преим. в умеренных поясах, немногие — в тропиках; в СССР — 20 родов, св. 225 видов. В самом крупном роде лобелия (*Lobelia*) ок. 400 видов, из к-рых в СССР лишь 2 вида. Этот и другие близкие к нему ро-



Коловратки. Слева — коловращательный аппарат коловратки *Epiphanes senta*: *1* и *2* — внутренние ряды ресничек (trochus); *3* — наружный ряд ресничек (cingulum); *4* — чувствительный волосок; *5* — вход в ротовое отверстие; *6* — мастакс. Справа — самец *E. senta* (вид сбоку): *1* — внутренние реснички; *2* — наружные реснички; *3* — мышцы; *4* — протонефридий; *5* — нога; *6* — семенник; *7* — дорсальное щупальце; *8* — мозговой ганглий.

ды нередко выделяют из К. в сем. лобелиевых (Lobeliaceae), виды к-рого встречаются гл. обр. в тропиках и в умеренном поясе Юж. полушария. Из сем. К. в СССР растут виды колокольчика, а также виды родов бубенчик (*Adenophora*), азинеума (*Asyneuma*), кольник (*Phyteuma*), букашник (*Jasione*) и др. Мн. представители К.— в Красной книге СССР: островския величественная (*Ostrowskia magnifica*) — единств. вид в роде, эндемик Ср. Азии; криптокодон, или скрытоколокольчик одноголовый (*Cryptocodon monocephalus*), редчайшее эндемичное растение Юж. Казахстана и Таджикистана (единств. вид в роде); эдрайант Оверина (*Edraianthus owerinianus*), узкий эндемик Дагестана, и др. Мн. К. — декор. растения.

КОЛОНИА́ЛЬНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ, организмы, у к-рых особи дочерних поколений при бесполом размножении (почковании) остаются соединёнными с материнским организмом, образуя б. или м. сложное объединение — колонию. К. о. встречаются гл. обр. среди одноклеточных водорослей, губок, книдарий, оболочников, мшанок. Одни К. о. (мшанки, мн. книдарии и др.) ведут прикреплённый образ жизни на неподвижном субстрате и имеют б. или м. развитый скелет; другие (радиолярии, сифонофоры, ряд оболочников) — обитают в толще воды, обычно полупрозрачны, скелета не имеют. В колониях отд. особи (у животных — зооиды) занимают определ. место и выполняют спец. функции, важные для всей колонии; у сифонофор, напр., функции отд. зооидов чётко разделены, а все вместе они образуют колонию, к-рая внешне имеет вид единой особи. Для мн. К. о. характерен метагенез: колониальное, вегетативно размножающееся (т. е. бесполое) поколение чередуется с одиночным поколением, размножающимся половым путём. Одноклеточные К. о., по-видимому, играли роль промежуточного звена в процессе возникновения многоклеточных организмов. К. о. иногда наз. также организмы, ведущие постоянно или временно скученный образ жизни, напр. ряд бактерий, тлей, мн. птицы. См. рис. при ст. *Сифонофоры*.

КОЛО́НИИ МИКРООРГАНИ́ЗМОВ, видимые невооружённым глазом скопления клеток или мицелия, образуемые в процессе роста и размножения микроорганизмов на (или в) плотном питат. субстрате. Могут различаться у разных видов величиной, характером поверхности, консистенцией, пигментацией и др. признаками. Различия обусловлены размерами клеток, наличием (или отсутствием) жгутиков, спор, капсулы. В естеств. условиях К. м. возникают на поверхности пищевых продуктов, в почве, грунте водоёмов и т. п. В лабораторных условиях К. м. получают при посеве микробов на (в) агаризованные и др. твёрдые питат. среды. Характеристика колоний обычно учитывается при определении вида микроорганизма.

КОЛОНО́К (*Mustela sibirica*), млекопитающее сем. куньих. Дл. тела 25—39 см, хвоста 13—21 см (сибирские, дальневосточные и сахалинские К. крупнее). Окраска зимой светло-рыжая, летом темнее, конец морды и подбородок светлые. Мех густой, пушистый, но более грубый, чем у хорьков. Распространён к В. от Волги, в тайге Сибири и Д. Востока. Живёт в норах под корнями деревьев, среди камней. В помёте обычно 5—6 (иногда до 12) детёнышей. Питается мелкими грызунами. Ценный объект пушного промысла; из волос хвоста делают кисти для живописи. Подвид с о. Сахалин и из Японии — итатси — иногда выделяют в отд. вид.

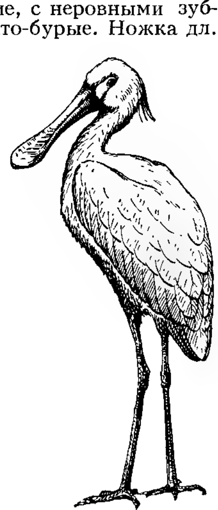
КОЛОРА́ДСКИЙ КАРТО́ФЕЛЬНЫЙ ЖУК (*Leptinotarsa decemlineata*), насекомое сем. листоедов. Дл. 9—12 мм. Тело овальное, выпуклое, жёлтое, крылья розоватые, каждое надкрылье с 5 чёрными полосами. Личинка дл. до 15 мм, утолщённая кзади, красная или оранжевая. В Европу был завезён из Сев. Америки, впервые обнаружен во Франции (1916—1918, 1922), затем проник почти во все страны, в т. ч. и в СССР (1949). В году от одного поколения на С. ареала до трёх на Ю. Жуки зимуют в почве. Самка откладывает до 2500 яиц группами по 15—20 шт. на ниж. сторону листьев всходов картофеля. Жуки и личинки грызут листья и стебли картофеля, могут полностью их уничтожить, резко снижая урожай. Повреждает и др. паслёновые — баклажаны, реже томаты, овощной перец. Объект внутр. карантина. См. рис. 10 в табл. 29.

● Колорадский картофельный жук (Leptinotarsa decemlineata Say), М., 1981.

КО́ЛОС (spica), простое ботрическое соцветие, в к-ром на удлинённой гл. оси расположены сидячие (в отличие от кисти) цветки. К. характерен для подорожника, ятрышника и др. Рожь, пшеница, ячмень и др. злаки имеют сложный К., в к-ром на гл. оси сидят колоски. См. рис. 3 в табл. 18.

КОЛОСНЯ́К, волоснец (*Leymus*), род многолетних трав сем. злаков. Колоски с обоеполыми анемофильными цветками, собранными в колосья. Ок. 50 видов, во внетропич. областях Сев. полушария и Юж. Америки, отчасти в горах тропиков; в СССР — ок. 30 видов. Растут в сухих степях и полупустынях, на песках, солончаках, каменистых склонах, скалах и осыпях. Мн. К. — кормовые растения. К. песчаный (*L. arenarius*) и К. кистистый (*L. racemosus*) — закрепители песков. К. ветвистый (*L. ramosus*) и К. китайский (*L. chinensis*), известные под назв. вострецов или острецов, характерны для солонцеватых степей и лугов Казахстана и Центр. Азии; ценные кормовые растения, дающие высокие урожаи сена, а также сорняки. Ранее К. объединялся с родом элимус (*Elymus*).

КОЛПА́К КО́ЛЬЧАТЫЙ, приболотник белый (*Rhozites caperata*), гриб сем. паутинниковых; единств. вид рода. Шляпка диам. 5—9 см, у молодого гриба полушаровидная, колокольчатая, затем плоская, жёлтая с розоватым оттенком и белым хлопьевидным налётом, мясистая. Пластинки приросшие, с неровными зубчатыми краями, жёлто-бурые. Ножка дл. 7—12 см, толщиной 2—3 см, ровная, плотная, желтоватая, с крупным кольцом. Напоминает шампиньон, от к-рого отличается слабо заметным остатком общего покрывала в основании. Распространён в Евразии, Америке, в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Сибири и на Д. Востоке. Растёт с июля по сентябрь во влажных сосновых и смешанных лесах, по краям болот. Съедобен.



КО́ЛПИЦА (*Platalea leucorodia*), птица сем. ибисовых. Дл. ок. 90 см. Клюв на вершине расширен в лопаточку. Оперение белое. Распространена на Ю. Евразии, на С.-В. Африки; в СССР — на Ю. Европ. части, от Дуная до Урала (в низовьях рек), в Казахстане (в низовьях Сырдарьи и на озёрах), в Тувинской котловине; ранее гнездилась в Приморском крае на оз. Ханка. Гнездится колониями в зарослях тростника, реже на деревьях. В кладке 3—5 яиц. Кормится на мелководье; пропускает ил через клюв, отбирая червей, рачков и др. беспозвоночных, иногда мальков рыб или икру. В Красной книге СССР.

КОЛХИЦИ́Н, алкалоид, содержащийся в безвременнике и др. растениях сем. лилейных. Яд нервно-паралитич. действия. Блокирует деление клеток на стадии метафазы. Применяется для получения полиплоидных форм растений. Используется также для исследования функций цитоплазматич. микротрубочек (связывается с белком микротрубочек тубулином и вызывает их распад).

КОЛЬЦЕВА́НИЕ ПТИЦ, метод мечения, используемый для изучения биологии птиц, путей и сроков перелёта, расселения, изменения численности, особенностей роста и продолжительности жизни, причин гибели. На основании данных о встречах окольцованных птиц согласовываются правила охраны перелётных птиц, изучаются пути переноса птицами паразитов и возбудителей болезней. Отлов птиц для кольцевания (К.) проводится на местах гнездования, на путях пролётов, во время линьки или на зимовках. Пойманной птице надевают на цевку кольцо (обычно из алюминия) с номером и условным адресом, регистрируют дату и место К. и сообщают в нац. центры К. Для изучения поведения отд. особей проводят индивидуальное К., делающее птицу заметной для наблюдения в природе (надевают крупные кольца с номером или цветные пластмассовые ошейники и др. метки). Впервые с науч. целью К. п. было применено в Дании (1899). С 1962 действует Междунар. комитет по кольцеванию птиц. Всего в мире окольцовано более 30,5 млн. птиц (на 1978). В СССР эту работу организует Центр кольцевания АН СССР, обменивающийся информацией о встречах окольцованных птиц более чем с 50 странами; с 1925 по 1982 окольцовано ок. 6 592 000 птиц, относящихся примерно к 500 разл. видам; ежегодно кольцуют ок. 400 тыс. птиц.

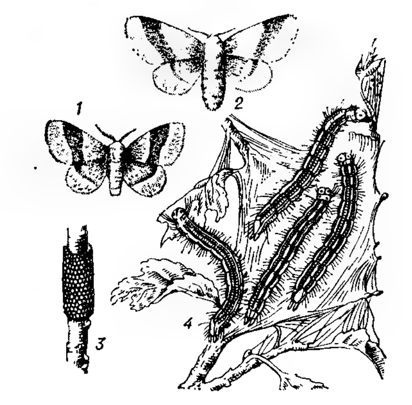
● Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР, М., 1976; Ильичев В. Д., Медведков А. А., Остапенко В. А., Новые методы обработки данных кольцевания птиц, М., 1977.

КОЛЬЦЕВА́Я ЖЕЛЕЗА́, сложный эндокринный орган у личинок высших двукрылых (мух); вырабатывает ювенильный гормон и экдизон. К. ж. расположена над мозгом и имеет вид кольца, подвешенного на трахеях и окружающего аорту. Связана с мозгом кардиальными нервами. Состоит из непарного кардиального тела, непарного прилежащего тела и проторакальных желёз, клетки к-рых образуют боковые стороны кольца

и окружают прилежащее и кардиальное тела. Последние связаны парой нервов, проходящих по обеим сторонам кольца. У имаго клетки проторакальных желёз дегенерируют.

КО́ЛЬЧА́ТЫЕ ЧЕ́РВИ, кольчецы, аннелиды (Annelida), тип первичноротых животных со вторичной полостью тела (целомом). Дл. от неск. мм до 3 м. Тело двусторонне-симметричное, состоит из головной лопасти (простомиума), сегментированного туловища и анальной лопасти (пигидия). С сегментацией тела связана метамерия внутр. органов. Кол-во сегментов (сомитов) — до неск. сотен. У примитивных форм (многощетинковые) на каждом сегменте парные первичные конечности (параподии) со щетинками. Рот на брюшной стороне 1-го сегмента. Кожно-мускульный мешок состоит из тонкой кутикулы, кожного эпителия, кольцевых и продольных мышц. Кровеносная система замкнутая, 2 главных сосуда — брюшной и спинной — соединены кольцевыми. Дыхание кожное, иногда есть жабры. Выделит. органы — сегментарные парные протонефридии, метанефридии или миксонефридии. Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной лестницы, или цепочки. Органы чувств — глаза, обонятельные ямки, статоцисты и щупальцевые придатки. 5 классов — многощетинковые черви, мизостомиды, динофилиды, малощетинковые черви и пиявки; ок. 9 тыс. видов, в морях, пресных водах, на суше. Раздельнополые или гермафродиты. Развитие более примитивных морских форм с личинкой трохофорой, к-рая затем превращается в метатрохофору. Иногда размножение бесполое (почкованием).

КО́ЛЬЧАТЫЙ КОКОНОПРЯ́Д (*Malacosoma neustria*), бабочка сем. коконопрядов. Крылья в размахе 28—42 мм. Распространён в Евразии (кроме С. и пустынь). Лёт в июне — августе. Плодовитость до 400 яиц, к-рые откладывают



Кольчатый коконопряд: *1* — самец; *2* — самка; *3* — яйца; *4* — гусеницы.

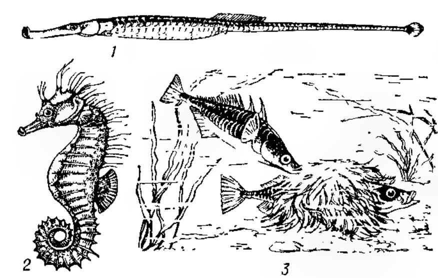
в виде широкого кольца (отсюда назв.) на тонкие ветви плодовых и др. листв. деревьев. Зимуют сформировавшиеся гусеницы в оболочке яйца, в старших возрастах — живут группами в оплетённых шелковинными нитями гнёздах, перед окукливанием расползаются; объедая листья, бутоны, цветки, наносят вред садам и лесам.

КОЛЮЧЕЛИ́СТНИК (*Acanthophyllum*), род растений сем. гвоздичных. Полукустарнички или многолетние травы с сильно ветвистыми стеблями, часто образующие колючие полушаровидные подушки. Цветки розовые, редко белые. Ок. 50 видов, в аридных р-нах Азии. В СССР — ок. 30 видов, гл. обр. в Ср. Азии и Юж. Казахстане, неск. видов на Кавказе. К.— перекрёстноопыляемые энтомофильные растения, к-рым свойственна протандрия. Размножаются семенами. К. железистый (*A. glandulosum*) — колючий полукустарничек, К. качимовидный (*A. gypsophiloides*) и К. метельчатый (*A. paniculatum*) — многолетние травы, содержат в корнях, подобно др. К., сапонины. Корни этих видов (т. н. туркестанский мыльный корень) заготавливаются для пищевой пром-сти, используются в текстильном произ-ве (моющее средство). Мн. виды — медоносы. К. с неколючими листьями иногда выделяют в род аллохруза (*Allochrusa*); 3 вида из них в Красной книге СССР.

КОЛЮ́ЧКА, острое, твёрдое, обычно одревесневшее образование у растений; результат метаморфоза какого-либо вегетативного органа — побега (у боярышника, тёрна, гледичии), листа (у барбариса, кактусов) или его частей — прилистников, черешка (у акаций, мн. суккулентных молочаев), редко — корня (у нек-рых лазящих пальм). К. наиб. характерны для растений сухих областей (признак ксероморфизма), но встречается и у растений др. климатич. зон, особенно у лиан. В ряде случаев К. предохраняют растения от поедания травоядными животными.

КО́ЛЮШКОВЫЕ (Gasterosteidae), семейство рыб отр. колюшкообразных. Дл. от 3,5 до 20 см, тело стройное, покрыто костными пластинками, иногда голое. На спине и брюхе складные шипы (колючки). 5 родов, св. 10 видов, в мор. и пресных водах басс. Атлантич., Тихого и Сев. Ледовитого океанов. В СССР — 3 рода: трёхиглые колюшки (*Gasterosteus*), девятииглые колюшки (*Pungitius*) и морские колюшки (*Spinachia*); 4 вида. Мор. прибрежные и пресноводные рыбы. Половая зрелость в возрасте 1 года. Живут 3—4 года. Нерест весной и летом. Плодовитость от 60 до 400 икринок. К. свойственна забота о потомстве со сложным ритуальным поведением. Самец строит из обрывков растений гнездо, в к-рое загоняет самку, откладывающую икру (в одно гнездо последовательно откладывают икру 2—3 самки), и охраняет гнездо, а затем и молодь, при необходимости отгоняя даже более крупных рыб. Промысловое значение имеет только трёхиглая колюшка (*G. aculeatus*). См. рис. при ст. *Колюшкообразные*.

КОЛЮШКООБРА́ЗНЫЕ (Gasterosteiformes), отряд костистых рыб. Известны с эоцена. Дл. от 3 см до 1,8 м, масса от неск. граммов до 3 кг. 3—4 луча жаберной перепонки. Закрытопузырные. Колючки в плавниках есть или отсутствуют. Спинных плавников 1 или 2, первый — в виде отд. колючек. Брюшные плавники из 1—7 лучей, у нек-рых отсутствуют. Чешуя, если есть, ктеноидная, у мн. К. тело покрыто костными пластинками, редко голое, но на хвостовом стебле — костные пластинки. Рыло обычно трубкообразное. 9 сем., в т. ч. колюшковые, игловые, свистульковые; ок. 55 родов, более 200 видов. В осн. прибрежные мор. рыбы тропич. зоны, нек-рые живут и в пресных водах. В СССР — 4 вида колюшек, неск. видов морских игл и морских коньков. Обитают обычно среди подводных растений, планктофаги. Мн. К. проявляют заботу о потомстве.



Колюшкообразные: *1* — длиннорылая игла-рыба (*Syngnathus typhle*); *2* — морской конёк (*Hippocampus guttulatus*); *3* трёхиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus*), самец и самка (в гнезде).

КОМАРО́ВКА (*Bittacus tipularis*), насекомое сем. Bittacidae отр. скорпионовых мух. Похожи на долгоножек. Крылья в размахе до 35 мм. Распространена преим. в тропиках и субтропиках, во влажных листв. лесах и на лугах. Хищница. Питается мелкими насекомыми и пауками. Добычу ловит задними ногами — на лету или прицепившись к растению передними. С помощью стилетообразных мандибул прокалывает её и высасывает. Личинки развиваются в лесной подстилке и почве.

КОМАРЫ́-ЗВОНЦЫ́, хирономиды (Chironomidae), семейство двукрылых подотр. длинноусых. Дл. 2—6 мм. У самцов длинные пушистые усики. Ок. 10 тыс. видов, распространены широко; в СССР — св. 500 видов. Ротовой аппарат редуцирован, имаго не питаются; живут от неск. часов до 3—7 сут. Часто по вечерам большими роями парят в воздухе, издавая звенящий звук (отсюда назв.). Личинки гл. обр. водные, населяют пресные воды, предпочитая стоячие и медленно текучие; одни из немногих насекомых, живущих в литоральной зоне морей; обитают на дне в иле, на камнях, и растениях под водой, нек-рые — в сырой почве или на увлажнённых камнях над водой; питаются бактериями, водорослями, детритом; нек-рые хищники, редко паразиты (в теле губок). Составляют важнейшую часть бентоса континентальных водоёмов, способствуют их очищению. Осн. корм пресноводных и нек-рых мор. бентосоядных рыб. Быстро заселяют вновь образующиеся водоёмы, в т. ч. искусств. водохранилища. Личинки ряда видов (см. *Мотыль*) — корм аквариумных рыб и лабораторные животные.

КОМИССУ́РА (лат. commissura, от committo — соединяю), в анатомии животных и человека — соединение, спайка. Напр., губные К.— спайки, соединяющие губы в углах рта; передняя К. мозга — пучок нервных волокон, соединяет полосатые тела переднего мозга у большинства позвоночных; передняя К. мантии, или гиппокампова К., соединяет полушария головного мозга у двоякодышащих рыб и наземных позвоночных (на её основе у млекопитающих образуется мозолистое тело). У беспозвоночных (мн. червей, членистоногих, моллюсков) К.— нервные тяжи, объединяющие относящиеся к одному сегменту ганглии.

КОММЕЛИ́НА (*Commelina*), род многолетних или однолетних трав сем. коммелиновых. Цветки обычно синие, зигоморфные, в пазушных соцветиях, иногда подземные, клейстогамные. Ок. 200 видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. областях. В СССР 1 вид — К. обыкновенная, или синеглазка (*C. communis*), — на Д. Востоке и как заносное на Ю. Европ. части, в Зап. Закавказье, Сибири; по тенистым влажным мес-

там, на полях и огородах; часто образует сплошные голубые заросли; карантинный сорняк. Лепестки содержат синюю краску, используемую нанайцами для окраски рыбьей кожи и шкур зверей. Виды К. разводят как садовые и комнатные декор. растения.

КОММЕЛИ́НОВЫЕ, порядок (Commelinales) и семейство (Commelinaceae) однодольных растений. Наземные, реже эпифитные травы. Листья часто с влагалищами. Цветки обоеполые или однополые, энтомофильные или анемофильные, обычно в соцветиях. Гинецей б. ч. синкарпный или паракарпный; завязь чаще верхняя. Семена с обильным мучнистым эндоспермом. 4 сем., важнейшие — К. и ксирисовые (Xyridaceae). Сем. К.— самое примитивное и крупное в порядке. Стебли часто суккулентные. Цветки б. ч. в соцветиях завитках, с чашечкой и венчиком. Плод обычно коробочка. Ок. 40 родов, ок. 600 видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. поясах. В СССР — 2 рода: коммелина и анейлема (*Aneilema*) с 1 видом, на Д. Востоке. Виды традесканции, коммелины и ряда др. родов (*Zebrina, Cyanotus, Dichorisandra*) широко разводят как декор. растения.

КОММЕНСАЛИ́ЗМ (от лат. com— с, вместе и mensa — стол, трапеза), с о т р а п е з н и ч е с т в о, форма симбиоза, при к-рой один из партнёров системы (комменсал) возлагает на другого (хозяина) регуляцию своих отношений с внеш. средой, но не вступает с ним в тесные отношения. Метаболич. взаимодействие и антагонизм между партнёрами в такой системе обычно отсутствуют. Основой для комменсальных отношений могут быть общее пространство, субстрат, кров, передвижение или чаще всего пища. Используя особенности образа жизни или строения хозяина, комменсал извлекает из этого одностороннюю пользу. Присутствие его для хозяина остаётся обычно безразличным. К. встречается в природе реже, чем паразитизм или др. формы симбиоза. Классич. пример К.— обитание рыбы средиземноморского карапуса (*Carapus acus*) в полости тела нек-рых видов голотурий, к-рых она использует гл. обр. как убежище. Существуют разл. типы К., для характеристики к-рых обычно используют особенности пространств. отношений между партнёрами: синойкия (квартирантство), паройкия, эпиойкия, энтойкия и др. Термин «сотрапезничество», применявшийся ранее как синоним К., означает лишь один из частных случаев К.

КО́МНАТНАЯ МУ́ХА, д о м а ш н я я м у х а (*Musca domestica*), насекомое сем. настоящих мух. Дл. 5—9 мм, синантропный вид, космополит. В умеренных широтах К. м. даёт до 9, а на Ю. до 15 поколений в год. Самка за 2,5 мес своей жизни откладывает от 600 до 2000 яиц. Продолжительность жизненного цикла (от отложенного яйца до превращения в имаго) составляет от 10 до 45 сут в зависимости от темп-ры и др. факторов внеш. среды. Личинки питаются разлагающимися органич. веществами. К. м. может переносить возбудителей ряда острых кишечных инфекций, в т. ч. брюшного тифа, дизентерии, холеры, а также яйца гельминтов. См. рис. при ст. *Настоящие мухи*.

КО́МПАСНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, растения, листья к-рых располагаются в направлении с С. на Ю.; в полдень листья обращены ребром к падающему на них солнечному свету. При этом растения не страдают от перегрева солнечными лучами и чрезмерной траты воды; в то же время интенсивность их фотосинтеза не снижается. К. р. обычно встречаются в степях, полупустынях и др. местах с сильной инсоляцией. В СССР К. р.— латук (*Lactuca serriola*), в Австралии – эвкалипт, в Сев. Америке — сильфиум (*Silphium laciniatum*).

КОМПЕНСА́ЦИЯ (от лат. compensatio — возмещение, уравновешивание). В о н т о г е н е з е—1) реакция организма на нарушение его жизнедеятельности, в ходе к-рой непострадавшие органы или их части берут на себя функцию повреждённых структур. Так, усиление деятельности (гиперфункция) здоровой почки после удаления или выключения больной — решающий фактор, обеспечивающий выделение продуктов обмена из организма. Компенсаторная гиперфункция сердца при его пороках или гипертонии обеспечивает нормальное поступление крови к тканям. Длительная заместит. гиперфункция часто сопровождается увеличением интенсивно работающего органа и может привести к его истощению. К. функций — один из механизмов *гомеостаза*. 2) Восстановление нормального развития организма после его нарушения на одной из предыдущих стадий. Напр., при недостаточном питании молодых личинок насекомых снижается скорость их роста, что может компенсироваться усиленным питанием и ускорением роста на последующих стадиях их развития.

В ф и л о г е н е з е — процессы, связанные с функциональным замещением в ходе эволюции одной системы или органа (либо его части) другой системой, или органом (либо его частью). Напр., у безлёгочных саламандр редукция лёгких компенсирована дыхательной функцией кожи.

КОМПЕ́РИЯ (*Comperia*), род растений сем. орхидных. 1 вид — К. Компера, или крымская (*C. comperana*), в Турции, Ираке и Зап. Иране, в СССР — в зап. части Юж. берега Крыма. Растёт в светлых листв. (реже смешанных) лесах. Многолетнее травянистое растение с листьями, сближенными в основании стебля. Цветки крупные, с 4 длинными (до 8 см) нитевидными придатками на лопастях губ. Декоративна. Ареал К. сокращается, в Красной книге СССР.

КОМПЕТЕ́НЦИЯ (от лат. competo — совместно достигаю, добиваюсь, соответствую, подхожу), в э м б р и о л о г и и — способность клеток зародыша животных и растений реагировать на влияние др. частей зародыша образованием соответств. структур или дифференцировкой (см. *Индукция, Детерминация*). К. возникает на определ. стадиях развития организма и сохраняется ограниченное время. Напр., К. к образованию ЦНС под действием первичного индуктора возникает в начале гаструляции и угасает в её конце. При отсутствии соответств. влияния К., не будучи своевременно реализована, утрачивается и заменяется новой, приводящей к образованию органов, развивающихся позднее. О К. в и м м у н о л о г и и см. *Иммуноциты*.

КО́МПЛЕКС ГО́ЛЬДЖИ, а п п а р а т Г о л ь д ж и, п л а с т и н ч а т ы й к о м п л е к с (complexus lamellosus), клеточный органоид, выполняющий ряд важных функций. Открыт К. Гольджи (1898) в нервных клетках. С помощью электронной микроскопии было показано, что К. Г. присутствует во всех эукариотических клетках. Строение его в разных клетках сильно варьирует. Структурно-функциональная единица К. Г.— диктиосома. В клетке содержится до 20 (редко более) диктиосом, распределённых в цитоплазме дискретно либо связанных в общую сеть. Область К. Г. практически лишена рибосом, в животных клетках она часто окружает центриоли. В секреторных клетках К. Г. располагается в апикальной части клетки и в его состав входят формирующиеся секреторные гранулы. Функции К. Г.: модификация белков (глюкозилирование, сульфатирование, фосфорилирование, частичное расщепление полипептидных цепей и т. п.), упаковка секретируемых продуктов в гранулы, синтез нек-рых полисахаридов, формирование клеточной мембраны, образование лизосом. Белки поступают в К. Г. из гранулярной эндоплазматич. сети в мембранных пузырьках. В К. Г. из них образуются сложные белки (липопротеиды, мукопротеиды, мукополисахариды). Готовые продукты накапливаются в пузырьках или непосредственно включаются в мембрану. Пузырьки отшнуровываются от дистальных мешочков диктиосом и либо секретируются, либо накапливаются в клетке. Транспорт пузырьков осуществляется с помощью микротрубочек. В растит. клетках К. Г. синтезируют гемицеллюлозы и пектины клеточной стенки, участвуют в синтезе и выделении слизей, содержащих полисахариды. У простейших элементы К. Г. образуют сократит. вакуоли. К. Г. формирует специфич. гранулы гранулоцитов и тучных клеток, акросому спермиев. При делении клетки К. Г. распадается на отдельные диктиосомы, которые случайно распределяются между дочерними клетками. См. рис. при ст. *Диктиосома*.

● У э й л и У., Аппарат Гольджи, пер. с англ., М., 1978.

КОМПЛЕМЕ́НТ (от лат. complementum — дополнение), белковый комплекс свежей сыворотки крови, фактор естеств. иммунитета у животных и человека. Состоит из 9 компонентов, включающих 11 белков (первый компонент представлен тремя субъединицами), к-рые можно разделить иммунохимич. и физико-химич. методами. К. принимает участие в ряде иммунологич. реакций: присоединяясь к комплексу антигена с антителом на поверхности клеточной мембраны, он вызывает лизис бактерий, эритроцитов и др. клеток, обработанных соответств. антителами (см. *Цитолизины*). В организме участвует также в реакциях антиген — антитело, не вызывающих лизиса клеток. С действием К. связаны устойчивость организма к болезнетворным микробам, освобождение гистамина при аллергич. реакциях немедленного типа, аутоиммунные процессы. Нек-рые компоненты К. обладают ферментативной активностью.

КОМПЛЕМЕНТА́РНОСТЬ, пространственная взаимодополняемость (взаимное соответствие) поверхностей взаимодействующих молекул или их частей, приводящая, как правило, к образованию вторичных (Ван-дер-Ваальсовых, водородных, ионных) связей между ними. Уникальность и прочность комплементарных структур определяется высокой избирательностью и большой площадью взаимодействия на уровне атомных группировок или зарядов по принципу «ключ — замок» (комплексы антиген — антитело и фермент-субстрат, четвертичная структура белков, вторичная и третичная структура нуклеиновых к-т). Т. о., слабые взаимодействия в совокупности обеспечи-

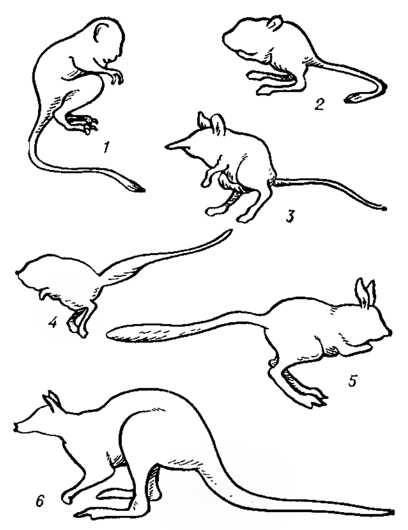
вают достаточно сильное притяжение, способное противостоять разрыву, вызываемому тепловым движением. Наиб. ярко К. проявляется в структуре двуспиральных ДНК и РНК, где две полинуклеотидные цепи образуют в результате комплементарного взаимодействия пар пуриновых и пиримидиновых оснований (А-Т, Г-Ц) двуспиральную молекулу. Уникальная вторичная и третичная структура одноцепочечных полинуклеотидов (тРНК, рРНК) также определяется комплементарным спариванием оснований с образованием «петель» и «шпилек» вдоль по цепи. К. лежит в основе мн. явлений биол. специфичности, связанных с «узнаванием» на мол. уровне, — ферментативного катализа, самосборки биол. структур, высокой точности матричного синтеза полинуклеотидов in vivo и in vitro, мол. механизмов иммунитета и др. В случае взаимодействия кодон (иРНК) — антикодон (тРНК) строгая К. необходима лишь для двух первых нуклеотидов кодона и антикодона, в случае третьего нуклеотида «узнавание» иногда может не соответствовать правилам К. (неоднозначность соответствия).

КОМПЛЕМЕНТА́ЦИЯ, восстановление дикого или близкого к нему фенотипа при объединении в одной клетке (диплоиде, гетерокарионе, частичном диплоиде) двух рецессивных мутаций с различным или сходным фенотипич. проявлением. Способность мутаций к К. определяют тестом на комплементарность (см. *Цис-транс-тест*), в результате к-рого исследуемые мутации разделяют на некомплементирующие и комплементирующие. Некомплементирующие мутации обычно относят к одному гену (аллельные мутации), комплементирующие, как правило, затрагивают разные гены (неаллельные мутации). В основе межгенной К. лежит эффект доминирования нормальных аллелей над мутантными в дигетерозиготе (или гетерокарионе). В нек-рых случаях могут комплементировать и аллельные мутации. Межаллельная К. свойственна всем генам, контролирующим структуру белков, состоящих из идентичных субъединиц, и в основе её лежит взаимоисправление по-разному дефектных белковых субъединиц при их объединении в молекулу мультимера. Случаи некомплементарности мутаций разных генов (напр., полярные мутации в оперонах) и межаллельная К. доказывают относительность функц. критерия аллелизма.

● Финчем Дж., Генетическая комплементация, пер. с англ., М., 1968.

КОМПОНЕ́НТЫ (от лат. componens — составляющий) в фитоценологии, многолетние виды растений с ежегодно развивающимися надземными органами, составляющие основу фитоценозов, в отличие от ингредиентов — растений, заполняющих промежутки между К., у к-рых надземные органы развиваются нередко только в годы с более благоприятными для них условиями (однолетники, клубненосные или луковичные многолетники). Термин введён Ю. Пачоским (1917) при изучении степной растительности.

КОНВЕРГЕ́НЦИЯ (от лат. convergo — приближаюсь, схожусь), независимое развитие сходных признаков у разных групп организмов к сходным условиям внеш. среды. Сходство признаков, возникающее в результате К., наз. *аналогией* в отличие от *гомологии* — сходства, осн. на происхождении разных групп от



Конвергенция по форме тела у прыгающих млекопитающих: 1 — полуобезьяна долгопят (род *Tarsius*, отр. приматы); 2 — песчаный тушканчик (род *Jaculus*, отр. грызуны); 3 — короткоухий прыгунчик (род *Macroscelides*, отр. насекомоядные); 4 — трёхпалый тушканчик (род *Salpingotus*, отр. грызуны); 5 — долгоног (род *Pedetes*, отр. грызуны); 6 — кенгуру (род *Macropus*, отр. сумчатые).

общего предка путём *дивергенции*. Термин «К.» введён Ч. Дарвином. К. может затрагивать особенности строения любых органов. Так, возникли, напр., сходство формы тела и конечностей у быстро плавающих рыб (хрящевых и костных), мор. пресмыкающихся (ихтиозавров, мозазавров) и мор. млекопитающих (дельфинов); сходство крыльев у птиц, летающих ящеров (птерозавров) и рукокрылых млекопитающих; сходство формы тела у прыгающих млекопитающих; сходство вегетативных органов (стебли с фотосинтезирующей тканью, редуцированные шиповидные листья) и различных суккулентных растений (кактусов, молочаев и др.) и т. д. В сходных местообитаниях, разобщённых во времени и пространстве, могут конвергентно развиваться целые биоценозы, включающие ряды конвергентных видов. Так, в Австралии эволюция сумчатых млекопитающих привела к формированию мн. видов, конвергентных с видами плацентарных млекопитающих, обитающими на др. материках (волк — сумчатый волк и т. д.). См. также *Параллелизм*.

В физиологии К.— схождение множества афферентных влияний к одному и тому же нейрону (вставочному или эфферентному). Структурная основа К.— образование на мембране нейрона большого числа синаптич. контактов (входов) разл. аксонных систем. К. создаёт гл. предпосылки для интегративной деятельности нервной системы.

КОНВЕ́РСИЯ (от лат. conversio — изменение) фаговая, изменение признаков бактерии при поражении бактериофагом. К. подвержены различные и зачастую весьма отдалённые в генетич. и эволюц. отношении бактерии (сальмонеллы, стафилококки, стрептококки, микобактерии и т.д.). Осуществляется при заражении бактерий только умеренными фагами. Изменению подвергаются лишь нек-рые бактериальные признаки (образование токсинов, активность ряда ферментов, поверхностная антигенная структура и др.). Мол. механизмы К. мало изучены. Однако показано, что К. определяется геномом фага, кодирующим синтез новых веществ (напр., токсинов), и (или) репрессию синтеза нек-рых бактериальных ферментов (напр., в случае изменения структуры поверхностных антигенов). Осн. отличия К. от внешне сходного процесса — трансдукции: высокая частота фаговой К. (до 100% клеток, заражённых фагом, могут приобретать новый признак) и восстановление исходного фенотипа бактерии при потере конвертирующего фага.

КОНГЛЮТИНИ́Н, белок сыворотки крови, к-рый в присутствии ионов Ca^{2+} связывается с углеводной частью третьего компонента *комплемента*, вызывая тем самым агглютинацию частиц, покрытых комплементом. Не является антителом. Значит. кол во К. содержится в сыворотке кр. рог. скота и лошадей, к-рая благодаря этому используется для определения комплемента, связанного комплексами антиген — антитело в реакции конглютинации. С помощью этой реакции диагностируют сап и бруцеллёз. Конглютининами в широком смысле слова наз. также вещества (гуммиарабик, декстран, альбумин, пектин и т. д.), увеличивающие гидрофобность поверхности частиц, напр. клеток крови, бактерий, и вызывающие их неспецифич. агглютинацию. При иммунизации животных комплементом или комплексами антиген — антитело — комплемент образуются антитела к комплементу, к-рые наз. иммуноконглютининами и по природе отличаются от К.

КОНГО́НИ (*Alcelaphus buselaphus*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода (иногда выделяют 2 вида). Дл. тела 175—245 см, выс. в холке 110—150 см. Рога у самцов и самок, у самцов больше (дл. до 70 см). Обитают в Африке к Ю. от Сахары (исключая крайний юг), в степях и саваннах. Совершают сезонные кормовые миграции. Детёнышей 1 (реже 2). Численность резко сокращается, 2 подвида в Красной книге МСОП.

КОНДИЛА́РТРЫ (Condylarthra), отряд вымерших древнейших копытных. Известны с позднего мела до миоцена Евразии и Америки. По строению скелета сходны с древнейшими хищными — креодонтами; происходят от примитивных насекомоядных. Нек-рые К. (фенакодус) внешне похожи на хищных. Размеры от лисицы до крупной лошади. Головной мозг очень маленький. Бугорчатые коренные зубы ещё плохо приспособлены к перетиранию растит. пищи, клыки сильно развиты. Ноги короткие, пятипалые, с острыми копытами, хвост длинный. По нек-рым чертам строения К. близки к древним насекомоядным. От К. произошли более поздние копытные.

КО́НДОР (*Vultur gryphus*), птица подотр. американских грифов. Дл. до 1,2 м, крылья в размахе до 2,8 м. У самца на голове мясистый гребень. Распространён в Андах от Колумбии до Огненной Земли: на С. ареала держится в альп. поясе, на Ю. в прибрежных скалах. Гнёзда на скалах. В кладке (через год) 1—2 яйца. Трупоед, но может нападать на молодняк лам, ягнят и телят. Иногда калифорнийским К. наз. птицу того же подотряда — калифорнийского грифа (*Gymnogyps californianus*).

КОНЕ́ЧНОСТИ (membra), придатки тела животных, служащие, как правило, органами передвижения. У многоклеточных билатеральных животных разных групп имеют разл. происхождение и строение. Простейшие К. беспозвоночных — *параподии* многощетинковых червей. К. членистоногих соединены с туловищем суставами и образуют подвижные многочленные рычаги, управляемые

собств. мускулатурой; первично были на каждом сегменте тела, в дальнейшем частью исчезли, частью превратились в органы с иной функцией — челюсти, ногочелюсти, осязательные придатки, копулятивные органы и т. п. Число К. сильно варьирует (от неск. десятков пар у многоножек до 4 пар ходильных ног у большинства паукообразных, 3 пар у насекомых и 2 пар у тетраподовых клещей). Придатки тела др. беспозвоночных животных, даже выполняющие двигат. функцию (щупальца головоногих моллюсков, амбулакральные ножки и лучи иглокожих), не наз. К. У хордовых животных К. могут быть непарными и парными. Непарные имеются у ланцетника, бесчелюстных и рыб; у последних впервые появляются парные плавники. К. кистепёрых дали начало типичным пятипалым передним и задним К. наземных позвоночных животных, к-рые образуют сложные рычаги, приспособленные для хождения, — ноги. В ходе эволюции позвоночных парные К. подверглись значит. преобразованиям: у летающих форм передние К. превратились в крылья (летающие ящеры, птицы, летучие мыши), у вернувшихся к жизни в воде — в ласты. Часто К. приобретают дополнит. функции: у кротов передние К. стали органами рытья, у обезьян — хватания, у человека — органами универсального назначения — руками. У животных, применяющих при движении по суше волнообразные изгибания туловища, тазовый и плечевой пояса, К. редуцируются, а затем исчезают (безногие земноводные, нек-рые ящерицы, змеи).

КОНЕ́ЧНЫЙ МОЗГ, большой мозг, теленцефалон (telencephalon), самый крупный и главный отдел головного мозга у позвоночных, образующий большие полушария, соединённые друг с другом системой комиссур; высший отдел ЦНС, управляющий деятельностью др. отделов головного мозга и спинным мозгом. Филогенетически К. м. — часть переднего мозга, в онтогенезе — производное первого мозгового пузыря. Довольно чётко К. м. выражен уже у земноводных и пресмыкающихся. Снаружи К. м. представлен серым веществом, образующим у млекопитающих *кору больших полушарий головного мозга*, в глубине расположено белое вещество мозга. На поверхности каждого полушария выделяют доли, к-рые, в свою очередь, разделяются бороздами на извилины. Подкорковые образования К. м. состоят из базальных ядер (хвостатого ядра, скорлупы, бледного шара, ограды и миндалины). Как на корковом, так и подкорковом уровнях К. м. выделяют эволюционно молодые и древние формации. В целом К. м.—наиболее активно эволюционирующая часть головного мозга, усложнение к-рой связывают с развитием высших форм поведенч. адаптаций. У человека в полушариях выделяют доли: лобную (регулирует произвольное движение частей тела, координирует двигат. механизмы речи, связана с «творческим», или критическим, мышлением), теменную (ответственна за соматич. чувствительность, осуществляет пространств. ориентацию организма, связана с памятью, относящейся к речи и обучению), затылочную (осн. зрительный центр) и височную (осуществляет восприятие слуховых ощущений, слуховой контроль речи, участвует в оценке пространства и в функции памяти); в качестве пятой доли иногда выделяют лимбическую (см. *Лимбическая система*).

● Карамян А. И., Эволюция конечного мозга позвоночных, Л., 1976.

КОНИДИЕНО́СЦЫ, особые выросты мицелия грибов, на к-рых развиваются споры бесполого размножения — конидии. Могут быть хорошо развитыми или мало дифференцированными, простыми или разветвлёнными. Обычно вертикально приподнимаются над мицелием. У нек-рых грибов К., срастаясь боковыми сторонами, образуют пучки, наз. коремиями, или слой на поверхности выпуклого сплетения гиф в виде подушечек, наз. спородохиями. См. рис. при ст. *Аспергилл*, *Пеницилл*.

КОНИ́ДИИ (от греч. konía — пыль и éidos — вид), споры бесполого размножения у сумчатых, базидиальных, несовершенных и нек-рых пероноспоровых грибов. Одеты оболочкой. Образуются экзогенно на мицелии или его выростах — конидиеносцах. Распространяются ветром, водой, насекомыми и т. д. При прорастании дают ростковую трубку, а затем гифы.

КОНКУРЕ́НЦИЯ (ср.-век. лат. concurrentia, от лат. concurro — сбегаюсь, сталкиваюсь), взаимоотношения между организмами одного и того же вида (внутривидовая К.) или разных видов (межвидовая К.), соревнующимися за одни и те же ресурсы внеш. среды при недостатке последних. Внутривидовую конкуренцию Ч. Дарвин (1859) рассматривал как важнейшую форму *борьбы за существование*. При этом наиб. острая К., по Дарвину, имеет место между более сходными особями вида. Это способствует преимущественному сохранению в каждом поколении наиб. отличающихся друг от друга вариантов особей и в конечном итоге ведёт к *дивергенции*. По совр. представлениям, внутривидовая К. не играет той решающей роли в процессах видообразования, к-рую отводил ей Дарвин, хотя существенно повышает интенсивность отбора. Межвидовая К. имеет место между особями экологически близких видов. Она может быть пассивной (потребление ресурсов внеш. среды, необходимых обоим видам) и активной (подавление одного вида другим). Часто межвидовая К. возникает между близкородств. видами при установлении вторичного перекрывания ареалов, когда географич. изоляция нарушается уже после завершения процессов аллопатрич. видообразования. Зачастую при этом имеют место антагонистич. отношения между родств. видами, когда один вид вытесняет другой (принцип конкурентного исключения, или *Гаузе принцип*). Естеств. отбор при межвидовой К. направлен на увеличение экологич. различий между конкурирующими видами и образование ими разных *экологических ниш*.

● Механизмы биологической конкуренции, пер. с англ., М., 1964.

КОННА́РОВЫЕ, порядок (Connarales) двудольных растений и его единств. семейство (Connaraceae). Имеют много общих признаков с камнеломковыми, а также с бобовыми и розовыми. Вечнозелёные кустарники или древовидные лианы, редко небольшие деревья. Листья сложные, непарноперистые или 1—3-листочковые. Цветки мелкие, б. ч. 5-членные, обоеполые, правильные. Семена часто с ариллусом. Ок. 350 видов (16 родов), в тропиках обоих полушарий. Самый крупный род *Connarus* (св. 100 видов) распространён пантропически. Нек-рые виды дают ценную древесину.

КОНОДО́НТЫ (Conodonti), отряд вымерших животных неясного систематич. положения. Известны из среднего кембрия — триаса Европы, Сев. Америки, Австралии, Зап. Африки; остатки — микроскопич. пластинки с зубовидными выростами (размер от долей мм до 3 мм)— состоят из фосфата кальция, обычно прозрачные или матовые, от янтарного до коричневого цвета. Большинство К. найдено в мор., реже в лагунных и пресноводных отложениях, часто в известняках, вместе с головоногими моллюсками. Из карбона Шотландии описан отпечаток целого «конодонтоносителя». Это червеобразное животное дл. ок. 5 см, с хвостовым плавником и метамерной мускулатурой. Плавник поддерживается скелетом из отд. лучей. Предположительно животное относят к примитивным хордовым или к щетинкочелюстным. 8 сем., св. 120 родов. Руководящие ископаемые палеозоя.

КОНОПЛЯ́ (*Cannabis*), род однолетних травянистых растений сем. коноплёвых порядка крапивных. 3 вида (иногда их объединяют в 1 вид), в Азии. К. сорная (*C. ruderalis*) — злостный сорняк яровых посевов. В культуре К. посевная (*C. sativa*)— двудомное (мужские растения наз. посконь, женские — матёрка), перекрёстноопыляемое, лубоволокнистое (стебли дают до 30% волокна — пеньки) растение выс. до 3—4 м. Встречается в диком состоянии в Монголии, Индии, Турции, Афганистане. На терр. СССР возделывается с 9 в. как текстильное, пищевое и отчасти технич. (масло) растение. К. индийскую (*C. indica*) культивируют в тропиках и субтропиках (в Индии, Иране, Турции и др. странах) в осн. как источник наркотика — гашиша (марихуаны), произ-во к-рого во мн. странах запрещено. Родина культурной К.—Центр. Азия, где её культура известна с 1-го тыс. до н. э., однако возможно и её гималайское происхождение.

Конопля посевная: *1* — женское соцветие; *2* — мужское соцветие; *а* — пестичный цветок, *б* — тычинночный цветок; *в* — плод.

КОНОПЛЯ́НКИ (*Cannabina*), род вьюрковых. Дл. в ср. 13,5 см. Рулевые и маховые перья с белыми каёмками. Самцы с розовым надхвостьем. 2 вида. Коноплянка, или реполов (*C. cannabina*), распространена в Евразии и Сев.-Зап. Африке, в СССР — на В. до Томска. Обычна на пустырях с кустарником, часто у жилья, в горах на выс. до 3000 м. Горная К. (*C. flavirostris*) обитает на С.-З. Европы, в Азии (исключая север и юго-восток), в СССР — на сев. побережье Кольского п-ова, Кавказе, в горах Казахстана и Ср. Азии (на выс. св. 4000 м). Живёт на кустах в каменистых степях и на сухих

склонах гор. К. иногда объединяют в 1 род с чечётками. См. рис. 10 при ст. *Вьюрковые*.

КОНОРЫЛООБРА́ЗНЫЕ, г о н о р и н х о о б р а з н ы е (Gonorhynchiformes), отряд костистых рыб. Известны с нижнего мела. Родственны сельдеобразным и, возможно, карпообразным. Дл. от 3 см до 1,5 м, масса до 20 кг. 1—5 лучей жаберной перепонки. Открытопузырные. Колючек в плавниках нет. Спинной плавник один, брюшные плавники с 9—12 лучами. Чешуя циклоидная или ктеноидная. Рот маленький, зубы слабые или отсутствуют. 4 сем.: крупные рыбы — конорыловые (Gonorhynchidae) и ханосовые (Chanidae) — в прибрежных мор. водах Индийского и Тихого океанов, мелкие — фрактолемовые (Phractolaemidae) и кнеровые (Kneriidae) — в пресных водах Зап. Африки. 5 родов, св. 20 видов. В водах СССР отсутствуют. Фито- и зоофаги, разнообразны по образу жизни и биологии. В Юж. и Юго-Вост. Азии ханос (*Chanos chanos*) — объект промысла и разведения. Личинок собирают в море и выращивают в прудах; продукция до 2000 кг/га, мировая продукция рыбоводства (по этому виду) св. 100 тыс. т.

КО́НСКИЙ КАШТА́Н (*Aesculus*), род растений сем. конскокаштановых (Hippocastanaceae) порядка сапиндовых. Деревья, реже кустарники, с супротивными пальчатосложными листьями. Цветки неправильные, в прямостоячих крупных кистевидных соцветиях; опыление пчёлами, бабочками. Плод — шиповатая коробочка с одним крупным семенем. Ок. 25 видов, в Юж. Европе, в Гималаях, Китае, Японии и на Ю. Сев. Америки. К. к. обыкновенный (*A. hippocastanum*) — дерево выс. до 70 м, растёт гл. обр. в горных лесах Балканского п-ова; в Европе в культуре с 16 в.; в СССР широко выращивается (как и др. виды) в садах и парках, используется как лекарств. растение.

КОНСО́РЦИЯ (от лат. consortium — соучастие, сообщество), структурная единица биоценоза, объединяющая автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных (топических) и пищевых (трофических) связей. Примером К. может служить любое отд. дерево (или группа деревьев) — т. н. растение-эдификатор, с к-рым связаны фитофаги и их паразиты, микоризные грибы, эпифиты, гнездящиеся птицы и т. д. Представление о К. сформулировано в нач. 50-х гг. 20 в. В. Н. Беклемишевым и Л. Г. Раменским.

КОНСТА́НТА МИХАЭ́ЛИСА, K_m, один из кинетических параметров ферментативной реакции. Численно равна концентрации субстрата, при к-рой скорость реакции составляет половину от максимальной. Является функцией неск. констант скорости; в нек-рых случаях характеризует степень сродства фермента к субстрату.

КОНСТИТУТИ́ВНЫЕ ФЕРМЕ́НТЫ (от лат. constituo — помещаю, ввожу, приобретаю), постоянно синтезируются организмом независимо от условий существования или наличия соответствующих субстратов. Ср. *Индуцируемые ферменты*.

КОНСУМЕ́НТЫ (от лат. consumo — потребляю), организмы, являющиеся в трофич. цепи потребителями органич. вещества. Все К. — гетеротрофы. В одной цепи могут быть К. первого порядка (растительноядные животные) и К. второго, третьего и т. д. порядков (хищники). См. схему в ст. *Трофическая цепь*. Ср. *Продуценты* и *Редуценты*.

КО́НУС НАРАСТА́НИЯ, дистальная зона апекса побега и корня, сложенная особыми клетками — инициалями (или инициалью) верхушечной меристемы и ближайшими их производными. Клетки верхушечной меристемы (промеристемы или протомеристемы) наименее детерминированы по сравнению с ниже расположенными. К. н. побега окружён и защищён зачаточными листьями, образующимися экзогенно в его основании, а К. н. корня — корневым чехликом. У покрытосеменных и нек-рых голосеменных растений в К. н. побега различают тунику и корпус. К. н. не обязательно имеет форму конуса, нередко это плоская или вогнутая часть апекса. Часто К. н. наз. также весь *апекс*.

КО́НУСЫ (Conidae), семейство мор. переднежаберных моллюсков. Раковина конусовидная или биконическая, тяжёлая, обычно гладкая, иногда со спиральными рёбрышками, бугорками или иной скульптурой. Окраска разнообразная, часто очень эффектная. Развитие К. шло по пути специализации радулы, к-рая у совр. видов представлена двумя рядами видоизменённых маргинальных зубов, внутри зуба проходит канал ядовитой железы. Св. 500 совр. видов (с вымершими до 3000). Обитают в тропич. и субтропич. водах, неск. видов — в умеренных зонах. В морях СССР отсутствуют. Раздельнополые. Яйца откладывают в капсулах. Большинство видов — узкоспециализир. хищники, одни поедают полихет, другие — моллюсков или рыб. Добычу проглатывают целиком или частично переваривают в глоточной полости. В полосе от зоны прибоя на глуб. до 400 м К. зарываются в грунт, укрываются среди скал, между водорослей и кораллов. Яд нек-рых рыбоядных видов опасен для человека. Мн. виды нуждаются в охране. См. рис. 8 в табл. 36.

КОНХИОЛО́ГИЯ (от греч. konchē — раковина и *...логия*), раздел зоологии, изучающий раковины (гл. обр. моллюсков).

КОНЦЕНТРИ́ЧЕСКИЙ ПУЧО́К, тяж проводящей ткани у растений. Состоит из ксилемы и флоэмы (сложный проводящий пучок), в к-ром или флоэма окружает ксилему (амфикрибральный К. п.), или ксилема — флоэму (амфивазальный К. п.). К. п. закрытый, т. к. камбия в нём нет (ср. *Коллатеральный пучок*). К. п. характерны для вегетативных органов папоротниковидных, есть также у однодольных.

КОНЪЮГА́ТЫ, с ц е п л я н к и (Conjugatophyceae), класс зелёных водорослей. Слоевище одноклеточное или многоклеточное, в виде неразветвлённой нити из одного ряда клеток. Жгутиковые стадии отсутствуют. Половой процесс — конъюгация, слияние содержимого двух морфологически сходных вегетативных клеток. Бесполое размножение — делением (у одноклеточных) и распаданием нитей. 4 порядка, ок. 50 родов (в т. ч. нетриум, спирогира, мужоция, клостериум), 4000—6000 видов. Распространены на всех континентах вплоть до Антарктиды, в пресных водоёмах, на поверхности почвы в сырых местах, на ледниках и высокогорьях. Из-за отсутствия жгутиковых стадий филогенетич. отношения К. с другими зелёными водорослями не вполне ясны.

КОНЪЮГА́ЦИЯ (от лат. conjugatio — соединение), 1) у в о д о р о с л е й (нек-рые конъюгаты, диатомовые) и н и з ш и х г р и б о в — форма полового процесса, при к-ром сливается содержимое двух внешне сходных безжгутиковых клеток (см. *Копуляция*).

2) У и н ф у з о р и й — половой процесс, заключающийся во временном соединении двух особей (сторонами, на к-рых находится ротовое отверстие) и обмене частями их ядерного аппарата, а также небольшим кол-вом цитоплазмы. В ходе К. макронуклеус каждой особи разрушается, а микронуклеус делится путём мейоза, после чего 3 ядра разрушаются, а 4-е делится митотически, в результате образуются 2 гаплоидных ядра, одно из к-рых (стационарное) остаётся в теле материнской клетки, а другое (миграционное) переходит по цитоплазматич. мостику в тело партнёра. Затем происходит слияние обменявшихся ядер с оставшимися и в каждой особи образуется синкарион с двойным (диплоидным) набором хромосом. Далее две инфузории расходятся. Синкарион каждой особи делится и часть продуктов деления превращается в макронуклеусы, а другая — в микронуклеусы. В деталях процесс К. у разных инфузорий сильно варьирует. К. инфузории — типичный пример полового процесса без размножения.

3) У б а к т е р и й — один из способов обмена генетич. материалом. Встречается у энтеробактерий, псевдомонад и др. Как и при др. процессах, ведущих к рекомбинации у бактерий,— трансформации, трансдукции, сексдукции — при К. происходит однонаправленный перенос генетич. материала от донора («мужской» клетки) к реципиенту («женской» клетке). Процесс К. определяют и контролируют особые плазмиды — факторы фертильности. Клетка, содержащая хотя бы одну из таких плазмид, приобретает свойства донора, а лишённая её — реципиента. Перенос генов донорской хромосомы происходит в линейной последовательности и обычно сопровождается их рекомбинацией с хромосомными генами реципиента. Вероятность появления донорских генов в рекомбинантах уменьшается по мере увеличения их расстояния от начальной точки переноса. Величина переносимого фрагмента обычно определяется временем контакта клеток. Эти особенности К. используют для построения генетич. карт бактерий, где расстояния между генами выражаются не в процентах рекомбинации, а в минутах. К. — специфич. процесс, обеспечивающий повышение наследств. изменчивости у прокариот.

4) К. х р о м о с о м — попарное временное сближение гомологичных хромосом, при к-ром возможен обмен их гомологичными участками — кроссинговер. См. *Мейоз*.

КОНЪЮНКТИ́ВА (от позднелат. conjunctivus — соединительный), прозрачная соединительная слизистая оболочка, покрывающая внутреннюю поверхность век и переднюю часть глазного яблока (склеру) вплоть до роговицы; выполняет защитную и барьерную функции. По краю век граничит с кожей, на задней поверхности продолжается в эпителий роговицы. Содержит добавочные слёзные, или конъюнктивные, железы. Толщина К. у человека 0,05 — 1 мм, площадь К. одного глаза 16 см². См. рис. при ст. *Глаз*.

КОНЬКИ́, щ е в р и ц ы (*Anthus*), род трясогузковых. Дл. 14—18 см. 35 видов, от Субарктики до Субантарктики, отсутствуют на Нов. Гвинее и нек-рых о-вах. В СССР 9 гнездящихся видов: лесной К. (*A. trivialis*), луговой К. (*A. pratensis*), эндемик СССР — сибирский К. (*A. gustavi*) и др. Гнёзда на земле. Питаются насекомыми

и др. мелкими беспозвоночными. 1 вид в Красной книге МСОП.

КОНЮГИ (*Aethia*), род чистиковых. Клюв короткий, слегка вздутый. Окраска дымчатая тёмная, на брюшной стороне более светлая; в брачный период клюв краснеет, на голове вырастают белые нитевидные перья. 3 вида. Встречаются местами в сев. частях Тихого ок. В СССР — все 3 вида. Гнездятся колониями, откладывая единств. яйцо в расселинах скал, среди камней. См. рис. 5 при ст. *Чистиковые*.

КООРДИНА́ЦИЯ (от лат. co — совместно и ordinatio — упорядочение), филетическая корреляция, взаимозависимость филогенетич. преобразований разл. органов в организмах. Термин «К.» предложен А. Н. Северцовым в 1914. К. основывается на корреляциях между органами в онтогенезе, а также на их функциональных соотношениях у взрослых особей. Выделяют неск. осн. форм К. Топографические К.— сопряжённые филогенетич. изменения органов, связанных в организме пространственно (находящихся в непосредств. соседстве друг с другом), при отсутствии между ними прямых функциональных связей (напр., размеры и положение глаз у позвоночных взаимосвязаны со строением черепа, положением челюстных мышц в височной яме, прохождением нервов и сосудов в области глазницы). Динамические К. — сопряжённые эволюционные перестройки органов и структур, связанных в онтогенезе функциональными корреляциями (напр., взаимосвязь степени развития органов чувств и соответствующих центров головного мозга, высота киля грудины у птиц и степень развития грудных мышц и т. п.). Биологические К.— согласованные эволюционные преобразования органов, не связанных друг с другом непосредственно, но взаимодействующих косвенно — через свою биол. роль. По И. И. Шмальгаузену (1946), внеш. среда играет в этом случае роль «посредствующего звена координационной цепи», напр. приспособление приматов к лазанию (при к-ром требуется высокая точность движений) в филогенезе сопровождалось биологически координированными преобразованиями конечностей, органов зрения и головного мозга.

КО́ПА ПРА́ВИЛО, Копа закон, эмпирическое обобщение о характере развития отд. систематич. групп. Сформулировано Э. Копом в кон. 19 в. Утверждает, что новые группы организмов происходят не от высш. специализир. представителей предковых групп, а от малоспециализир. форм, сохраняющих эволюц. пластичность. Глубокая специализация может обеспечивать процветание группы в относительно стабильных условиях существования, но в случае радикального их изменения обрекает группу на вымирание. Эти явления были истолкованы Копом идеалистически на основе концепции *батмогенеза*.

КОПА́Л (исп. copal — смола, заимствовано из языка мекс. индейцев науа), смола, выделяемая преим. тропич. деревьями подсем. цезальпиниевых сем. бобовых. К. получают гл. обр. подсочкой стволов дикорастущего копалового дерева (*Hymenaea courbaril*), а также добывают из земли (ископаемый К.). Называют К. обычно по месту добычи, напр. К. занзибар, К. сингапур, К. мозамбик и др. К. широко применялся для произ-ва лаков, в связи с появлением синтетич. смол утрачивает своё значение. К. получают также из растений др. видов рода *Hymenaea* и растений родов трахилобиум (*Trachylobium*) и копаифера (*Copaifera*).

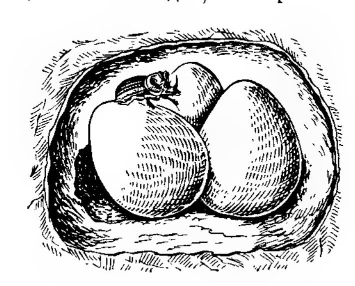
КОПЕ́ЕЧНИК, денежник (*Hedysarum*), род растений сем. бобовых. Многолетние, редко однолетние травы и полукустарники с непарноперистыми листьями. Цветки б. ч. розовые, пурпуровые или фиолетовые, в пазушных кистях. Плод — боб с 1 или несколькими (до 8) плоскими или слегка выпуклыми, в виде монеты, члениками (отсюда назв.). Ок. 170 видов, в умеренном, редко в холодном поясах Сев. полушария и в Сев. Африке; в СССР — св. 120 видов, преим. в юж. р-нах, по сухим каменистым, степным и луговым склонам и кустарникам. В Европ. части наиб. распространён К. крупноцветковый (*H. grandiflorum*), в Сибири — К. Гмелина (*H. gmelinii*). Нек-рые К. служат пастбищным кормом. К. венечный, или сулла (*H. coronarium*), возделывается как кормовое на Ю. Зап. Европы. 2 вида в Красной книге СССР.

КО́ПРА (португ. copra, от малаяльского коппара), высушенный маслянистый эндосперм орехов кокосовой пальмы. Содержит в среднем (в %): воды 5,8, жира 67, углевода 16,5, белка 8,9. Используют для получения кокосового масла, маргарина, мыла.

КОПРОФА́ГИ (от греч. kópros — помёт, кал и *...фаг*), животные, питающиеся экскрементами, гл. обр. млекопитающих. Из беспозвоночных копрофагия распространена среди мн. олигохет и особенно насекомых (свойственна жукам-навозникам, навозным водолюбам, личинкам двукрылых, клещам-орибатидам и др.). Нек-рые жуки-навозники питаются навозом только определ. видов животных (напр., *Aphodius fossor*, *Onthophagus taurus* — только коровьим). Из млекопитающих К. являются мн. грызуны и зайцеобразные, причём они поедают собств. экскременты (пища двукратно проходит через пищеварит. тракт). У них копрофагия увеличивает эффективность пищеварения, т. к. экскременты заражены обычно кишечной микрофлорой, расщепляющей клетчатку и др. углеводы; этим также достигается реутилизация азотистых веществ, в т. ч. аминокислот и витаминов, вырабатываемых кишечной микрофлорой. Факультативными К. являются также мн. беспозвоночные, напр. термиты на всех фазах развития, в результате чего личинки, а затем имаго приобретают кишечную микрофлору.

КОПРОФИ́ЛЫ (от греч. kópros — помёт, кал и *...фил*), экологич. группа грибов, развивающихся на навозных кучах, помёте животных и почвах с большим кол-вом внесённого навоза. В группу входят пиреномицеты, дискомицеты, зигомицеты, нек-рые агариковые грибы.

КОПРЫ́ (*Copris*), род жуков сем. пластинчатоусых. Дл. 10—25 мм. Тело овальное, выпуклое, чёрное; голова самца с рогом. До 100 видов, преим. в тропиках; в СССР — 4—5 видов, гл. обр. на Ю. Европ. части. Питаются навозом. Жуки выкапывают глубокую пещерообразную норку, переносят в неё навоз и формируют из него 5—8 грушевидных комков, в каждый из к-рых самка откладывает по яйцу. Родители охраняют развивающееся потомство до вылупления жуков. На Ю. Европ. части СССР распространён лунный К. (*C. lunaris*), дл. 17—23 мм. См. рис. 24 в табл. 28.



Испанский копр (*Copris hispanus*) на навозных «грушах» в норке.

КОПУЛЯТИ́ВНЫЕ О́РГАНЫ, совокупительные органы животных, служащие у самцов для введения спермы в тело самки, а у самок — для принятия К. о. самца и нередко для сохранения спермы б. или м. длительное время в жизнедеят. состоянии. К. о. есть только у животных с внутр. оплодотворением: у мн. червей, моллюсков, членистоногих, нек-рых рыб, безногих земноводных, всех пресмыкающихся (кроме гаттерии), нек-рых птиц и у всех млекопитающих. Различают настоящие К. о., образованные обычно из конечных отделов половых протоков, и К. о., не связанные анатомически с половой системой, у к-рых копулятивная функция побочная. Функцию К. о. у самцов могут выполнять конечности (ракообразные, пауки), ротовые органы (нек-рые клещи, сольпуги, нек-рые бескрылые насекомые), выросты плавников (рыбы), щупальца (головоногие моллюски, см. *Гектокотиль*). Обычно сперма вводится К. о. в половое отверстие самки, реже под кожу путём прободения стенки тела (нек-рые ресничные черви, паразитич. кольчатые черви мизостомиды, нек-рые пиявки и коловратки). Морфол. особенности К. о. часто служат важными систематич. признаками.

КОПУЛЯ́ЦИЯ (от лат. copulatio — соединение), половой акт у животных, имеющих копулятивные органы, а также соединение при половом размножении двух особей, не имеющих копулятивных органов (напр., гаттерия, дождевые черви). К. наз. и процесс слияния двух половых клеток (или особей) внешне почти или совсем не различающихся (изогаметы). Если муж. гамета резко отличается от женской, то процесс их слияния наз. оплодотворением.

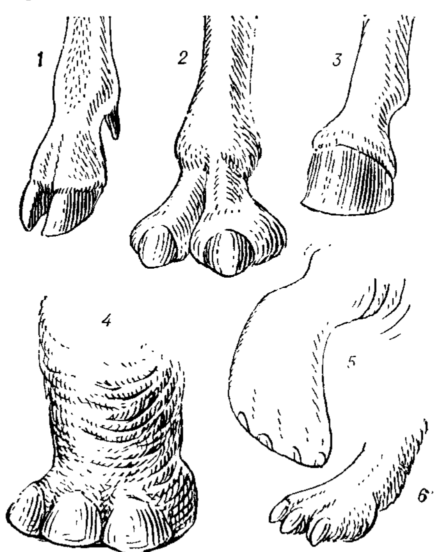
КО́ПЧИК (coccyx), нижний конец позвоночника человека, соединённый вверху с крестцом. Представляет остаток хвостового скелета. Состоит из 4—5 хвостовых позвонков, срастающихся воедино между 12 и 25 годами.

КО́ПЧИКОВАЯ ЖЕЛЕЗА́ (glandula uropygii), кожная парная железа птиц. Каждая из двух долей К. ж. состоит из множества радиально расположенных железистых трубочек, протоки к-рых, часто сливаясь в резервуар, объединяются в конечные выводные протоки (как правило, два, у нек-рых видов один), открывающиеся на поверхность кожи над последними хвостовыми позвонками в особые сосочки. Маслянистый секрет К. ж. служит для смазки перьев и придания перьевому покрову водонепроницаемости, по-видимому, также играет роль в химич. коммуникации птиц. Особенно развита К. ж. у водоплавающих птиц (у гуся ежедневно выделяет 2,4 г секрета). Отсутствует у нек-рых видов, обитающих в засушливом климате — страусов, дроф, попугаев, нек-рых голубиных. Выделение специфичного для вида секрета регулируется стероидными гормонами.

КОПЫ́ТА (ungulae), роговые образования на концах пальцев у нек-рых млекопитающих (гл. обр. копытных); пред-

ставляют собой видоизменённые когти. Широкие плоские К. свойственны животным, передвигающимся преим. по относительно мягкому грунту (напр., сев. оленям), узкие с твёрдыми краями — передвигающимся по плотному, скальному грунту (напр., козлам).

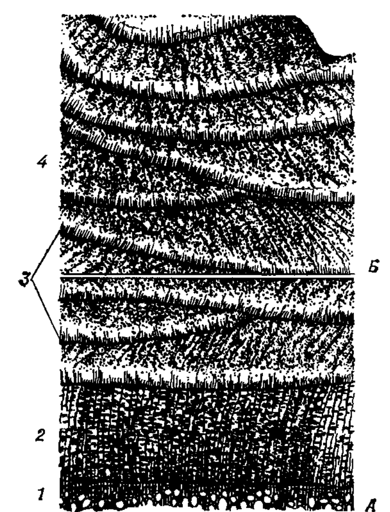
КОПЫТНЫЕ (Ungulata), надотряд млекопитающих. Берут начало от древних копытных — кондилартр. Сильнее развиты III и IV пальцы; у настоящих К. конечные фаланги одеты копытами. 6 отр.: парнокопытные, мозоленогие, непарнокопытные, относимые к настоящим К., а также хоботные, сирены и даманы. Ок. 572 родов, в т. ч. 91 современный. Распространены на всех материках (исключая Австралию и Антарктиду), а также в прибрежных водах нек-рых морей (сирены); в Нов. Зеландию интродуцированы; в СССР — 14 родов, 24 вида (4 вида вымерли в историч. время). Растительноядные. некоторые — всеядные. У многих выражен половой диморфизм. Большинство К. — объект промысла. Дикие К. родоначальники осн. домашних животных.



Конечности копытных: *1* — парнокопытного (олень); *2* — мозоленогого (верблюд); *3* — непарнокопытного (лошадь); *4* — слона; *5* — ламантина; *6* — дамана.

● Соколов И. И., Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla), М.—Л., 1959 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 1, в. 3); Млекопитающие Советского Союза, под ред. В. Г. Гептнера и Н. П. Наумова, т. 1 — Парнокопытные и непарнокопытные, М., 1961; Копытные звери, М., 1977 (Редкие животные СССР).

КОРА́ (cortex), комплекс тканей, расположенных в стеблях и корнях растений кнаружи от камбия. В стеблях травянистых растений К. — совокупность первичной флоэмы, первичной коры и эпидермы. У древесных растений образуется при длит. вторичном утолщении (у голосеменных, двудольных) осевых органов и включает вторичную флоэму (луб), перидерму и корку. От строения наруж. К. зависит внеш. облик осевых органов. У нек-рых растений (бук, пихта) ствол остаётся гладким (корка не образуется). У большинства деревьев с возрастом на смену поверхностной перидерме в глубине вторичной флоэмы закладываются новые прослойки, образующие корку, появляется трещиноватость К. Напр., у берёзы белая перидерма (береста) в ниж. части ствола постепенно сменяется толстой трещиноватой коркой (мёртвые ткани её не способны растягиваться и образуют при утолщении ствола трещины). У хвойных в наруж. К. уже на ранних этапах развития появляются смоляные ходы, разрастающиеся в поперечном направлении по мере увеличения окружности ствола. Функции К. многообразны в связи с обилием тканей, входящих в неё. Внутр. часть вторичной флоэмы (слой клеток толщиной ок. 1 мм) — проводящая зона, остальная её часть функционирует как запасающая и механич. ткани. Наруж. К. выполняет роль защитного покрова, термо- и гидроизолятора. К. нек-рых древесных растений используется как сырьё для химич. пром-сти, получения красок, лекарств. веществ, как дубитель.



Поперечный срез коры 11-летнего ствола цветоголовника (*Cephalanthus occidentalis*): *А* — внутренняя часть с ксилемой (*1*), функционирующей флоэмой (*2*) и тремя слоями перидермы (*3*); *Б* — наружная часть с шестью слоями перидермы, чередующимися со слоями отмершей флоэмы (*4*).

КОРА́ БОЛЬШИ́Х ПОЛУША́РИЙ ГОЛОВНО́ГО МО́ЗГА (cortex hemispheria cerebri), паллиум, или плащ, слой серого вещества (1—5 мм), покрывающий полушария большого мозга млекопитающих. Эта часть головного мозга, развившаяся на поздних этапах эволюции, играет исключительно важную роль в осуществлении *высшей нервной деятельности*, участвует в регуляции и координации всех функций организма. У человека кора составляет примерно 44% объёма всего полушария, её поверхность в среднем 1468—1670 см². В ходе эволюции сначала появляется древняя кора (палеокортекс) у рыб. С переходом животных к наземному существованию кора интенсивно развивается: у земноводных, кроме древней, намечается старая кора (архикортекс), у пресмыкающихся, кроме архи- и палеокортекса, появляются зачатки новой коры (неокортекс), к-рая достигает наибольшего развития у млекопитающих и особенно у человека. Поверхность неокортекса у человека занимает 95,6%, архикортекса 2,2%, палеокортекса 0,6%, промежуточной коры (отделяет неокортекс от палео- и архикортекса) 1,6% по отношению к поверхности полушария. Если представить кору мозга в виде единого покрова (плаща), одевающего поверхность полушарий, то осн. центр. часть его составит неокортекс, а древняя, старая и промежуточная кора займут место по краям этого плаща. Развитие коры в эволюции отражает осн. этапы совершенствования воспринимающей и интегрирующей деятельности мозга и управления целенаправленным двигат. поведением. У высших млекопитающих в связи с неравномерностью роста отд. структур неокортекса поверхность коры становится складчатой, покрытой бороздами и извилинами (гирэнцефалич. тип); у низших — поверхность коры гладкая (лиссэнцефалич. тип). Развивающаяся раньше других латеральная, или сильвиева, борозда отделяет височную долю от лобной и теменной. Выше и впереди сильвиевой борозды формируется поперечная центральная, или роландова, борозда, отделяющая лобную долю от теменной. Кроме этих основных борозд, большое число других отделяет друг от друга извилины коры. Борозды и извилины увеличивают поверхность коры без увеличения объёма черепа. Так, у человека ок. ²/₃ поверхности всей коры расположены в глубине борозд.

Строение коры характеризуется упорядоченностью с горизонтально-вертикальным распределением нейронов по слоям и колонкам. Структурно-функц. единица коры — модуль (объединение, блок), состоящий из пирамидных, звёздчатых и веретенообразных клеток, а также волокон, сосудов и клеток глии, и имеющий диам. ок. 100—150 мкм. Апикальные (верхушечные) дендриты пирамидных клеток и выходящие из коры их аксоны объединены в пучки. К модулям конвергирует множество разл. влияний (возбуждающих и тормозных). В результате их объединения (интеграция) посредством пространственно-временной суммации местных электрич. потенциалов на мембране клеток формируются синхронные импульсные залпы. Такие элементарные модули входят в более обширные объединения нейронов (колонки) с диам. до 1 мм. Др. структурным элементом коры является *нейроглия*, к-рая вместе с нейронами образует единый функциональный комплекс. Различия в строении отд. участков коры (плотность расположения, величина нейронов, их организация по слоям и колонкам) определяют архитектуру коры, или её цитоархитектонику. Кора имеет тесные связи с нижележащими структурами мозга, к-рые

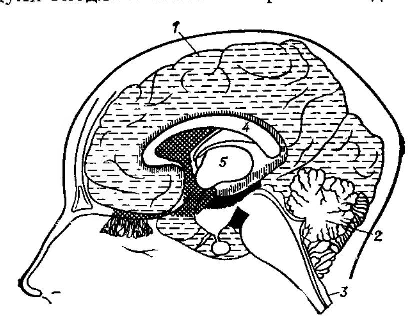


Рис. 1. Соотношение новой, древней, старой и промежуточной коры в головном мозге человека: *1* — большие полушария; *2* — мозжечок; *3* — продолговатый мозг; *4* — мозолистое тело; *5* — зрительные бугры. Горизонтальный штрих — новая кора, косой перекрёстный — древняя, вертикальный — старая, прямой перекрёстный — промежуточная.

направляют к ней свои нервные волокна и сами находятся под контролем определ. корковых зон, получая от них по нервным путям регулирующие влияния. В составе коры выделяют проекционные (первичные и вторичные сенсорные), ассоциативные (третичные мультисенсорные) и интегративно-пусковые (моторные и др.) поля, что связано со сложным характером переработки информации и формирования программы целенаправленного поведения. В эволюции разл. функции организма оказываются

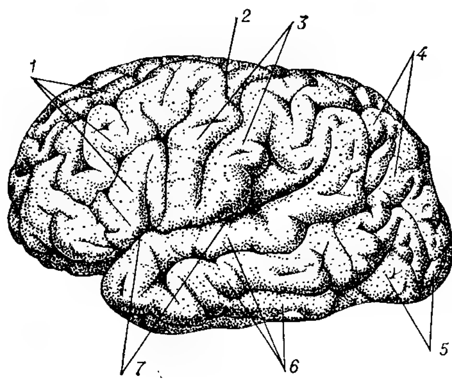


Рис. 2. Поверхность коры головного мозга человека (вид сбоку): 1 — лобные извилины; 2 — центральная борозда; 3 — центральные извилины; 4 — теменные извилины; 5 — затылочные извилины; 6 — височные извилины; 7 - латеральная (сильвиева) борозда.

всё более чётко представленными в коре мозга (кортиколизация функций). См. также *Головной мозг*, *Конечный мозг*.

● Цитоархитектоника коры большого мозга человека, М., 1949; Поляков Г. И., О принципах нейронной организации мозга, М., 1965; Беритов И. С., Структура и функции коры большого мозга, М., 1969; Адрианов О. С., О принципах организации интегративной деятельности мозга, М., 1976; Сентаготаи Я., Арбиб М., Концептуальные модели нервной системы, пер. с англ., М., 1976; Батуев А. С., Нейрофизиология коры головного мозга, Л., 1984; Architectonics of the cerebral cortex, N. Y., 1978.

КОРАБЕ́ЛЬНЫЕ ЧЕ́РВИ, тередо (*Teredo*), род мор. двустворчатых моллюсков сем. Teredinidae. На переднем конце тела маленькая раковина (дл. до 10 мм), каждая створка к-рой состоит из 3 частей, 2 из них (переднее ушко и тело створки) покрыты зазубренными рёбрами, приспособленными сверлить древесину. Нога редуцирована. Тело длинное (в расправленном состоянии до неск. десятков см), червеобразное. Протандрич. гермафродиты. Спермии попадают в организм с током воды через вводной сифон; иногда яйца развиваются партеногенетически. Ок. 30 видов, в морях тропич. и умеренного поясов Сев. полушария. В СССР — 5 видов, в т. ч. шашень (*T. navalis*), дл. до 35 см, в Чёрном и Японском морях. К. ч. проделывают ходы дл. до 2 м и диам. до 5 см на подводных деревянных частях судов и разл. гидротехнич. сооружений в древесине, попавшей в мор. воду. Не выносят опреснения ниже 10‰. Поверхность высверливаемого хода покрыта известковыми выделениями мантии, образующими как бы трубку, к-рая защищает тело К. ч. Фильтраторы, переваривают также древесные опилки, к-рые соскабливают при сверлении. Для защиты от К. ч. древесину окрашивают ядовитой краской или пропитывают креозотом и пр. Нек-рые съедобные виды разводят в странах Юго-Вост. Азии. К. ч. наз. также нек-рых моллюсков из др. родов семейства. См. рис. 4, 4а при ст. *Камнеточцы*.

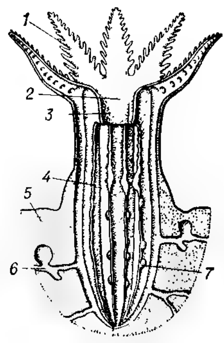
● Рябчиков П. И., Распространение древоточцев в морях СССР, М., 1957.

КОРАКО́ИД (греч. korakoeidēs — похожий на во́рона), вороновидная кость, парная кость вентральной части первичного плечевого пояса позвоночных. Вместе с лопаткой К. образует суставную впадину для сочленения с плечевой костью. У бесхвостых земноводных, большинства пресмыкающихся и птиц К. вентральным концом сочленён с грудиной. У зверообразных и клоачных в отличие от др. позвоночных имеются два К. — передний (прокоракоид) и задний. Первый соответствует единственному К. земноводных, пресмыкающихся и птиц, но его нет у высших млекопитающих (сумчатые, плацентарные). Задний К. у последних сильно редуцируется; он сохраняется как самостоят. элемент только у зародышей, а у взрослых срастается с лопаткой.

КОРАЛЛИ́НА (*Corallina*), род флоридеевых водорослей. Слоевища кустистые, выс. 3—12 см, состоят из твёрдых известковых члеников. Органы размножения развиваются в углублениях (концептакулах) на вершинах ветвей. Ок. 25 видов, распространены широко, в т. ч. в морях СССР. Участвуют в образовании известковых рифов.

КОРА́ЛЛОВЫЕ ГУ́БКИ (Sclerospongiae), класс губок. Шир. колоний до 1 м, выс. 0,5 м. Известны с мезозоя. Скелет состоит из базальной массы арагонита или кальцита и кремнёвых одноосных игл. Живая ткань лишь тонким слоем (толщ. ок. 1—2 мм) покрывает поверхность К. г. Канальная система лейконоидного типа. 10 видов, на мелководье среди коралловых рифов Вест-Индии, зап. частей Тихого и Индийского океанов, в Средиземном м. и у о. Мадейра.

КОРА́ЛЛОВЫЕ ПОЛИ́ПЫ (Anthozoa), класс мор. книдарий. Колониальные, реже одиночные полипы; медуз не образуют. Многие имеют известковый или роговой скелет. Отд. особи обычно цилиндрич. формы, своим основанием срастаются с колонией или (одиночные, способные медленно ползать) имеют подошву, прикрепляющую их к грунту. На противоположном конце тела — ротовой диск с кроной щупалец и ртом в центре. Гастральная полость разделена радиальными перегородками (мезентериями) на



Отдельный полип (схема): 1 — щупальце; 2 — ротовое отверстие; 3 — глотка; 4 — септа (перегородка) с мезентериальными нитями; 5 — мезоглея; 6 — канал, выстланный энтодермой; 7 — гонада.

камеры; от рта в неё опускается эктодермальная глотка. Размножение половое и бесполое. Половые продукты развиваются в энтодерме мезентериев. Потомство обычно покидает материнский организм на стадии планулы, к-рая нек-рое время плавает, затем прикрепляется ко дну и превращается во взрослый полип. Бесполое размножение — почкованием. Одиночные бесскелетные К. п. (актинии) могут продольно делиться. Колонии (часто крупные) образуются в результате не доходящего до конца почкования. Неск. подклассов, совр. и ископаемых, в т. ч. ныне живущие 6-лучевые и 8-лучевые кораллы, а также вымершие Rugosa, Tabulata, Heliolitoidea. Ок. 6000 совр. видов, в морях СССР — ок. 150 видов.

КОРА́ЛЛЫ, мор. книдарии, гл. обр. из класса коралловых полипов, частично из класса гидроидных (отр. гидрокораллы). Большинство К. образует известковый (реже роговой) скелет разнообразной формы. Заросли мадрепоровых кораллов составляют основу коралловых рифов. К. наз. также скелеты красного и чёрного К., из к-рых изготовляют украшения.

КОРАЦИ́ДИЙ (от греч. kо́rax, род. падеж kо́rakos — ворон, а также что либо согнутое крюком, как клюв во́рона), покрытая слоем ресничных клеток микроскопич. свободноплавающая личинка нек-рых ленточных червей отр. Pseudophyllidea. Шаровидное тело К. содержит 6 крючков, развивается в яйце. Попав с испражнениями хозяина в воду, К. может быть проглочен промежуточным хозяином — веслоногим рачком из родов *Cyclops* или *Diaptomus*. В кишечнике последнего К. сбрасывает ресничную мантию и превращается в *онкосферу*, к-рая через стенку кишки проникает в полость тела рачка, где превращается в *процеркоид*. См. рис. 8 при ст. *Личинка*.

КОРДАИ́ТОВЫЕ (Cordaitales, или Cordaitanthales), порядок ископаемых голосеменных растений. Деревья и, возможно, кустарники. Известны преим. по остаткам листьев (ланцетных или линейных) с веерным или почти параллельным жилкованием. Органы размножения — раздельнополые собрания стробилов («цветков»), напоминающие серёжку. Остатки настоящих К. известны только в тропич. поясе позднего палеозоя, где они появились в конце раннего карбона и вымерли в перми. Листья, сходные с К. и встречающиеся во внетропич. флорах позднего палеозоя, могли принадлежать и др. группам голосеменных растений. К. считаются потомками прогимноспермов и предками хвойных. Руководящие ископаемые.

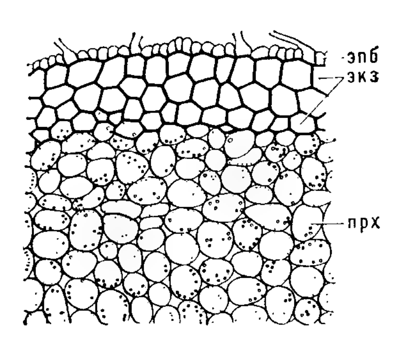
Кордаитовые: слева — реставрированное растение (*а* и *б* — листья); справа — ветвь с мужскими (*а*) и женскими (*б*) стробилами.

● Мейен С. В., Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии, М., 1966, АН СССР (Геологический ин-т. Труды, в. 150).

КОРЕННЫ́Е ЗУ́БЫ (dentes molares), высокоспециализированные зубы, для к-рых характерна складчатая или бугорчатая поверхность, служат для перетирания пищи. Расположены кзади от клыков. К. з. разделяют на большие, или истинные (моляры), и малые, или ложнокоренные (премоляры). У премоляров корень чаще одиночный, иногда (на верх. челюсти) раздвоен; у моляров верх. челюсти часто по 3 корня, нижней — по 2. Число премоляров в каждой половине челюсти варьирует, напр. у сумчатых 5, у насекомоядных 4, у узконосых обезьян и человека 2; моляров почти всегда 3. У человека самый последний К. з. наз. зубом мудрости. См. также *Зубы.*

КО́РЕНЬ (radix), один из основных вегетативных органов листостебельных растений, служащий для прикрепления к субстрату, поглощения из него воды и питат. веществ. Филогенетически К. возник позднее, чем стебель, и, вероятно, произошёл от корнеподобных веточек (ризомоидов) первых растений (риниофитов), вышедших на сушу. Подобные ризомоиды из ныне живущих растений сохранились только у псилотовых. Настоящие К. первоначально появились у плауновидных и папоротниковидных, наиб. сложное строение — у семенных растений. Зачаток К. закладывается у зародыша и затем развивается в гл. К., к-рый ветвится эндогенно (из перицикла) и даёт боковые К. На др. органах (стеблях, листьях) эндогенно образуются придаточные К. Растёт К. только меристематич. верхушкой, к-рая защищена чехликом, за зоной роста располагается небольшая зона всасывания, покрытая ризодермой (эпиблемой) с корневыми волосками. По мере роста К. в почве зона всасывания перемещается, а старые корневые волоски отмирают. Первичное анатомич. строение К. всех семенных растений сходно, и у однодольных оно сохраняется всю жизнь, у двудольных и голосеменных сменяется вторичным строением: в центр. цилиндре происходят изменения, обусловливающие рост К. в толщину. Через К. растения поглощают из почвы воду, ионы минер. солей, к-рые взаимодействуют с притекающими из листьев продуктами фотосинтеза, образуя аминокислоты, нуклеотиды и др. органич. соединения. По сосудам ксилемы элементы в форме ионов или органич. молекул в результате действия корневого давления и транспирации передвигаются в листья и стебли. В К. синтезируются алкалоиды, гормоны роста и др. физиологически активные соединения. К. мн. растений (т. н. корнеотпрысковых) образуют придаточные почки, дающие надземные побеги, у ряда растений служат местом отложения запасных питат. веществ (т. н. корнеплоды). У нек-рых тропич. деревьев от основания стволов или ветвей отходят придаточные К., служащие для опоры и питания,— досковидные, ходульные, столбовидные; у лиан развиваются К.-прицепки, у эпифитов — возд. корни, у нек-рых эпифитных орхидей — плоские зелёные К., способные к ассимиляции; у растений, живущих на бедных кислородом почвах (таксодиум, мангровые и др.), имеются дыхат. К.— пневматофоры. См. также *Корневая система.*

Рис. 1. Молодой корень проростка пшеницы: *А* — схема строения: к. чх — корневой чехлик, кл — калиптроген, з. д — зона деления, з. р — зона растяжения (роста), з. в — зона всасывания, з. п — зона проведения. *Б* — периферические клетки отдельных зон.



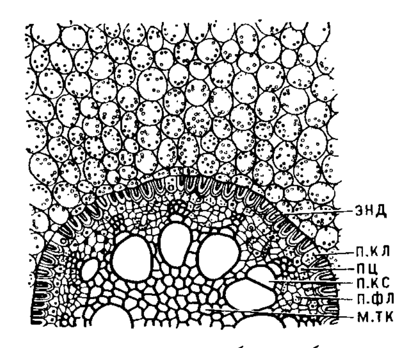


Рис. 2. Поперечный срез корня касатика в зоне проведения: эпб — эпиблема, экз — экзодерма, прх — запасающая паренхима первичной коры, энд — эндодерма, п. кл — пропускные клетки, пц — перицикл, п. кс — первичная ксилема, п. фл — первичная флоэма, м. тк — механическая ткань.

● Данилова М. Ф., Структурные основы поглощения веществ корнем, Л., 1974.

КОРЕ́ТРЫ, личинки комаров рода *Chaoborus* сем. Chaoboridae, родственного кровососущим комарам. Комары этого рода имеют короткий хоботок и кровь не сосут. К. (дл. до 13 мм) живут в толще воды. Передвигаются скачкообразно. Их прозрачные, лишённые пигмента тела почти незаметны, выделяются лишь чёрные глаза и серебристые, наполненные воздухом трахейные мешки, играющие гидростатич. роль. Дыхание кожное. Питаются циклопами, дафниями и др. планктонными организмами. К. используют в качестве лабораторных животных; разводят как корм для аквариумных рыб.

КОРЗИ́НКА (calathidium), простое ботрич. соцветие с расширенной гл. осью в виде конической или блюдцеобразной площадки, на к-рой, плотно прилегая друг к другу, сидят цветки. Окружена многолистной обёрткой из кроющих листьев наруж. цветков (у букашника сем. колокольчиковых) или, кроме того, и верхушечными видоизменёнными листьями (у сложноцветных). См. рис. 7 в табл. 18.

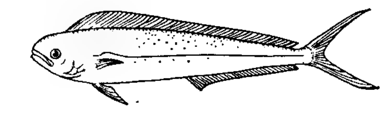
КОРЗИ́НКИ ВЕНЕ́РЫ (*Euplectella*), род стеклянных губок. Тело цилиндрическое, выс. до 30 см, стенки его пронизаны крупными отверстиями, на вершине широкого устья ситовидное прикрытие. Ок. 15 видов, преим. в тропич. глубоководных морях. Ажурные скелеты К. В. используются как украшения.

КО́РИ ЦИКЛ (описан К. и Г. Кори), один из путей превращения углеводов в организме позвоночных. Избыток молочной к-ты, образующийся при работе мышц в процессе гликолиза, поступает с током крови в печень, где служит субстратом глюконеогенеза и превращается в глюкозу, из к-рой синтезируется гликоген. В печени гликоген ферментативным путём расщепляется с образованием глюкозы, которая с кровью переносится в мышцы, где происходит ресинтез гликогена. К. ц. позволяет экономно использовать углеводы в организме и способствует поддержанию оптимального уровня сахара в крови.

КОРИА́НДР, кишнец (*Coriandrum*), род однолетних растений сем. зонтичных. Нижние листья цельные или трёхраздельные, верхние — перисторассечённые. Лепестки белые или розовые. Наружные лепестки в краевых цветках сильно увеличены. Плод — шаровидный. 2 вида, в Средиземноморье. В СССР в юж. р-нах разводят К. посевной (*C. sativum*); иногда дичает. Молодые побеги используют как пряность (под назв. кинза). Плоды применяют в хлебопечении и как пряность. Медонос. Эфирномасличное и лекарств. растение.

КОРИНЕБАКТЕ́РИИ, грамположительные бактерии. Группа включает роды *Corynebacterium*, *Arthrobacter*, *Cellulomonas*, *Brevibacterium* и др. Наиб. изучен род *Corynebacterium* (30 видов). Искривлённые или булавовидные (греч. korýnē — булава) плеоморфные палочки (0,3—0,7 × 0,7—4,0 мкм). Неподвижны. Аэробы и факультативные анаэробы. После деления дочерние клетки остаются соединёнными и образуют угловидные и палисадные скопления. Обитают в почве и воде. Сапрофиты, участвуют в круговороте веществ в природе, нек-рые способны разлагать пластмассы, гербициды. Продуценты аминокислот, витаминов. Патогенные виды вызывают болезни человека (возбудители дифтерии), животных и растений.

КОРИФЕ́НОВЫЕ, золотые макрели (Coryphaenidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. от 70 см до 2 м, масса до 30 кг. Голова «лобастая», особенно у взрослых самцов. Спинной плавник начинается над головой и тянется до хвостового стебля. 1 род, 2 вида — малая корифена (*Coryphaena equiselis*) и большая корифена (*C. hyppurus*), в верх. слоях тропич. вод всех океанов. В СССР большая корифена, в тёплые годы встречается у Юж. Курильских о-вов и Юж. Приморья. Окраска яркая; спина синезелёная, брюхо серебристое или золотистое; спинной плавник тёмно синий, хвос-



Большая корифена (*Coryphaena hyppurus*).

товой — жёлтый; пойманная рыба переливается всеми цветами радуги. Питаются летучими рыбами и кальмарами. Держатся под плавающими предметами и скоплениями водорослей (эту особенность используют при ловле). Объект промысла и спорт. лова.

КОРИ́ЦА, высушенная кора ветвей мн. видов деревьев рода коричник. Содержит эфирное масло (1—2%), дубильные вещества, смолу. Используют гл. обр. как пряность и в парфюмерии (коричное масло).

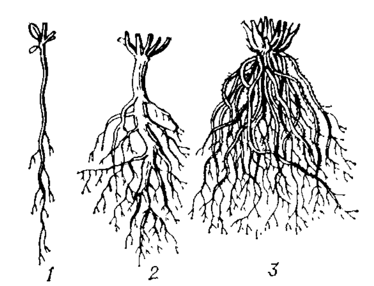
КОРИ́ЧНИК (*Cinnamomum*), род вечнозелёных деревьев и кустарников сем. лавровых. Св. 250 видов, в тропич. и субтропич. лесах Азии, на о-вах Полинезии и в Австралии. К. цейлонский, или коричное дерево цейлонское (*C. zeylanicum*), культивируют в тропиках ради древесины, лекарств. веществ, корицы. К. китайский, или коричное дерево китайское (*C. aromaticum*, *C. cassia*), известен только в культуре; разводят в Юж. и Юго-Вост. Азии и в Лат. Америке. К. камфорный, или камфорный лавр (*C. camphora*), — крупное дерево, в Юж. Китае и на о-вах Хайнань и Тайвань, в Сев. Вьетнаме и на Ю. Японии. Источник натуральной камфоры. Часто в культуре как декоративное, в СССР — на Черномор. побережье Кавказа.

КО́РКА, ритидом (rhytidoma), наружная часть коры, ежегодно наращивается за счёт омертвения поверхностных слоёв перидермы. Особенно мощная К. на старых стволах и корнях деревьев. У кустарников в больших кол вах не образуется, т. к. обычно рано сбрасывается. У нек рых древесных (напр., у бука) К. отсутствует. У виноградной лозы К. отделяется уже в первый год жизни побега, у яблони, груши — на 6—8-м году, у липы — на 10—12-м, у дуба — на 25—30-м, у пихты, граба — в возрасте 50 лет и более. Образование К. может быть вызвано грибами, лишайниками, механич. повреждениями перидермы. Роль К.— защита стволов и ветвей от испарения, перегрева, вымерзания, ожога прямыми солнечными лучами, от проникновения патогенных организмов и объедания животными. К. пробкового дуба, бархата амурского и др. используется в технич. целях.

КО́РКОВЫЕ КОРА́ЛЛЫ (Zoantharia), отряд шестилучевых кораллов. Колониальные, реже одиночные полипы выс. 1—2 см. Собств. скелета нет, но поверхность тела инкрустирована песчинками, раковинками фораминифер, спикулами губок, образующими корку. Колонии стелющиеся, обрастают неподвижный субстрат, часто тело др. животных, или раковины, заселённые раками-отшельниками. Неск. десятков видов, преим. в тропич. морях, немногие виды населяют умеренные воды, есть в морях СССР.

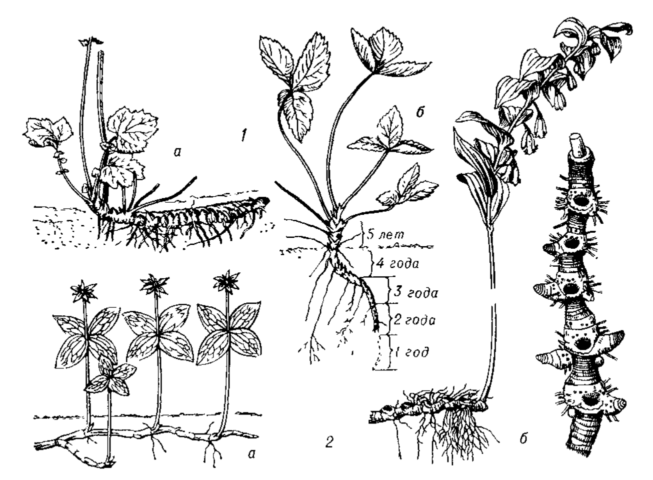
КОРМОФИ́ТЫ (от греч. kormós — пень, ствол и ...*фит*), растения, вегетативное тело к-рых («кормус») расчленено на корни и побеги, состоящие из оси (стебля) и листьев. Эти органы имеют сложное анатомич. строение (хорошо выражены специализир. ткани — покровная, проводящая, механическая и т. п.) и приспособлены к осн. функциям: поглощению и проведению воды и элементов минерального питания, фотосинтезу, транспирации и газообмену в условиях наземной (воздушной) среды обитания. К. возникли и развились в процессе выхода растений на сушу и представляют высш. уровень структурной и функц. организации у растений. К К. относятся плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и цветковые растения, т. е. почти все высшие растения, за исключением моховидных.

КОРНЕВА́Я СИСТЕ́МА, совокупность корней одного растения, общая форма и характер к рой определяются соотношением роста главного, боковых и придаточных корней. При преобладающем росте гл. корня образуется стержневая К. с. (люпин, хлопчатник и др.), при слабом росте или отмирании гл. корня и развитии большого числа придаточных корней — мочковатая К. с. (лютик, подорожник, все однодольные). Степень развития К. с. зависит от среды обитания: в лесной зоне на подзолистых, плохо аэрируемых почвах К. с. на 90% сосредоточена в поверхностном слое (10—15 см), в зоне полупустынь и пустынь у одних растений она поверхностная, использующая ранневесенние осадки (эфемеры) или конденсац. влагу, оседающую в ночное время (кактусы), у других — достигает грунтовых вод (на глуб. 18—20 м, верблюжья колючка), у третьих — универсальная, использующая в разное время влагу разных горизонтов (джузгун, саксаул и др.).



Типы корневой системы растений: 1, 2 — стержневая; 3 — мочковатая.

КОРНЕВИ́ЩЕ (rhizoma), подземный б. или м. долговечный побег многолетних трав, а также кустарников и кустарничков, служащий для отложения запасных веществ, вегетативного возобновления и размножения. От корня отличается наличием чешуевидных листьев, рубцов от опавших листьев (иногда и их сухих остатков), почек и придаточных корней, отсутствием корневого чехлика. К. ежегодно нарастает моноподиально (вороний глаз) или симподиально (купена) и образует из верхушечной или пазушных почек надземные побеги. Нередко К. образуют разветвлённые системы. Старые части К. постепенно разрушаются. Длинные К. со значит. годичными приростами и хорошо выраженными междоузлиями (пырей, сныть) служат преим. для вегетативного размножения и расселения, короткие К. с небольшими годичными приростами и сближенными узлами (ирис, гравилат) — в осн. для запасания и вегетативного возобновления. Формируются К. или непосредственно в почве (ландыш, грушанка, черника) — т. н. гипогеогенные, или сначала растут как надземные ассимилирующие побеги, к-рые затем постепенно погружаются в почву (копытень, манжетка, гравилат) — т. н. эпигеогенные.



Корневища: 1 — эпигеогенные горизонтальное у гравилата (а), вертикальное у земляники (б); 2 — гипогеогенные моноподиально нарастающие у вороньего глаза (а), симподиально нарастающее у купены (б) (справа — увеличено).

КОРНЕВО́Е ДАВЛЕ́НИЕ у растений, давление в проводящих сосудах корней, обеспечивающее (наряду с транспирацией), снабжение водой надземных органов. Возникает гл. обр. в результате превышения осмотич. давления в сосудах корня (обычно 1—3 атм или более 10^5Па) над осмотич. давлением почвенного раствора как следствие активного выделения клетками корня минер. и органич. веществ в сосуды. Обратному току жидкости из сосудов под действием К. д. препятствует слой клеток эндодермы с суберинизированными оболочками. Результатом высокого К. д. является «плач» растений и гуттация.

КОРНЕВО́Й О́ТПРЫСК (sóboles), надземный побег растения, развивающийся из корневой придаточной почки. Служит для вегетативного размножения преим. двудольных растений — осины, сирени, вишни, осота и др.

КОРНЕВО́Й ЧЕ́ХЛИК (calyptra), защитное образование растущего кончика корня. Многослойный конусовидный колпачок из живых паренхимных клеток с ослизняющимися оболочками и подвижными крахмальными зёрнами (статолитами), участвующими в геотропич. реакциях корня. Дифференцируется на ранних стадиях развития корня из калиптрогена (напр., у злаков и др. однодольных) или из верхушечной меристемы (у мн. двудольных и голосеменных). У водных растений К. ч. отсутствует или заменён корневым колпачком, или кармашком.

КОРНЕГОЛО́ВЫЕ (Rhizocephala), отряд (по др. системе — подотряд) усоногих ракообразных. Паразитируют в крабах, раках-отшельниках, креветках. Ок. 120 видов. Распространены широко, в морях и океанах, кроме холодных вод обоих

полушарий; в тропиках нек-рые виды встречаются и в пресных водах. В связи с паразитич. образом жизни организация упрощена (у взрослых особей отсутствуют сегментация тела, конечности, органы чувств, кишечник). На принадлежность К. к ракообразным указывает лишь наличие в цикле развития науплиуса и циприсовидной личинки. См. *Саккулина.*

КОРНЕНО́ЖКИ (Rhizopoda), надкласс простейших подтипа саркодовых. Размеры тела от нескольких мкм до 3 мм (у нек-рых фораминифер до 2—3 см). Наряду с осн. органеллами движения и захвата пищи — псевдоподиями, нек-рые виды временно образуют жгутики (их имеют также гаметы ряда К.). У многих К. (раковинные амёбы, фораминиферы) есть наруж. скелет в виде раковинок. Размножаются делением надвое, нек-рые фораминиферы имеют половой процесс (копуляция гамет). 8 классов, в т. ч. амёбы (с подклассом раковинные амёбы) и фораминиферы (последних иногда считают подклассом); распространены широко, преим. в мор. и пресных водоёмах, в сфагновых мхах и почвах, есть паразитич. виды.

КОРНЕРО́ТЫЕ МЕДУ́ЗЫ (Rhizostomae), отряд класса сцифоидных. Медузы без краевых щупалец. Края рта вытянуты в ротовые лопасти с многочисл. складками, срастающимися между собой с образованием множества вторичных ротовых отверстий. Первичное ротовое отверстие зарастает. Зонтик диам. до 65 см. Обитают преим. в тропич. морях; в СССР — 2 вида: *Rhizostoma pulmo*, обычна в Чёрном и Азовском морях, *Rhopilema asamushi*, встречается в опреснённых заливах Охотского м. Прикосновение к ротовым лопастям медуз вызывает ожоги. См. рис. при ст. *Жизненный цикл.*

Корнеротая медуза *Rhizostoma pulmo.*

КОРО́БОЧКА (capsula), ценокарпный сухой многосемянный разнотипно вскрывающийся плод. Свойственна мн. семействам, бывает дву- или многогнёздная (паслёновые, норичниковые, лилейные), одногнёздная с постенными (фиалковые, колокольчиковые) или центральным (гвоздичные) семяносцами. См. рис. 5, 8, 12, 14 при ст. *Плод.*

КОРОВЯ́К (*Verbascum*), род растений сем. норичниковых. Дву-, реже многолетние, обычно высокие травы, редко небольшие кустарники и полукустарники. Цветки в пазухах прицветников, одиночные или в пучках, собранные в конечные кистевидные, колосовидные или метельчатые соцветия. Ок. 300 видов, в умеренном поясе Евразии и в Сев. Африке, особенно в Средиземноморье; как заносные — в Сев. Америке. В СССР — ок. 50 видов, гл. обр. на Кавказе. Среди К. нередки межвидовые гибриды. Опыляются насекомыми, гл. обр. пчёлами и журчалками. К. густоцветковый (*V. densiflorum*), К. обыкновенный, или медвежье ухо (*V. thapsus*), К. лекарственный, или мохнатый (*V. phlomoides*), и др. — лекарств. растения. Ок. 10 видов К. — сорные; одно растение К. чёрного (*V. nigrum*) и ряда др. видов может давать 40 тыс. семян. Нек-рые К. разводят как декоративные.

КОРОЕ́ДЫ (Ipidae, или Scolytidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 0,8—12 мм. Тело цилиндрическое, вершины надкрылий часто с вдавлением, окаймлённым зубцами — «тачкой», служащей для выбрасывания буровой муки из ходов. Близки к долгоносикам, от к-рых отличаются неразвитой головотрубкой. Личинки С-образные, безногие, с твёрдой головой. Св. 3000 видов, распространены широко, преобладают в лесной зоне. В СССР — св. 300 видов. Растительноядные, большинство видов связано с деревьями. Жуки и личинки обитают под корой, реже в древесине стволов, ветвей или корней, прокладывают сложные ходы, довольно постоянные по форме для каждого вида. Молодые жуки выходят наружу, прогрызая в коре лётные отверстия. Похожие отверстия часто выгрызают и для вентиляции ходов. Лёт весной или в начале лета. Могут повреждать большинство лесных пород, особенно хвойные. Нападают обычно на больные и ослабленные деревья. См. *Гравёры, Древесинники, Заболонники, Лубоеды, Стенограф, Типограф, Халькограф.* См. рис. 32, 33, 35, 36, 37 в табл. 29.

● Старк В. Н., Короеды, М.— Л., 1952 (Фауна СССР. Жесткокрылые, т. 31).

КОРОЛЕ́ВСКАЯ КО́БРА, гамадриад (*Ophiophagus hannah*), змея сем. аспидовых; единств. вид рода. Крупнейшая в мире ядовитая змея — дл. до 5,5 м. Окраска от однотонной оливковой до жёлто-зелёной, с чёрными косыми полосами, более широкими и чёткими на задней части туловища. Обитает в тропич. лесах Юго-Вост. Азии, ведёт дневной образ жизни; хорошо лазает по деревьям и плавает. Питается земноводными и пресмыкающимися, часто змеями (греч. ophiohagus — пожиратель змей), в т. ч. ядовитыми, такими, как крайты и кобры. Самка откладывает до 40 яиц, закапывает их в кучу гниющих листьев и охраняет, атакуя любого приблизившегося противника. Укусы К. к. опасны из-за сильного нервно-паралитич. действия яда (известны случаи гибели слонов). Яд К. к. используют в медицине.

КОРОЛЬКО́ВЫЕ (Regulidae), семейство певчих воробьиных, близкое к славковым. Мелкие птицы — дл. 8—12 см. Оперение мягкое, пушистое. 2 рода, 7 видов, в Евразии, Сев.-Зап. Африке и Сев. Америке. Обитают в лесах на деревьях. Из 2 видов расписных синичек, или славковидных корольков (*Leptopoecile*), в СССР представлен один — расписная синичка (*L. sophiae*), с более длинным хвостом и ярким оперением синевато- и красновато-фиолетовых тонов; обитает в зарослях арчи в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. В роде корольков (*Regulus*) 5 видов, в Евразии, Сев.-Зап. Африке и Сев. Америке, обитают в хвойных лесах. В СССР — 2 вида: желтоголовый королёк (*R. regulus*), распространён широко, и красноголовый королёк (*R. ignicapillus*), встречается лишь в Карпатах (гнездится), Крыму и на Зап. Кавказе. Гнёзда в виде кошелька в развилках тонких ветвей высоко на дереве. В кладке 8—10 яиц. Питаются насекомыми и их личинками. Иногда сем. К. включают в сем. славковых. См. рис. 8 в табл. 46.

КОРОМЫ́СЛА (Aeschnidae), семейство разнокрылых стрекоз. Дл. до 70 мм, крылья в размахе ок. 10 см. Глаза крупные, соприкасаются на затылке. В СССР — 21 вид (6 родов). Хищники, питаются насекомыми, личинки нападают на головастиков и мальков рыб. Добычу хватают и едят на лету. Яйца откладывают обычно в ткани растений, в воду, реже в сырую почву у воды. Личинки развиваются преим. в стоячих, сильно заросших водоёмах. Коромыслик-мелкоглазка (*Calaeschna microstigma*)— в Красной книге СССР.

КОРОНАВИ́РУСЫ (Coronaviridae), семейство РНК-содержащих вирусов. Диам. вирусных частиц 80—120 нм, нуклеокапсид спиральный, заключён в липопротеидную оболочку. Содержат одноцепочечную РНК. Размножаются в цитоплазме клеток птиц, млекопитающих (в т. ч. человека), поражают дыхат., пищеварит. и др. системы организма. Распространяются без переносчика.

КОРОСТЕ́ЛЬ (*Crex crex*), птица сем. пастушковых. Дл. ок. 27 см. Распространён в Европе и Зап. Азии; в СССР — на В. до Байкала, на С. до 63° с. ш., в пустынной зоне отсутствует. Зимует в Африке. Скрытная, преим. сумеречная и ночная птица. При преследовании предпочитает убегать, не взлетая. Самец весной издаёт громкий двусложный скрипучий крик (отсюда назв.— дергач). В кладке 7—12 пёстрых яиц. Питается мелкими беспозвоночными, семенами. Объект спорт. охоты. См. рис. при ст. *Пастушковые.*

КОРОТКОГОЛО́ВЫЕ ДЕЛЬФИ́НЫ (*Lagenorhynchus*), род мор. дельфинов. Дл. до 3 м. Голова укорочена, клюв короткий, слабо отграничен от лобно-носовой подушки. На верх. и ниж. краях хвостового стебля кожные кили. Спинной плавник на заднем крае глубоко вырезан. Окраска большинства видов чёрная с белым. 6 видов, распространены широко, исключая полярные моря. В СССР — 3 вида: беломордый К. д. (*L. albirostris*), атлантический К. д. (*L. acutus*) и тихоокеанский К. д. (*L. obliquidens*), первые два вида — в Баренцевом и Балтийском морях (оба в Красной книге СССР), третий — у берегов Приморского кр. и Курильских о-вов.

КОРОТКОГОЛО́ВЫЕ ЛЯГУ́ШКИ (Brachycephalidae), семейство бесхвостых земноводных. Дл. до 2 см. Внешне напоминают мелких жаб. Окрашены ярко и пёстро. 2 рода, 3 вида, в тропиках Юж. Америки. Обитают в лесах, предпочитают влагу, полутень, держатся среди опавшей листвы. Активны днём. Питаются мелкими насекомыми. Самки откладывают яйца в дождевые лужи, в к-рых через 24 ч выводятся личинки. См. рис. 23, 24 в табл. 41.

КОРОТКОУ́СЫЕ, мухи (Brachycera), 2 подотряда двукрылых насекомых: прямошовные К. и круглошовные К. От длинноусых, или комаров, отличаются короткими 3-члениковыми усиками (отсюда назв.), обычно более короткими крыльями и компактным телом.

КОРРЕЛЯ́ЦИЯ (от позднелат. correlatio — соотношение), взаимосвязь разных признаков в целостном организме. Принцип К. сформулирован Ж. Кювье (1800—05): в любом организме все структурные и функциональные особенности связаны постоянными соотношениями (в понимании Кювье — жёсткими и статичными). Эволюц. значение К. впервые подчеркнул Ч. Дарвин (1859). Рассмотрев примеры коррелятивной изменчивости разл. признаков, он установил, что при изменениях одних особенностей организма изменяются и другие. А. Н. Северцов выдвинул (1914) гипотезу, согласно к-рой в ходе эволюции происходят наследств. изменения лишь сравнительно немногих признаков, а другие особенности организма изменяются коррелятивно с ними. Роль К. в обеспечении це-

лостности организма проанализировал И. И. Шмальгаузен (1938). Выделяют несколько осн. типов К. Генетические (геномные) К. основаны на процессах, происходящих на уровне генома (напр., *плейотропия*); морфогенетические К. обусловлены взаимодействиями разных зачатков в ходе эмбрионального развития (напр., эмбриональная *индукция*); функциональные (эргонтические) К.— результат взаимодействия разл. признаков взрослого организма (напр., зависимость развития и состояния ряда органов от функционирования эндокринных желёз). В процессе эволюции под контролем естеств. отбора происходят адаптивные перестройки корреляц. систем организма. О К. в филогенезе см. *Координация*.

● Шмальгаузен И. И., Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, М., 1982.

КОРСА́К (*Vulpes corsac*), млекопитающее рода лисиц. Похож на обыкновенную лисицу, но заметно меньше. Дл. тела до 60 см, хвоста до 35 см. Окраска рыжевато-серая. Распространён в степях и пустынях Евразии, в СССР — от Сев. Кавказа до Забайкалья (изредка в юго-зап. р-нах Украины). Активен преим. в сумерках. Пары образует на всю жизнь. Детёнышей от 2 до 16, обычно 3—6. Живёт в норах, питается мелкими грызунами и птицами. Объект охоты (шкура малоценная).

КОРТАДЕ́РИЯ (*Cortaderia*), род злаков. Многолетние травы выс. до 3 м, с жёсткими шероховатыми листьями; образуют густые дерновины. Многоцветковые колоски в густых метёлках, серебристых от длинных шелковистых волосков. Цветки однополые, растения двудомные. Ок. 25 видов, в Юж. Америке и Нов. Зеландии. К. Селло (*C. selloana*), известная под назв. пампасной травы, широко культивируется как декор. растение в субтропиках, в СССР — в Крыму, на Кавказе и в Ср. Азии.

КО́РТИЕВ О́РГАН (по имени А. Корти), спиральный орган (organum spirale), рецепторная часть слуховой системы у млекопитающих; преобразует энергию звуковых колебаний в нервное возбуждение. В процессе эволюции формируется на основе улитки позвоночных как высшая стадия её развития. К. о. расположен на осн. мембране в улитковом канале внутр. уха, заполненном эндолимфой, и состоит из ряда внутренних (у человека 3,5 тыс.) и 3—5 рядов наружных (у человека 12 тыс.), воспринимающих звук волосковых клеток, от к-рых отходят волокна слухового нерва. Волосковые клетки (имеют по 30—60 волосков) располагаются в нишах, образуемых опорными клетками К. о. Считают, что осн. рецепторную функцию выполняют наруж. волосковые клетки, число рядов к-рых (наряду с шириной, толщиной и участками базилярной мембраны) определяет различия чувствительности рецепторной системы у разных видов млекопитающих к звуковым колебаниям разных частот. Высокие частоты вызывают колебания в ниж. отделах улитки, ближайших к отверстию овального окна лабиринта, низкие — в верхних, удалённых от овального окна. См. рис. при ст. *Улитка*.

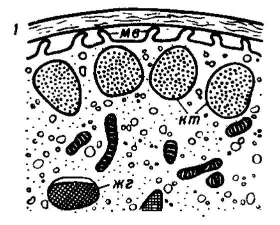
● Винников Я. А., Титова Л. К., Кортиев орган, М.—Л., 1961.

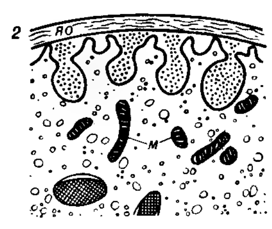
КОРТИЗО́Н, стероидный гормон позвоночных, вырабатываемый корой надпочечников (кортикостероид). По биол. действию относится к группе глюкокортикоидов: регулирует углеводный обмен, вызывая усиление глюконеогенеза, торможение распада углеводов и стимулируя распад белков. Обладает сильным противовоспалит., антитоксич. и антиаллергич. действием. Применяется в медицине.

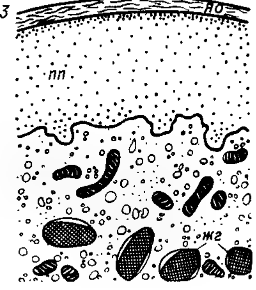
КОРТИКАЛИЗА́ЦИЯ ФУ́НКЦИЙ, представительство в коре больших полушарий головного мозга основных, относительно простых физиол. систем и органов чувств и управление деятельностью этих систем. Старый смысл этого понятия, под к-рым подразумевалась локализация высших психич. функций в определ. участках коры больших полушарий головного мозга (КБП), отвергнут. Совершенствование КБП у млекопитающих, неразрывно связанное с эволюцией всей ЦНС, сопровождается интенсивным ростом восходящих и нисходящих связей, соединяющих КБП и подкорковые структуры. В онтогенезе процесс К. ф. происходит постепенно, поэтому повреждения КБП на ранних этапах индивидуального развития могут не вызвать глубоких функц. расстройств. В результате К. ф. ствол мозга образует с корковыми структурами единый комплекс (напр., чётко выраженные таламо-кортикальные системы с прямыми и обратными связями). Локальные повреждения КБП приводят к нарушению тех или иных жизненно важных функций. Однако это не означает, что такая функция связана лишь с определённым участком КБП. Разные зоны КБП принимают разл. участие в осуществлении целостной функции организма (напр., для выполнения двигат. функции особенно важны передние отделы КБП). Вместе с этим любая целостная функция организма, имеющая приспособит. характер, является продуктом деятельности мн. мозговых систем.

● Кортикальная регуляция висцеральных функций, Л., 1980.

КОРТИКА́ЛЬНАЯ РЕА́КЦИЯ (от лат. cortex — кора, скорлупа), изменения поверхностного (кортикального) слоя яйца в ответ на активирующее воздействие. Распространяется волнообразно во все стороны от места контакта сперматозоида с плазматич. мембраной яйца или от места приложения искусств. воздействия, вызывающего активацию яйца (напр., укола иглой). Видимым проявлениям К. р. предшествует латентный период, в течение к-рого по кортикальному слою распространяется волна возбуждения (импульс активации). Затем у животных, в яйцах к-рых имеются кортикальные тельца, наступает видимая фаза К. р.: содержимое этих телец выделяется из яйца и оводняется, что приводит к отделению яйцевой оболочки от поверхности цитоплазмы и образованию перивителлинового пространства. К. р. охватывает всю поверхность яйца у морских ежей за 10—90 с, у осетровых рыб за 2—5 мин (в зависимости от темп-ры), распространяясь со скоростью до 12 мкм/с у морских ежей и до 27 мкм/с у рыб. К. р. играет важную роль в защите яйца от проникновения в него сверхчисленных сперматозоидов (сперматозоиды агглютинируют при контакте с перивителлиновой жидкостью). Воздействия, тормозящие К. р., приводят к полиспермии. В результате К. р. и выделения из яйца веществ, локализованных в более глубоких слоях цитоплазмы, изменяются свойства яйцевых оболочек и вокруг оплодотворённого яйца создаётся среда, благоприятная для его развития.







Последовательные стадии кортикальной реакции (схема): *1* — зрелое яйцо до начала реакции; *2* — выделение содержимого кортикальных телец; *3* — содержимое кортикальных телец выделено, образовалось перивителлиновое пространство; *жг* — желточные гранулы; *кт* — кортикальные тельца; *м* — митохондрии; *мв* — микроворсинки; *пп* — перивителлиновое пространство; *яо* — яйцевая оболочка.

КОРТИКА́ЛЬНЫЕ ТЕЛЬЦА́, специфические органоиды яиц животных, располагающиеся в поверхностном (кортикальном) слое цитоплазмы. В зависимости от консистенции содержимого К. т. наз. кортикальными гранулами или альвеолами. Обнаружены у кольчатых червей, двустворчатых моллюсков, ракообразных, иглокожих, кишечнодышащих, ланцетника, круглоротых, у осетровых и костистых рыб, земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих. К. т. округлые или овальные, иногда неправильной формы, диам. от 0,5—2 мкм (гранулы иглокожих и млекопитающих) до 5—40 мкм (альвеолы костистых рыб). Содержат кислые или нейтральные полисахариды и белки. Развиваются из пузырьков комплекса Гольджи в период большого роста ооцита. При активации яйца выделяют своё содержимое под оболочку, участвуя, т. о., в образовании перивителлинового пространства.

КОРТИКОСТЕРО́ИДЫ, гормоны позвоночных, вырабатываемые корой надпочечников и обладающие выраженным действием на водно-солевой (*минералокортикоиды*), углеводный и белковый (*глюкокортикоиды*) обмен. По химич. природе — стероиды, являющиеся производными тетрациклич. углеводорода прегнана. Осн. К. — глюкокортикоиды гидрокортизон (кортизол), кортикостерон, кортизон и минералокортикоид альдостерон. В разных сочетаниях глюкокортикоиды образуются в пучковой и сетчатой зонах коры надпочечников у всех классов позвоночных, минералокортикоиды — в клубочковой зоне, синтезируются не у всех позвоночных (напр., альдостерон впервые появляется только у четвероногих). В крови К. связаны с белками плазмы (транскортином и альбумином). Метаболич. превращения К. происходят в осн. в печени. Продукты метаболизма выводятся гл. обр. с мочой. Биосинтез и секреция К. в организме регулируются

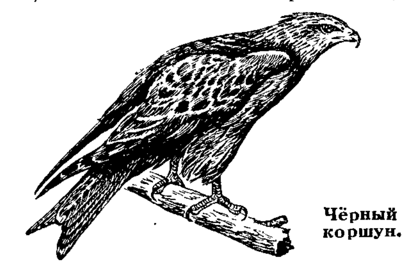
адренокортикотропным гормоном (АКТГ). Секреция АКТГ и соответственно К. увеличивается под влиянием неблагоприятных воздействий (стресс) и т. о. обеспечивает адаптацию организма к изменившимся условиям внеш. среды. Препараты К. применяются в медицине.

● См. лит. при ст. *Гормоны*.

КОРТИКОСТЕРО́Н, стероидный гормон позвоночных, вырабатываемый корой надпочечников (кортикостероид) и обладающий выраженной глюкокортикоидной активностью. У мн. грызунов, пресмыкающихся и земноводных К.— единств. *глюкокортикоид*. Является промежуточным соединением при биосинтезе в организме альдостерона.

КОРТИКОТРОПИ́Н, адренокортикотропный гормон, АКТГ, гормон позвоночных, вырабатываемый базофильными клетками передней части аденогипофиза; стимулирует рост коры надпочечников и образование в ней гормонов — кортикостероидов (гл. обр. глюкокортикоидов). К.— пептид, состоящий из 39 аминокислотных остатков. Мол. м. 4500. Биол. активность К. обусловлена фрагментом из 24 аминокислотных остатков, к-рый примыкает к аминному концу молекулы и мало отличается у всех изученных видов позвоночных. Остальные 15 аминокислотных остатков варьируют у разных видов животных (видоспецифичны) и определяют иммунологич. свойства К. К. стимулирует также секрецию меланотропина, активирует липазу жировой ткани и повышает выход свободных жирных к-т из жировых депо в кровь. Секреция К. регулируется рилизинг гормоном (кортиколиберином) гипоталамуса. При мобилизации защитных сил организма синтез К. усиливается.

КО́РШУНЫ (*Milvus*), род ястребиных. Дл. до 70 см. Хвост с вырезкой на вершине. 2 вида, в Евразии, Африке и Австралии; оба есть и в СССР. Чёрный К. (*M.*



Чёрный коршун.

korschun) распространён широко (исключая Крайний Север), обитает в лесах, степях и полупустынях, особенно близ водоёмов. Красный К. (*M. milvus*) — на Ю.-З. страны и в Закавказье. Гнёзда на деревьях и обрывах, иногда недалеко от жилья. В кладке обычно 2—3 яйца, иногда до 5. Добычу (грызунов, ящериц, лягушек, падаль и отбросы) высматривают паря в воздухе; иногда нападают на птиц. Красный К. редок, в Красной книге СССР.

КО́РЮШКОВЫЕ (Osmeridae), семейство рыб отр. лососеобразных. Дл. до 35 см, масса до 350 г. Спинной плавник короткий (7—14 лучей), расположен над брюшными плавниками. Боковая линия неполная. 6 родов, не менее 10 видов. Обитают в водах Сев. полушария. В СССР —3 рода: собственно корюшки (*Osmerus*) — в басс. Атлантич., Сев. Ледовитого и Тихого океанов, малоротые корюшки (*Hypomesus*) — в опреснённых участках Северного м. и дальневост. морей, и мойвы — в Баренцевом, Беринговом и дальневост. морях. Все К. стайные рыбы. Морские, проходные и пресноводные; последние — в озёрах Сев. Европы (в СССР — басс. Балтийского м. и Верх. Волги). Питаются ракообразными, мелкой рыбой. Нерест в реках и ручьях, на течении. Икру откладывают на камни, гальку и растения.

Европейская корюшка (*O. eperlanus*) дл. до 30 см, прибрежная проходная рыба, встречается обычно вблизи устьев рек, изолир. озёрные популяции обитают в Скандинавии и Европ. части СССР. Во время нереста самцы приобретают характерный брачный наряд (у самок он менее выражен), способствующий образованию брачных пар; рыбы теряют осторожность и становятся лёгкой добычей хищников, их можно ловить руками, вычерпывать сачком и т. д. Жилая пресноводная форма европейской корюшки (*O. e. spirinchus*) — снеток, дл. до 10 см. Плодовитость от 2 тыс. икринок (у снетков) до 100 тыс. (у крупных проходных К.). Объект промысла, разведения и акклиматизации. См. рис. 26 в табл. 34.

КОСА́ТКА (*Orcinus orca*), морское млекопитающее подсем. дельфинов. Единств. вид рода. Дл. до 10 м, масса до 8 т. Окраска чёрно-белая, контрастная, крупнопятнистая, расчленяющая общий силуэт тела, возможно, служит ориентиром для др. особей вида. Грудные плавники тупые и широкие, спинной плавник высокий (до 1,7 м у самцов и 0,9 м у самок). К.—космополит, распространена от Арктики до Антарктики. Многочисленна по всему ареалу. Развивает скорость до 55 км/ч. Беременность ок. 16 мес. Новорождённый дл. до 2,8 м. Продолжительность жизни до 35 лет. Единств. настоящий хищник из китообразных: питается рыбой и головоногими моллюсками, нападает также на мор. млекопитающих (дельфины, тюлени и др.). Для человека не опасна, в неволе послушна, легко обучается. См. рис. 19 в табл. 39.

КОСА́ТКОВЫЕ (Bagridae), семейство пресноводных рыб отр. сомообразных. Дл. от 20 см до 1 м, обычно не более 50 см. Тело голое, часто покрыто ядовитой слизью. На рыле 4 пары усиков. В спинном и грудном плавниках мощные зазубренные колючки, есть жировой плавник. 15 родов, много видов, в водоёмах Африки, Юж., Юго-Вост. и Вост. Азии; в СССР — 2 рода, 4 вида, в пресных водах Д. Востока. Нерест у К. в середине лета. Созревают на 3—5-м году. Плодовитость от 1 тыс. до 100 тыс. икринок. Косатка-скрипун (*Pseudobagrus fulvidraco*) и косатка-плеть (*Liocassis ussuriensis*) откладывают икру в норки, вырытые самцами в глинистом берегу, др. виды — на растения или в грунт. Питаются беспозвоночными и рыбой. Уколы их колючек болезненны (из за ядовитой слизи, попадающей в рану). Крупные К.— объект местного промысла, мелкие виды разводят в аквариумах. См. рис. 4 при ст. *Сомообразные*.

КОСМИ́ЧЕСКАЯ БИОЛО́ГИЯ, отрасль биологии, изучающая действие различных факторов космич. пространства на живые организмы. В задачи К. б. входит также разработка методов биол. исследований и средств обеспечения жизнедеятельности земных организмов в условиях космич. полёта (экология искусств. биол. систем). Первые данные о влиянии условий космич. полёта на живые организмы, прежде всего кратковременной (8—10 мин) невесомости, были получены в экспериментах, проведённых в СССР в кон. 40-х — нач. 50-х гг. на ракетах, запущенных на выс. 110—450 км. Систематич. исследования сов. учёных в области К. б. начались в 1957 с полёта собаки Лайки на 2-м искусств. спутнике Земли, а затем на кораблях-спутниках с возвращением животных на Землю. Эти эксперименты, позволившие оценить влияние условий космич. полёта на живые организмы, а также испытать и отработать системы жизнеобеспечения в кабине космич. корабля, привели к выводу, что полёт человека в космос возможен.

В космич. полёте на организм действуют разл. неблагоприятные факторы. Они могут быть связаны с физич. состоянием космич. пространства (высокая разреженность среды и ионизирующая радиация, препятствующие пребыванию в открытом космосе без защитного костюма, и др.), с особенностями полёта летат. аппарата (шумы, вибрация, ускорение, невесомость) и с условиями жизни в кабине космич. корабля (искусств. атмосфера, ограничение движений, эмоциональное напряжение и др.). Поэтому важнейшее направление в К. б. — исследование воздействия этих факторов на живые организмы как в отдельности, так и в их совокупности. Эти исследования проводят на Земле путём моделирования разл. факторов и условий, а также в реальных условиях космич. полёта. В 1966—79 были проведены комплексные эксперименты продолжительностью от 18 до 22 сут на биоспутниках «Космос» с 37 биол. объектами (гл. обр. белыми крысами). Изучали влияние т. н. чистой невесомости (гл. обр. структурные изменения в мышечной, кровеносной, пищеварит. и др. системах организма, функционирование к-рых связано с воздействием земной силы тяжести), а также комбинированное влияние невесомости и радиации. Было показано, что развитие неблагоприятных изменений, возникающих в организме под влиянием невесомости, может быть в значит. мере предотвращено с помощью создания искусств. силы тяжести. Изучены также отдалённые последствия действия факторов космич. полёта (напр., продолжительность жизни животных, побывавших в космосе, оказалась не меньше, чем контрольных). Полученные результаты пополнили знания о механизмах адаптации живых организмов к условиям невесомости, о роли гравитации в осуществлении фундаментальных биол. процессов — клеточного деления, передачи наследств. информации, роста и развития организмов. Был осуществлён также полный цикл развития растений в условиях невесомости. Эти данные позволили обосновать рекомендации по медико-биол. обеспечению длит. пилотируемых космич. полётов и прогнозировать дальнейшее увеличение их продолжительности.

Возможности существования, распространения, особенности эволюции живой материи во Вселенной изучает одно из направлений К. б.— *экзобиология*.

● Биологические исследования на биоспутниках «Космос», М., 1979; Влияние динамических факторов космического полета на организм животных, М., 1979; Проблемы космической биологии, т. 1—52—, М., 1962—85—; Газенко О. Г., Космическая биология и медицина: вчера и сегодня, «Земля и Вселенная», 1983, № 5.

КОСМО́ИДНАЯ ЧЕШУЯ́, разновидность ганоидной чешуи, характерная для кистепёрых (в т. ч. латимерии) и двоякодышащих рыб. Наруж. поверхность К. ч. образована сплошным слоем тесно сомкнутых кожных зубов из видоизменённого дентина — космина.

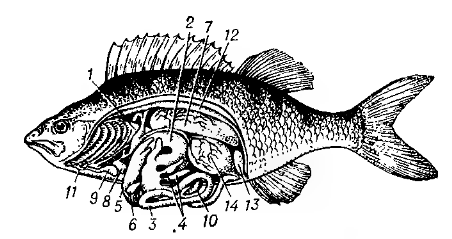
КОСМОПОЛИ́ТЫ (от греч. kosmopolítēs — гражданин мира), виды (или др.

таксоны) растений и животных, встречающиеся на б. ч. обитаемых областей Земли. Космополитных видов немного. Среди растений это водные и болотные (виды ряски, рдеста, рогоза) или сорняки — спутники человека (подорожник большой, пастушья сумка, мятлик однолетний, птичья гречишка и др.), среди животных — комнатная муха, городской воробей, серая крыса и др. Чаще К. являются таксоны высшего, чем вид, ранга. К К. среди животных относятся, напр., коловратки, тихоходки, пресноводные ракообразные, среди растений злаки (см. карту к ст. *Ареал*) и сложноцветные. Ср. *Эндемики*.

КОСТЁР (*Bromus*), род злаков. Однолетние травы с многоцветковыми колосками, собранными в метёлку. Цветки анемофильные или самоопыляющиеся. Ок. 25 видов, во внетропич. поясах Евразии и Африки, но преим. в странах Средиземноморья, занесены на др. континенты; в СССР — 17 видов. Многие играют заметную роль в растительности равнинных и нагорных степей и полупустынь, в т. ч. К. растопыренный (*B. squarrosus*), К. японский (*B. japonicus*) и др. К. ржаной (*B. secalinus*) — сорняк в посевах ржи. Мн. виды — кормовые растения весенних сенокосов и пастбищ. С родом К. раньше объединяли роды кострец (*Bromopsis*) и неравночешуйник (*Anisantha*).

КОСТИ́СТЫЕ РЫ́БЫ (Teleostei), инфракласс лучепёрых рыб. Известны с сер. триаса, с верхнего мела доминируют среди рыб (ок. 96% всех видов). Филогения К. р. во многом остаётся спорной. Возможно, К. р. представлены 4 независимыми линиями: 1) тарпонообразными, угреобразными, мешкоротообразными и спиношипообразными; 2) сельдеобразными; 3) араванообразными и мормирообразными; 4) лососеобразными и др. отрядами, произошедшими от них. Дл. от 1 см до 5 м. Осевой скелет К. р. полностью окостеневший. Чешуя костная — циклоидная (гладкая) или ктеноидная (с шипиками), иногда её нет. Брюшные плавники абдоминальные (на брюхе), торакальные (на груди) или югулярные (на горле). Хвостовой плавник обычно гомоцеркальный. В плавниках колючки (у высших К. р.). Анальное и мочеполовое отверстия обычно позади брюшных плавников. Обычен плават. пузырь, иногда вторично отсутствует. Есть луковица аорты, артериальный конус сохраняется только у более древних форм. Спирального клапана в кишечнике обычно нет. 33 отр. с 420 сем., ок. 20000 совр. видов. Морские и пресноводные рыбы, обитают почти во всех водоёмах Земли (в СССР — св. 1000 видов). Раздельнополые, нек-рые — гермафродиты. Оплодотворение обычно наружное. Нек-рые К. р. живородящие.

КО́СТНЫЕ РЫ́БЫ (Osteichthyes), класс позвоночных животных, наиб. многочисленная группа совр. рыб. Известны с нижнего девона. Дл. от 0,7—1,1 см до 5—7 м, иногда более, масса до 1,5 т. Внутр. скелет обычно б. или м. окостеневший, а если хрящевой, то не обызвествлённый. Всегда есть кожные кости. Чешуя ганоидная, космоидная или костная (циклоидная или ктеноидная). Лопасти плавников поддерживаются хрящевыми или костными лучами. Жабры не разделены перегородкой, жаберные щели прикрыты крышкой. Плават. пузырь у нек-рых вторично отсутствует. Спиральный клапан в кишечнике и артериальный конус сердца только у древних групп. Оплодотворение, как правило, наружное, есть и живородящие формы. Осморегуляция у пресноводных и морских К. р. принципиально различна: первые выводят избыток воды через жабры и кожу, вторые освобождаются от избытка солей через почки и жабры. Широкий диапазон осморегуляц. процессов позволяет К. р. жить в водоёмах с разл. солёностью, проходные К. р. могут переходить из мор. воды в пресную и наоборот. 2 подкласса: лопастепёрые и лучепёрые рыбы (последние включают костистых рыб, составляющих осн. массу современных видов рыб).



Внутренние органы костной рыбы (речной окунь): *1* — пищевод; *2* — желудок: *3* — кишечник; *4* — пилорические придатки; *5* — печень; *6* — жёлчный пузырь; *7* — плавательный пузырь; *8* — предсердие и *9* — желудочек сердца; *10* — селезёнка; *11* — жабры; *12* — почки; *13* — мочевой пузырь; *14* — яичник.

КО́СТНЫЙ МОЗГ (medulla ossium), ткань, заполняющая полости костей у позвоночных. Различают красный К. м. с преобладанием кроветворной миелоидной ткани, осн. кроветворный орган, и жёлтый — с преобладанием жировой ткани. Красный К. м. сохраняется в течение всей жизни в рёбрах, грудине, костях черепа, таза, позвонках, в эпифизах трубчатых костей. У человека он составляет ок. 1,5% массы тела. С возрастом кроветворная ткань в трубчатых костях замещается жировой (жёлтым К. м.). В состав красного К. м. входят стволовые кроветворные клетки (не более 0,1% всех клеток), дающие начало всем формам кровяных и лимфоидных клеток. Основу К. м. составляет ретикулярная ткань. Интенсивность кроветворения в К. м. может резко увеличиться, напр. при значит. убыли клеток крови вследствие кровопотери или разрушения значит. части клеток К. м. Нек-рые воздействия (ионизирующее излучение и др.) подавляют деятельность К. м., в частности развитие стволовых кроветворных клеток. Поэтому состояние К. м. — один из гл. факторов, определяющих резистентность (устойчивость) организма к таким воздействиям.

КОСТЬ (os, ossis), основной элемент скелета позвоночных. Костная ткань — разновидность соединит. ткани, состоит из клеток и минерализованного межклеточного вещества. Клетки: *остеоциты*, полностью замурованы в межклеточном веществе, контактируют отростками друг с другом, обеспечивают в К. обмен веществ (белков, воды и ионов); *остеобласты* — ростковые клетки, в зонах костеобразования; *остеокласты*, обеспечивают резорбцию (рассасывание) К. Совместное действие остеобластов и остеокластов лежит в основе периодич. перестройки К. при их росте и изменении функц. нагрузки. Межклеточное вещество представлено коллагеновыми (оссеиновыми) волокнами и основным веществом. Коллаген костной ткани отличается от коллагена, напр., хряща большим кол-вом специфич. полипептидов. Осн. вещество состоит гл. обр. из гликопротеидов и протеогликанов. Минер. компонент образован в осн. кристаллами апатита, а также сульфата и карбоната кальция. Ион кальция в кристаллах может быть заменён ионами радия, стронция, бария, а гидроксильный — ионом фтора. Минерализация К. обусловливается особенностями гликопротеидов костной ткани и активностью остеобластов. Различают грубоволокнистую и пластинчатую костную ткань. В первой (имеется у зародышей, а у взрослых организмов — только в области черепных швов и местах прикрепления сухожилий) волокна идут неупорядоченно, во второй (К. взрослых организмов) волокна, сгруппированные в отдельные пластины, строго ориентированы и образуют структурные единицы — *остеоны*.

К. (как элементы скелета) бывают длинные, или трубчатые (напр., бедренная), плоские, или широкие (напр., грудина), короткие (напр., позвонки). В трубчатых К. различают ср. часть — диафиз и два конца — эпифизы. Диафизы образованы компактным веществом, а эпифизы трубчатых К., тела плоских и коротких — губчатым. В полости внутри диафиза и в ячейках губчатого вещества находится костный мозг. Снаружи и со стороны костномозговой полости К. покрыта соединительнотканными оболочками — периостом, или надкостницей, и эндостом. Компактное вещество диафизов образовано системой пластин толщ. 4—15 мкм, образующих слои: наруж. генеральных пластин, обращённый к периосту, откуда в него проникают кровеносные сосуды и нервы по лишённым собственной стенки фолькмановским каналам; слой остеонный, придающий К. особую прочность, и слой внутр. генеральных пластин.

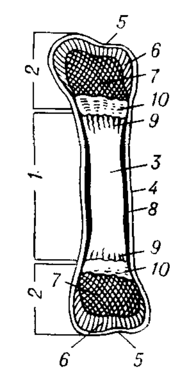
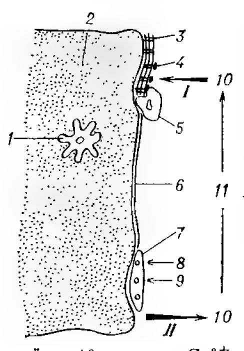


Схема строения трубчатой кости: *1* — диафиз; *2* — эпифизы; *3* — костномозговая полость; *4* — надкостница; *5* — надхрящница; *6* — суставной хрящ; *7* — губчатое костное вещество; *8* — компактное костное вещество; *9* — эндохондральная (возникшая внутри хряща) кость; *10* — пластинка роста.



Факторы, влияющие на образование и резорбцию кости (схема): *I* — образование кости; *II* — резорбция кости; *1* — остеоцит; *2* — минеральный компонент кости — $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$; *3* — коллагеновые волокна; *4* — центры кристаллизации; *5* — остеобласт; *6* — агенты, препятствующие кристаллизации; *7* — остеокласт; *8* — кальцитонин; *9* — гормон околощитовидных желёз; *10* — ионы Ca^{2+}, PO_4^{3-}; *11* — пересыщенный раствор ионов в плазме крови.

К.— депо кальция и фосфора, фиксация и мобилизация к-рых регулируются гормонами кальциотонином и паратгормоном, контролирующими содержание ионов кальция в плазме крови и резорбтивную активность остеокластов. В эмбриогенезе К. развивается с помощью остеобластов либо непосредственно из мезенхимы путём выделения остеогенных островков (т. н. вторичные, или покровные, К.), либо на месте хрящевого зачатка со стороны надкостницы, а затем и костномозговой полости (т. н. первичные, или замещающие, К.). Благодаря взаимосвязанным процессам разрушения и созидания костная ткань обладает высокой способностью к регенерации. К. как органы постоянно перестраиваются, приспосабливая свои механич. свойства к изменяющейся функц. нагрузке.

● Механизмы регенерации костной ткани, пер. с англ., М., 1972; Фриденштейн А. Я., Лалыкина К. С., Индукция костной ткани и остеогенные клетки-предшественники, М., 1973; Торбенко В. П., Касавина Б. С., Функциональная биохимия костной ткани, М., 1977; Vaughan J., The physiology of bone, 2 ed., Oxf., 1975.

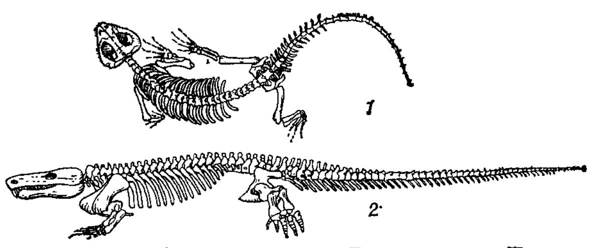
КОСТЯ́НКА (drupa), сочный плод с резкой дифференциацией слоёв околоплодника: тонкий кожистый внеплодник, сочный межплодник и одревесневший внутриплодник, заключающий семя и образующий косточку. К. может быть апокарпной из одного плодолистика (вишня, слива, абрикос, персик) или ценокарпной однокосточковой (калина, кизил) и многокосточковой (крушина, бузина, бархат амурский). Известны и сухие К. с кожистым (миндаль, грецкий орех) или волокнистым (кокосовая пальма) межплодником.

КОСТЯ́НКИ (Lithobiomorpha), отряд губоногих. Дл. 3—50 мм. У самок развиты половые ножки (гоноподы), служащие для захвата сперматофора при осеменении и откладки яиц. Внешне похожи на сколопендровых, но имеют 15 пар бегательных ног, как у мухоловок. Ок. 800 видов, распространены широко, кроме пустынь; в тундрах и у вечных снегов в горах К.— единств. представители многоножек. В СССР — ок. 130 видов. Влаголюбивы, очень подвижны. Откладывают одиночные яйца, нередко в земляные коконы. Развитие с гемианаморфозом. Укусы К., смертельные для беспозвоночных, для человека не опасны. В Европ. части СССР широко распространена многоножка-камнелаз (*Lithobius forficatus*), дл. до 35 мм. См. рис. 9 при ст. *Многоножки*.

КОСУ́ЛЯ, дикая коза (*Capreolus capreolus*), млекопитающее сем. оленевых. Единств. вид рода. У самцов рога с 3 отростками, реже с 4. Хвост короткий, скрыт в волосах. Окраска летом рыжая, зимой серая. Белые волосы у корня хвоста образуют «зеркало». Дл. тела до 150 см, масса до 60 кг. Распространена К. в Евразии, в СССР — от Прибалтики до Д. Востока, на С.— до 60° с. ш. Населяет разрежённые леса и предгорные степи. 2 подвида: европейская К. (*C. c. capreolus*) и сибирская (*C. c. pygargus*). Гон во 2-й половине лета, в помёте 2—3 детёныша. Объект промысла. См. рис. 4 при ст. *Оленевые*.

● Тимофеева К. К., Косуля, Л., 1985.

КОТИЛОЗА́ВРЫ (Cotylosauria), подкласс вымерших наиболее древних и примитивных пресмыкающихся. Известны



Котилозавры: сверху — никтифрурет (*Nyctiphruretus acudens*); внизу — лимноцелис (*Limnoscelis paludis*).

с середины карбона до триаса из Евразии, Сев. и Юж. Америки, Африки, Антарктиды. Размеры от 20—30 см до 3—3,5 м. Крыша черепа сплошная, как исключение — небольшое височное окно; нёбные зубы; конечности короткие и массивные, шея короткая, обычно всего из 2 позвонков. Большинство насекомоядные, но многие стали растительноядными и плотоядными. 2 отр., объединяющие 4 подотряда, в т. ч. проколофонов и парейазавров; ок. 10 сем., ок. 80 родов, св. 100 видов (разл. авторы дают разные системы группы). Руководящие ископаемые.

КОТИ́НГОВЫЕ (Cotingidae), семейство тираннов. Дл. 10 -50 см. Древесные птицы, очень разнообразные по величине, внеш. виду и повадкам. У нек-рых К. на голове голые мясистые выросты или горловые мешки (служат резонаторами крика, издаваемого в брачный период). Оперение у многих яркое. 94 вида, 33 рода, в т. ч. звонари (*Procnias*) и скалистые петушки (*Rupicola*). Распространены на крайнем Ю. США и в тропич. лесах Центр. и Юж. Америки. Гнездятся в дуплах, на деревьях или в гнёздах, прилепленных к скалам. Насиживает только самка. В кладке 1—6 яиц. Питаются плодами, насекомыми. 4 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП. См. рис. 3, 4 в табл. 46.

КОТЛА́ССИЯ (*Kotlassia prima*), вымершее земноводное подкласса батрахозавров. Известна из поздней перми Вост. Европы (СССР, р. Сев. Двина, близ г. Котлас). На спине панцирь из костных пластинок; зубы некрупные, клыков нет. Дл. до 125 см. К. была водным рыбоядным животным.

КОФА́КТОРЫ, соединения небелковой природы, необходимые для проявления макс. активности мн. ферментов, — *коферменты* и активаторы ферментов (катионы или анионы).

КОФЕИ́Н, алкалоид, содержащийся в семенах кофейного дерева, листьях чайного куста, орехах кола и др.; производное пурина. Оказывает стимулирующее влияние на ЦНС, особенно на функции высших её отделов. К. облегчает восприятие, улучшает функции органов чувств, повышает двигат. активность, умств. и физич. работоспособность, уменьшает усталость и сонливость. По-видимому, стимулирующий эффект К. на ЦНС осуществляется в осн. за счёт повышения чувствительности центр. катехоламинергич. рецепторов. Установлено также, что К. ингибирует фермент фосфодиэстеразу и тем самым повышает в клетках уровень цАМФ, к-рый стимулирует выход ионов Ca^{2+} из саркоплазматич. ретикулума, что сопровождается повышением возбудимости клеток. К. стимулирует также сосудодвигат. центр и оказывает сосудорасширяющее действие.

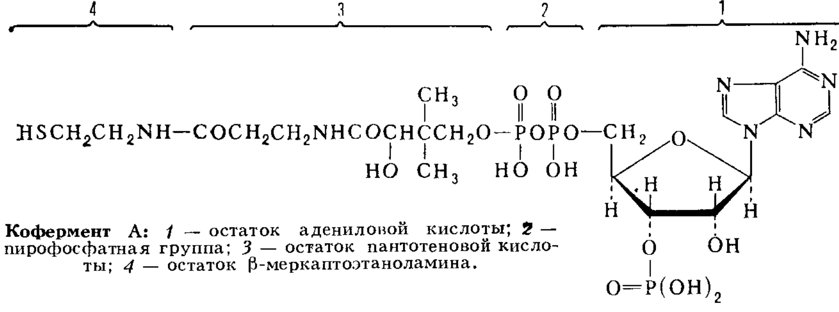
КОФЕ́ЙНОЕ ДЕ́РЕВО, кофе (*Coffea*), род растений сем. мареновых. Вечнозелёные или листопадные деревья и кустарники с супротивными цельными листьями. Цветки 5—7-членные, с воронковидным белым венчиком, душистые. Плод — ягода, красная или фиолетово-синяя, диам. 1—1,5 см, с двумя семенами в сочной мякоти. Ок. 40 видов, в тропиках Вост. полушария, преим. в Африке. Семена нек-рых видов содержат 0,6—2,7% кофеина и используются для приготовления тонизирующего напитка — кофе. Наибольшее экономич. значение имеет К. д. аравийское (*C. arabica*); образует заросли в Эфиопии в речных до-

Кофейное дерево аравийское: *а* — цветущая ветвь; *б* — ветвь с плодами.

линах Абиссинского нагорья на выс. 1000—2000 м. Введено в культуру в 14—15 вв. на Аравийском п-ове, затем культура его распространилась в тропиках др. континентов. Более половины мировой продукции даёт Бразилия. В районах с наиболее жарким климатом выращивается К. д. конголезское, или канефора (*C. canephora*), происходящее из басс. р. Конго и используемое гл. обр. для произ-ва растворимого кофе.

КОФЕРМЕ́НТ А, КоА, кофермент, состоящий из нуклеотида аденозин-3′,5′-дифосфата и β-меркаптоэтиламида пантотеновой к-ты; участвует в переносе ацильных групп (кислотных остатков), связывающихся с сульфгидрильной группой КоА высокоэнергетич. ацилтиоэфирной связью. Образование ацилпроизводных КоА требует затрат энергии и сопряжено с расщеплением АТФ или окислительными процессами (напр., окислением кетокислот). Участвует более чем в 60 ферментативных реакциях: окисления и синтеза жирных к-т, синтеза ацетилхолина, липидов, порфиринов и мн. др. соединений, окисления продуктов распада углеводов, обмена аминокислот и др. Важнейшее ацилпроизводное КоА — ацетил-КоА, занимающий центр. место на пересечении путей окислит. распада и синтеза разл. веществ. См. рис. на стр. 289.

КОФЕРМЕ́НТЫ (от лат. со- — вместе и *ферменты*), коэнзимы, органические соединения небелковой природы, входящие в состав активного центра нек-рых ферментов. Соединяясь с апоферментом, К. образуют каталитически активный комплекс — т. н. холофермент. Мн. К. легко отделяются от белковой молекулы и служат переносчи-



Кофермент А: *1* — остаток адениловой кислоты; *2* — пирофосфатная группа; *3* — остаток пантотеновой кислоты; *4* — остаток β-меркаптоэтаноламина.

ками отд. атомов или групп атомов, отщепляемых ферментом от субстрата. Прочно связанные с белком К. наз. простетич. группой. Большинство К.— производные витаминов, поэтому отсутствие последних в пище человека и животных приводит к недостаточной активности нек-рых ферментов и вызывает нарушения обмена веществ.

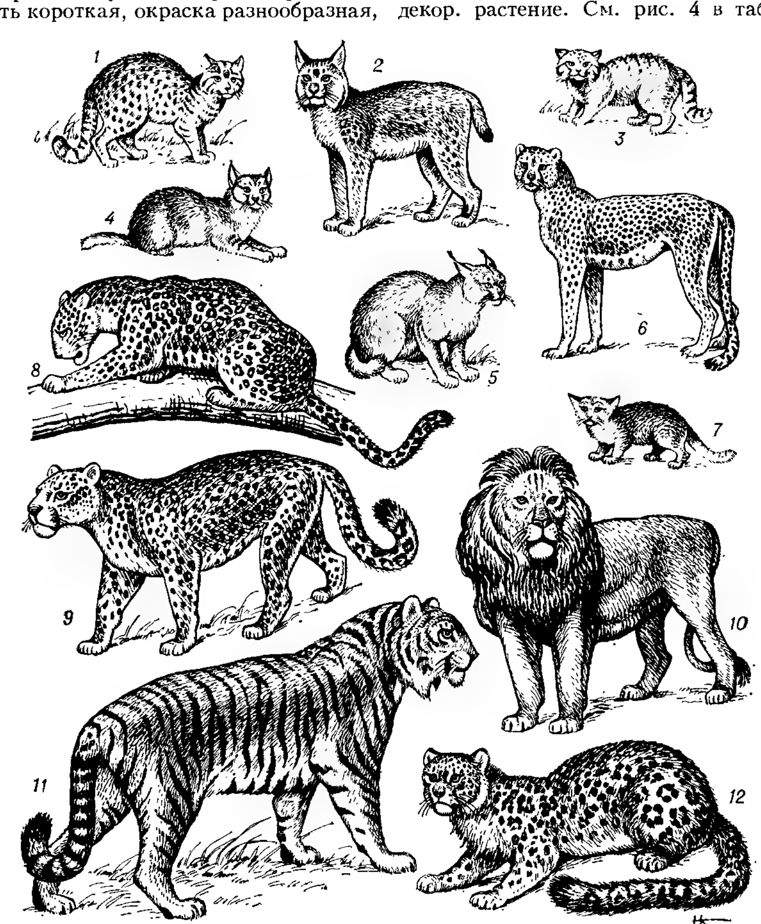
КО́ХИЯ, п р у т н я к (*Kochia*), род полукустарников или однолетних трав сем. маревых. Листья б. ч. опушённые. Цветки чаще обоеполые, анемофильные. Околоцветник остаётся при плодах, образуя крыловидные или бугорчатые выросты. Ок. 90 видов, гл. обр. в Австралии, а также на Ю. Европы, в умеренных поясах Азии, в Африке и на З. Сев. Америки. В СССР — 11 видов, в степях, полупустынях и пустынях, часто на засолённых почвах. К. стелющаяся, или изень (*K. prostrata*), — полукустарник с приподнимающимися ветвями, служит кормом для верблюдов, овец, коз и кр. рог. скота. К. веничная (*K. scoparia*) — сильно ветвистый однолетник, сорное и рудеральное растение, идёт на веники (отсюда назв.); декор. растение.

КОЧЁВКИ, относительно недалёкие и краткосрочные передвижения животных в поисках пищи, мест отдыха и пр. При К., в отличие от миграции, область, в к-рую животные перемещаются, соприкасается или частично перекрывается областью, где они находились до начала передвижения. Как правило, животные откочёвывают из мест размножения в места зимовок. Обычно К. приурочены к определ. сезону года, а иногда к часам суток (насекомые перемещаются из одного яруса растительности в другой, водные беспозвоночные — с одной глубины на другую). К. особенно характерны для горных птиц и млекопитающих. У мн. птиц (скворцы) К. предшествуют сезонным перелётам, у других (грачи) — могут заменять перелёты.

КОЧЕДЫ́ЖНИК (*Athyrium*), род папоротниковидных сем. асплениевых (Aspleniaceae) порядка циатейных (Cyatheales). Наземные крупные растения с толстыми, короткими, вертикальными, реже с ползучими корневищами, покрытыми ланцетными коричневыми чешуями. Листья тонкие, от дважды- до многократноперистораздельных, собраны в пучок. Сорусы удлинённые, округлые или изогнутые. Ок. 200 видов, в лесах умеренной зоны Сев. полушария и в высокогорьях тропиков; в СССР ок. 12—13 видов. Широко известен К. женский, или *папоротник женский*. Мн. виды — декор. и лекарств. растения.

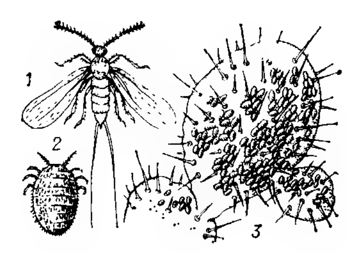
КОША́ЧЬИ (Felidae), сем. отр. хищных. Известны с верхнего олигоцена. Размеры от небольших (мелкие кошки) до крупных (лев). Голова округлая, хвост, как правило, длинный. Конечности относительно длинные, пальцеходящие, передние — 5-палые (1-й палец маленький, расположен высоко), задние — 4-палые. Когти у всех (исключая гепарда) втяжные, большие, изогнутые. Типичные хищники: у большинства хорошо развиты клыки, коренные зубы с острыми гребнями. Шерсть короткая, окраска разнообразная, иногда яркая. Обычно выделяют 36 совр. видов, 4 рода: большие кошки, кошки, снежные барсы и гепарды (в двух последних по 1 виду). Распространены на всех континентах, отсутствуют в Австралии, Антарктиде, на о-вах Нов. Гвинея, Мадагаскар, Сулавеси, Гренландия и на нек-рых океанических. В СССР — все 4 рода (11 видов). Большинство раз в год рождает 1—7 детёнышей, обычно 2—4. Добычу подстерегают или скрадывают, догоняют редко. Большинство размножается в неволе. Мн. К.— объект пушного промысла, нек-рые вредят животноводству. Ранее гепарда и каракала приручали и использовали для охоты. В Красных книгах МСОП (14 видов, 11 подвидов) и СССР (5 видов, 6 подвидов).

КОША́ЧЬЯ ЛА́ПКА (*Antennaria*), род растений сем. сложноцветных. Двудомные многолетние травы, реже полукустарнички, нередко мягко войлочноопушённые (отсюда назв.). Наряду с нормальным половым процессом имеет место апомиксис. Ок. 50 (по др. данным, ок. 100) видов, во внетропич. областях (кроме Африки); в СССР — ок. 10 видов. К. л. двудомная (*A. dioica*) — широко распространённый евразийский вид, растущий в лесной и тундровой зонах, в горах — до альп. пояса; лекарственное, иногда (наряду с неск. др. видами рода) декор. растение. См. рис. 4 в табл. 19.



Кошачьи: *1* — бенгальская кошка (*Felis bengalensis*); *2* — рысь (*Felis lynx*); *3* — манул (*Felis manul*); *4* — камышовая кошка (*Felis chaus*); *5* — каракал (*Felis caracal*); *6* — гепард (*Acinonyx jubatus*); *7* — барханная кошка (*Felis margarita*); *8* — леопард (*Panthera pardus*); *9* — ягуар (*Panthera onca*); *10* — лев (*Panthera leo*); *11* — тигр (*Panthera tigris*); *12* — снежный барс (*Uncia uncia*).

КОШЕНИ́ЛЬ (франц. cochenille, от исп. cochinilla, букв.— мокрица), общее назв. неск. видов насекомых подотр. кокцидовых из группы червецов. Наиб. известны 3 вида: польская К. (*Porphyrophora polonica*), в ср. полосе Европ. части СССР (на землянике, ясколке и др.); араратская К. (*P. hamelii*), в Армении (на кор-



Мексиканская кошениль: *1* — самец; *2* — самка; *3* — самки на кактусе.

ниях злаков), и мексиканская К. (*Dactylopius cacti*), к-рая широко культивировалась в Центр. Америке, Зап. Европе, Сев. Африке, Вост. Азии на кошенильном кактусе (*Nopalea cochenillifera*). Из самок К. получают красную краску — кармин. В 20 в. с развитием произ-ва синтетич. красителей культура К. сократилась. Польская и араратская К.— в Красной книге СССР.

КО́ШКИ (*Felis*), род кошачьих. Дл. тела 46—197 см, хвоста 15—91. Высота в крестце больше высоты в плечах. Когти полностью втяжные (исключая суматранскую кошку). 30 видов: оцелот, ягуарунди, камышовая кошка, дикая кошка, сервал, рысь, каракал, барханная кошка, манул, пума, дымчатый леопард и др. Распространены в Евразии, Африке, Сев. и Юж. Америке. В СССР — 7 видов. Спаривание сопровождается ожесточёнными драками и дикими криками самцов. У нек-рых 2 помёта в год. Детёныши (в помёте 1—7, обычно 3—4) родятся слепыми, беспомощными. Хищники, питаются мелкими позвоночными (грызунами, птицами), лишь суматранская К. (*F. planiceps*) — плодами, а кошка-рыболов (*F. viverrina*) — преим. рыбой. Объект промысла (мех малоценный, исключая мех рыси). Ливийский подвид дикой К.— предок домашней кошки, распространённой повсеместно. В Красных книгах МСОП (7 видов, 4 подвида) и СССР (3 вида, 1 подвид). См. рис. на стр. 289.

КОЭВОЛЮ́ЦИЯ (от лат. co- — с, вместе и *эволюция*), эволюционные взаимодействия организмов разных видов, не обменивающихся генетич. информацией, но тесно связанных биологически. Коэволюц. взаимоотношения связывают любой вид организмов с видами — ближайшими его партнёрами в биоценозе, напр. виды растений с питающимися ими растительноядными животными, паразитов с их хозяевами и т. п. Несмотря на кажущийся антагонизм подобных пар видов, в процессе К. складываются такие взаимоотношения, при к-рых виды-партнёры становятся в определ. смысле взаимно необходимыми. Напр., хищники, выбраковывая среди своих жертв неполноценных особей, становятся важными факторами регуляции их численности. Результатом К. являются взаимные адаптации (коадаптации) двух видов, обеспечивающие возможность их совместного существования и повышение устойчивости биоценоза как целостной биол. системы. Наиб. подробно изучена К. цветковых растений и опыляющих их животных (гл. обр. насекомых). Специфич. форма и окраска цветков, время цветения и т. д., а также особенности строения и поведения животных обеспечивают успешность поиска пыльцы и нектара на цветках определ. вида и их *опыление*.

КРА́БЫ, короткохвостые раки (Brachyura), раздел десятиногих подотр. Reptantia. Голова маленькая, скрыта в углублении под краем карапакса. Антеннулы и антенны короткие. Карапакс широкий, сплюснут в спинно-брюшном направлении. 1-я пара ходильных ног снабжена развитыми клешнями. Короткое брюшко симметрично и подогнуто под челюстегрудь. Брюшные конечности у самца (1—2 пары) превращены в копулятивный орган, у самки (4 пары) служат для вынашивания икры. Св. 4000 видов, преим. в тропиках. Обитают в морях, пресных водоёмах и на суше; в СССР — ок. 50 видов. Питаются падалью, беспозвоночными. Развитие с метаморфозом: из яйца выходит личинка зоеа, переходящая в метазоеа и мегалопу, а затем во взрослого К. Нек-рые способны менять окраску тела. Мн. К.— объект промысла. См. рис. 16 при ст. *Ракообразные*.

КРА́ВЧИКИ (*Lethrus*), род жуков сем. пластинчатоусых, относятся к группе навозников, но навозом не питаются. Дл. 10—30 мм, тело чёрное. Самцы имеют зубцы и отростки на челюстях («рога»), к-рые используют при драках между собой. Распространены в степной и пустынной зонах Евразии; в СССР — св. 60 видов, почти все в Азиат. части. Живут в земляных норках, питаются растениями, срезают и запасают их в норках, подготовленных для развития личинок. Вредят полевым культурам, особенно пропашным. В Европе 1 вид — головач, или европейский К. (*L. apterus*), дл. 15—24 мм, повреждает всходы с.-х. культур. См. рис. 16 в табл. 28.

КРАЕВИ́КИ, ромбовики, несколько близких семейств (Coreidae, Alydidae, Rhopalidae, Stenocephalidae) клопов. Дл. 5—18 мм (у К., обитающих в СССР). Ок. 2500 видов, распространены широко, наиб. многочисленны в тропиках; в СССР — ок. 100 видов. Питаются соком преим. генеративных органов бобовых, сложноцветных, злаков и др. растений. Ряд видов может повреждать люцерну, таран дубильный и др. В СССР обычен щавелевый К. (*Coreus marginatus*), дл. 12—15 мм, на щавеле и др. гречишных. См. рис. 11 в табл. 30 Б.

КРА́КСОВЫЕ (Cracidae), наиболее примитивные сем. курообразных. Дл. от 52 см до 1 м. Древесные птицы с длинным хвостом; пальцы длинные, когти загнутые, т. к. К., кормясь на земле, не разгребают подстилку, как др. курообразные. На голове часто хохол или гребень из перьев. 11 родов, 44 вида, в лесах Центр. и Юж. Америки. Большинство видов гнездится на деревьях. В кладке 2—4 крупных яйца. Преим. растительноядные. Нек-рые виды — объект охоты. 6 видов и 5 подвидов в Красной книге МСОП.

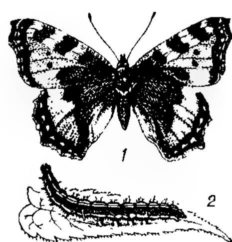
КРАНИА́ЛЬНЫЙ (от греч. kraníon — череп, голова), черепной, головной, относящийся к голове, к черепу, расположенный ближе к голове, к головному концу по продольной оси тела. Напр., К. верх. дуги в позвонке рыб — дуги, расположенные ближе к голове, чем следующая за ними пара дуг. Ср. *Каудальный*. См. рис. при ст. *Тело*.

КРАНИОЛО́ГИЯ (от греч. kraníon — череп и *...логия*), раздел анатомии, изучающий строение черепа человека и животных. В К. используют измерит. признаки (краниометрия), описательные (краниоскопия), изучают индивидуальные особенности строения с помощью определ. приборов, позволяющих получить изображение черепа в разл. плоскостях и проекциях (краниография). Данные К. широко используют в антропологии, в частности в расоведении и палеоантропологии. Всемирную известность получили работы М. М. Герасимова — восстановление по черепу лица ископаемых и совр. людей.

КРАПИ́ВА (*Urtica*), род одно- или многолетних трав сем. крапивных. Листья супротивные, обычно покрытые, как и стебли, жгучими волосками. 40—50 видов, преим. в умеренном поясе Сев. и (реже) Юж. полушарий, а также в тропиках; в СССР — 10 видов. Почти повсеместна многолетняя К. двудомная (*U. dioica*), несколько реже встречается однолетняя однодомная К. жгучая (*U. urens*). Жгучие волоски — вытянутые клетки с грушевидным расширением у основания, содержащим едкую жидкость; их верхние хрупкие части при прикосновении легко обламываются и острыми краями прокалывают кожу; содержимое клеток попадает в ранку, вызывая болезненное жжение. Листья К. богаты витаминами, хлорофилл из листьев используется как краситель в пищ. пром-сти. Лекарств. растение. Молодые побеги К. съедобны. К. используется на корм скоту.

КРАПИ́ВНИКОВЫЕ (Troglodytidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 9,5—22 см. Крылья короткие, летают К. мало, преим. лазают в кустах или буреломе. Для К. характерна манера держать хвост вверх. Оперение чаще буроватых тонов. 14 родов, 59 видов, в осн. в Юж. Америке и на Ю.-З. Сев. Америки. Нек-рые виды полигамы. Самцы мн. К. мелодично поют, у нек-рых видов поют и самки. Гнёзда в дуплах, расселинах скал, строениях или же на кустах; крытые, с боковым входом. Иногда самцы строят неск. гнёзд, к-рые не используют для гнездования. В кладке 2—10 яиц. Питаются насекомыми и пауками. Крапивник (*Troglodytes troglodytes*) — единственная из птиц амер. происхождения, заселившая почти всю Палеарктику, в СССР — в лесной зоне и горах (отсутствует в Центр. и Зап. Сибири). Дл. тела 10—12 см. Оперение серовато-бурое. Держится в густом подлеске или завалах бурелома в хвойных и листв. лесах; в горах Ср. Азии, на Командорских и Курильских о-вах в зарослях кустарника на скалах. В кладке 6—7 яиц. 2 вида и 3 подвида в Красной книге МСОП. См. рис. 9 в табл. 46.

КРАПИ́ВНИЦА (*Aglais urticae*), бабочка сем. нимфалид. Крылья в размахе до 50 мм. В Европе и умеренных широтах Азии. Зимуют бабочки (только самки, самцы осенью погибают) в укрытиях. Вылетают ранней весной. Яйца (ок. 200) откладывают на вершинные побеги крапивы (отсюда назв.). Гусеницы живут в паутиноподобном гнезде большими группами, в последнем возрасте расползаются; изредка встречаются на хмеле. Куколки варьируют по окраске в зависимости от субстрата. Может давать 2—3 поколения в год.



Крапивница: *1* — бабочка; *2* — гусеница.

КРАПИ́ВНЫЕ, крапивовые, порядок (Urticales) и семейство (Urticaceae) двудольных растений. К. близки к гамамелисовым и, возможно, произошли непосредственно от них или от их ближайших предков. Деревья, кустарники, полукустарники и травы. Листья простые, обычно с прилистниками. У мн. К. листья с цистолитами. Цветки безлепестные, мелкие, невзрачные, чаще в соцветиях. 5 сем.: ильмовые, тутовые, коноплёвые (Cannabaceae), цекропиевые (Cecropiaceae) и К. В сем. К. ок. 60 родов, 700 (по др. данным, до 2000) видов, гл. обр. в тропиках; в СССР 6—7 родов, ок. 30 видов. К К. относятся жгущиеся растения — крапива, жирардиния (*Girardinia*), лапортея (*Laportea*) и др. Ожоги, причиняемые нек-рыми К., в частности лапортеей, болезненны. Наиб. практич. значение имеет рами.

КРАСА́ВКА, журавль-красавка (*Anthropoides virgo*), птица сем. журавлиных. Дл. ок. 90 см. По бокам головы пучки белых перьев. Распространена в сухих степях и полупустынях Евразии и Сев.-Зап. Африки, в СССР — от Ю. Украины до Забайкалья. Перелётная. Распашка целины и применение пестицидов привели к резкому сокращению численности К., в Красной книге СССР.

КРАСА́ВКА (*Atropa*), род растений сем. паслёновых. Высокие многолетние корневищные травы с цельнокрайными листьями, крупными одиночными цветками и плодом — ягодой. 4—5 видов, в Европе, Сев. Африке, Зап. Азии; в СССР 2—3 вида, в Молдавии, Крыму, Карпатах, Туркмении и на Кавказе. К. обыкновенная, или К. белладонна (*A. belladonna*),— ядовитое растение (содержит алкалоиды атропин, гиосциамин и др.), возделывается как лекарств. растение. Этот вид и туркм. эндемик К. Комарова (*A. komarovii*) — в Красной книге СССР.

КРА́СНАЯ КНИ́ГА, название обобщающих списков редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и животных, содержащих краткие документ. данные об их биологии, распространении и др. В К. к. отмечаются также осн. причины, приведшие к резкому сокращению численности или даже к исчезновению видов. Междунар. союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) начал сбор информации о таких видах с 1949, а в 1966 изданы тома «Красной книги фактов» («Red Data Book») с данными о численности, распространении, принятых и требуемых мерах охраны в отношении млекопитающих и птиц. В 1979 в соответствующие тома К. к. МСОП было включено: млекопитающих — 321 вид и подвид, птиц — 485, земноводных — 41, пресмыкающихся — 141. В 1977 начал составляться том, содержащий списки рыб (194 вида и подвида). В 1976 опубликован первый сводный перечень редких, исчезающих и эндемичных растений Европы. Включение к.-л. таксона в К. к. означает определённую моральную ответственность страны, где этот вид обитает, за его дальнейшую судьбу. В странах, где приняты нормативные акты об охране отд. видов животных и растений, издаются официальные списки охраняемых видов, а сборники краткой науч. документации о них условно называют также нац. К. к. (Австралия, США, Швеция, ЮАР, Япония и др.) или Красными списками (ФРГ), списками редких и исчезающих растений (США, Австралия, Колумбия, Мексика и др.). К. к. в СССР была учреждена в 1974. Для обеспечения дифференцированного подхода к определению очерёдности применения охранных мер в зависимости от состояния вида, включённого в К. к., была разработана спец. шкала (на основе шкалы, предложенной в К. к. МСОП) категорий статуса охраняемого вида: I категория — виды, находящиеся под угрозой исчезновения, спасение к-рых невозможно без осуществления спец. мер; II категория — виды, численность к-рых ещё относительно высока, но сокращается катастрофически быстро, что в недалёком будущем может поставить их под угрозу исчезновения; III категория — редкие виды, к рым в наст. время ещё не грозит исчезновение, но встречаются они в таком небольшом кол-ве или на таких огранич. территориях, что могут исчезнуть при неблагоприятном изменении среды обитания под воздействием природных или антропогенных факторов; IV категория — виды, биология к-рых изучена недостаточно, численность и состояние их вызывают тревогу, однако недостаток сведений не позволяет отнести их ни к одной из первых категорий; V категория — восстановленные виды, состояние к-рых благодаря принятым мерам охраны не вызывает более опасений, но они не подлежат ещё промысловому использованию и за их популяциями необходим постоянный контроль. К 1983 в К. к. СССР было: млекопитающих — 94 вида и подвида, птиц — 80, земноводных — 9, пресмыкающихся — 37, рыб — 9, насекомых — 219, моллюсков — 19, ракообразных — 2, червей — 11. Перечень растений, подлежащих охране, содержит сосудистых растений — 681 вид и подвид, моховидных — 32, лишайников — 29; грибов — 20 видов. Помимо К. к. СССР, созданы К. к. во многих союзных республиках (Казахстане, РСФСР, Латвии, Белоруссии, Узб. ССР, Украине, Азербайджане и др.), а также региональные списки сокращающихся видов. С 1983 постановлением Совета Министров СССР «О Красной книге СССР» (принято в соответствии с Законом СССР «Об охране и использовании животного мира») добывание (или сбор) любого вида животных и растений, занесённых в эту книгу, а также разорение гнёзд или изъятие яиц, сбор плодов и семян могут производиться лишь в исключит. случаях и только с разрешения Госагропрома СССР.

● Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений, М., 1978; то же, 2 изд., т. 1—2, М., 1984; Фишер Д., Саймон Н., Винсент Д., Красная книга. Дикая природа в опасности, пер. с англ., М., 1976; Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране, 2 изд., Л., 1981; Редкие и исчезающие растения Сибири, Новосиб., 1980; Редкие виды растений Советского Дальнего Востока и их охрана, М., 1981; Красная книга РСФСР. Животные, М., 1983.

КРА́СНОЕ ЯДРО́ (nucleus ruber), структура среднего мозга наземных позвоночных, расположенная симметрично в толще ножек мозга под центральным серым веществом. К. я. состоит из филогенетически древней (пресмыкающиеся, птицы) крупноклеточной части (диам. тела нейрона 50—90 мкм), от к-рой начинается нисходящий руброспинальный путь, и молодой (млекопитающие) мелкоклеточной (диам. 20—40 мкм), переключающей импульсы от ядер мозжечка к таламусу. Число мелкоклеточных нейронов увеличивается у приматов и человека. К. я. имеет проекции к моторным ядрам спинного мозга, ведающим движением передних и задних конечностей, и находится под контролем коры головного мозга. К. я.— важная промежуточная инстанция интеграции влияний переднего мозга и мозжечка при формировании двигат. команд к нейронам спинного мозга.

КРАСНОЗО́БАЯ КАЗА́РКА (*Rufibrenta ruficollis*), птица сем. утиных. Дл. ок. 54 см. Щёки, зоб и грудь каштановые, ноги чёрные. Эндемик СССР. Распространена в тундре и лесотундре Сибири (от Ямала до Таймыра). Зимует на Ю. Каспийского м. и в Ираке. Гнездится на возвышенных сухих участках. Легко приручается. В Красной книге СССР. См. рис. 2 при ст. *Утиные*.

КРАСНОКЛО́П БЕСКРЫ́ЛЫЙ, солдатик (*Pyrrhocoris apterus*), клоп семейства Pyrrhocoridae. Дл. 7 -12 мм. Распространён на Ю. Европы, в Юго Зап. Азии, Сев. Африке; в СССР — в ср. полосе и на Ю. Европ. части, в Закавказье, Ср. Азии, Казахстане. Образует массовые скопления, особенно ранней весной, у пней и в др. тёплых местах. Питается преим. опавшими семенами деревьев, иногда высасывает сок ягод. Удобный лабораторный объект (корм — семена подсолнечника). См. рис. 8 в табл. 30 Б.

КРАСНОНО́ГИЙ И́БИС (*Nipponia nippon*), птица сем. ибисовых. Дл. 75—80 см. Оперение зимой белое с розовым налётом, летом голова, шея и спина пепельно-серые; ноги буровато красные, клюв чёрный с красной вершиной. Естеств. ареал — Вост. Китай, Корея, Япония и Ю. В. СССР. В СССР в 19 в. гнездился в Приморском кр. на оз. Ханка, сейчас залетает крайне редко (последние встречи зарегистрированы в 1962 и 1963). В 1981 в Китае обнаружено неск. гнездящихся пар. В неволе не размножается. Находится под угрозой исчезновения (возможно, полностью исчез), в Красных книгах МСОП и СССР.

КРАСНОПЁРКА (*Scardinius erythrophthalmus*), пресноводная рыба сем. карповых. Тело высокое, уплощённое с боков, дл. до 36 см, масса до 1,5 кг. Парные, анальный и хвостовой плавники яркокрасные. Обитает в пресных слабопроточных водах Зап. Европы, кроме Пиренейского п-ова, Греции и Сев. Шотландии, в СССР — в басс. Балтийского, Азовского, Чёрного, Каспийского и Аральского морей, редко в басс. Белого м. Половая зрелость на 3—5-м году. Нерест порционный, в апреле — июне. Икру откладывает на растения. Плодовитость 96—232 тыс. икринок. Питается водорослями и бентосом. Второстепенный объект промысла. См. рис. 15 в табл. 33.

КРАСНОХВО́СТ (*Dasychira pudibunda*), бабочка сем. волнянок. Крылья в размахе 35—60 мм. Самцы значительно мельче самок. Гусеница дл. до 50 мм, волосистая, на спине 4 щётки, на конце тела длинный пучок красноватых ядовитых волосков (отсюда назв.). Зимует куколка в коконе. К. распространён в лесной зоне Евразии (исключая Крайний С.). Может повреждать лиственные, в т. ч. плодовые деревья.

КРА́СНЫЕ ВО́ДОРОСЛИ, багрянки (Rhodophyta), отдел водорослей. Ископаемые К. в. известны с мела. Слоевища многоклеточные, реже одноклеточные (у бангиевых), сложного морфол. и анатомич. строения. Хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды и специфич. пигменты — фикобилины, разл. сочетание к-рых определяет окраску К. в.— от ярко-красной до голубовато-зелёной и жёлтой. Запасное вещество — т. н. багрянковый крахмал,

близок к амилопектину и гликогену. Жгутиковые стадии полностью отсутствуют (характерное отличие К. в. от водорослей др. отделов). Размножение вегетативное, половое (оогамия) и бесполое. Жен. половые органы — карпогоны — развиваются на концах т. н. карпогонных нитей, строение и характер образования к-рых — один из гл. систематич. признаков. Спорофиты и гаметофиты сходного или разного строения. 2 класса: бангиевые водоросли и флоридеевые водоросли; св. 600 родов, ок. 3800 видов. Обитают преим. в морях, ок. 5% видов — в пресных водах и на почве. На больших глубинах часто преобладают над др. группами водорослей. Употребляются в пищу (порфира, грацилярия и др.), в медицине, для получения агара и агароподобных веществ (анфельция, грацилярия, филлофора). Систематич. положение К. в. неясно: иногда их считают наиб. примитивной родоначальной группой водорослей, по др. системам — высокоспециализированной. По биохимическим и ряду др. особенностей К. в. ближе всего к синезелёным водорослям (цианобактериям). См. рис. 5—7 в табл. 9.

● Зинова А. Д., Определитель красных водорослей северных морей СССР, М.—Л., 1955.

КРА́СНЫЙ ВОЛК (*Cuon alpinus*), млекопитающее сем. волчьих. Единств. вид рода. Сходен с обыкновенным волком, от к-рого отличается меньшими размерами, ржаво красной окраской, пушистым хвостом и меньшим (на 1) числом ниж. коренных зубов. Дл. тела в ср. 100 см, хвоста в ср. 50 см. Распространён в Юж. Азии, в СССР — на Памире, Джунгарском Алатау, Яблоновом и Становом хребтах, на Ю. Уссурийского края. Рождает 5—9 детёнышей. Питается в осн. крупными копытными, в СССР — преим. горными козлами. Охотится стаями (от 5 до 30 особей). Активен днём. В Красных книгах МСОП и СССР. Красным волком наз. и рыжего волка (*Canis rufus*), обитающего на Ю.-В. США; в Красной книге МСОП.

КРА́СНЫЙ КОРА́ЛЛ, благородный коралл (*Corallium rubrum*), полип из отр. роговых кораллов. Осевой скелет колонии образуется в результате слияния известковых спикул, окрашенных органич. пигментом в красный цвет. Полипы белые, с венчиком из 8 перистых щупалец. Колонии древовидные, до 40 см высотой, прирастают к скалистому грунту. Обитает К. к. на глуб. до 200 м в Средиземном м. и у сев. зап. берегов Африки; близкие виды встречаются в Тихом и Индийском океанах. Объект промысла (скелет идёт на ювелирные изделия).

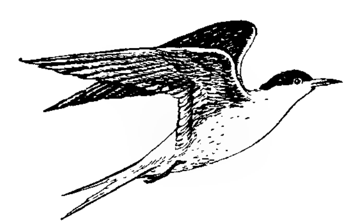
КРАСОДНЕ́В, лилейник (*Hemerocallis*), род многолетних трав сем. гемерокаллисовых (Hemerocallidaceae) порядка лилейных. Соцветие метельчатое или головчатое. Цветки крупные, воронковидные, жёлтые или оранжевые, реже розовые или красные. Цветоносы выс. 30—100 см и более. Ок. 15 видов, в умеренно тёплых р-нах Евразии; в СССР — 7 видов, на Д. Востоке и в Сибири. Наиб. распространены К. жёлтый (*H. lilioasphodelus*), К. малый (*H. minor*), К. Миддендорфа (*H. middendorffii*); на Кавказе, в Зап. Европе, США — только одичавшие, чаще — К. рыжий (*H. fulva*). Выращиваются с древности. Очень декоративны, св. 10 тыс. садовых форм и сортов. Вяленые цветки К. в нек-рых странах — приправа к пище. Мн. виды, ранее включавшиеся в род К., относят к роду эремурус.

КРАСОТЕ́ЛЫ (*Calosoma*), род жуков семейства жужелиц. Дл. 15—35 мм. Тело обычно яркое, с металлич. блеском. Ок. 40 видов, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — 14 видов. Обитают на почве и деревьях; хищники. При опасности выпрыскивают едкую пахучую жидкость. Нек-рые виды полезны как энтомофаги, напр. К. пахучий (*C. sycophanta*), дл. 22—31 мм, уничтожает гусениц и куколок мн. бабочек на деревьях. Этот вид и К. Максимовича (*C. maximowiczi*) — в Красной книге СССР. Красотелами наз. также представителей др. родов сем. жужелиц. См. рис. 2 в табл. 28.

КРАХМА́Л, основной резервный углевод растений, состоящий из линейной амилозы (ок. 25%) и разветвлённого амилопектина (ок. 75%). Образуется в хлоропластах и амилопластах и откладывается в клетках в виде крахмальных зёрен; накапливается в семенах, клубнях, корневищах и луковицах. Биосинтез К. осуществляется глюкозилтрансферазами, переносящими остатки глюкозы от молекул нуклеозиддифосфатглюкозы на растущие цепи с образованием α-1→4-гликозидных связей, и «ветвящим» ферментом, перестраивающим линейные цепи в разветвлённые. Расщепление α-1→4-связей в К. катализируется амилазами или (в присутствии фосфата) фосфорилазой, α-1→6-связей — амило-1,6-глюкозидазой. К. составляет осн. часть важнейших продуктов питания (в пшеничной муке 75—80% К., в картофеле — 25%), применяется в пищ. и бродильной пром-сти, служит для получения глюкозы, а также (частично в виде производных) используется при изготовлении бумаги и текст. изделий. Гл. источники получения К. — картофель, кукуруза, рис, пшеница.

КРАХМА́ЛЬНЫЕ ЗЁРНА, включения в строме пластид клеток растений. В хлоропластах на свету откладываются зёрна ассимиляционного (первичного) крахмала. При отсутствии фотосинтеза (в темноте) они гидролизуются до сахаров, к-рые транспортируются в др. части растения. В запасающих тканях разл. органов (особенно в клубнях, луковицах, корневищах и др.) более крупные К. з. откладываются в амилопластах как вторичный (запасной) крахмал. Рост К. з. происходит путём наложения новых слоёв крахмала на старые, поэтому они имеют слоистую структуру. Крахмал зерновок злаков (рис, пшеница и др.), клубней картофеля и др. пищ. растений (батат, ямс) — важнейший источник питания.

КРА́ЧКИ (Sterninae), подсемейство чайковых. Дл. 21—54 см. Крылья острые, хвост с вырезкой. Клюв с заострённой вершиной, без крючка. Высматривая добычу, на 2—3 с зависают в воздухе, трепеща крыльями. 10 родов, 43 вида, распространены всесветно; в СССР — 5 родов, 10 видов. Обитатели гл. обр. мор. побережий, а также рек и озёр. Обычно гнездятся многочисленными (до неск. млн. пар) колониями на отмелях. Чёрная К. (*Chlidonias nigra*) строит иногда плавучие гнёзда на зарастающих озёрах, а нек-рые тропич. К. — на кустах и деревьях. Мигрируют обычно на сравнительно небольшие расстояния, однако полярная К. (*Sterna paradisaea*) совершает самые дальние (среди всех кочующих животных) миграции — из Арктики в Антарктику, покрывая дважды в год расстояние ок. 20 тыс. км. Питаются мелкими рыбами и водными насекомыми, в степи ловят ящериц и саранчовых. Уничтожая мальков, К. иногда наносят ущерб рыбоводным х-вам. 2 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП, алеутская, или камчатская, К. (*Sterna aleutica*, или *S. camtschatica*) в Красной книге СССР.



Речная крачка (*Sterna hirundo*).

КРЕАТИ́Н, β-метилгуанидиноуксусная к-та. Содержится гл. обр. в скелетных мышцах всех позвоночных, значит. часть — в виде креатинфосфорной к-ты. Небольшие кол-ва его имеются в гладких мышцах, нервных клетках, почках и печени. Обратимое ферментативное взаимодействие К. с АТФ (креатин + АТФ ⇄ ⇄ креатинфосфат + АДФ) играет существенную роль в аккумулировании энергии для мышечных сокращений.

КРЕАТИНИ́Н, внутренний ангидрид креатина, продукт спонтанного распада фосфокреатина. В форме К. креатин выделяется с мочой из организма млекопитающих. Повыш. выделение К.— креатининурия — наблюдается при значит. развитии мышечной ткани и при её активной деятельности. Креатининовые нагрузки используются для определения фильтрационной способности почек.

КРЕАЦИОНИ́ЗМ (от лат. creatio — создание), концепция постоянства видов, рассматривающая многообразие органического мира как результат его творения богом. Формирование К. в биологии связано с переходом в кон. 18 — нач. 19 вв. к систематич. изучению морфологии, физиологии, индивидуального развития и размножения организмов, положившему конец представлениям наивного трансформизма о внезапных превращениях видов и возникновении сложных организмов в результате случайного сочетания отд. органов. Сторонники идеи постоянства видов (К. Линней, Ж. Кювье, Ч. Лайель) доказывали, что виды реально существуют, что они дискретны и устойчивы, а размах их изменчивости под влиянием внутр. и внеш. факторов имеет строгие пределы. Линней утверждал, что видов существует столько, сколько их было создано во время «творения мира». Стремясь снять противоречие между данными об устойчивости совр. видов и данными палеонтологии (смена господствующих групп животных на протяжении истории Земли), Кювье создал *катастроф теорию*. Последователи Кювье придавали этой теории откровенно креационистский характер и насчитывали десятки периодов полного обновления органич. мира Земли в результате деятельности творца. Многократные акты творения отд. видов признавал и Лайель. Благодаря широкому и быстрому признанию дарвинизма, уже с сер. 60-х гг. 19 в. К. утратил своё значение в биологии и сохранялся гл. обр. в философских и религиозных доктринах. В последарвиновский период К. претерпел определ. изменения. Если вначале отвергалась идея эволюции на базе прежних доводов о постоянстве видов и аморальности идей о борьбе за существование и происхождении человека от животных, то затем были предприняты попытки ассимилировать идею эволюции с телеологич. концепцией о боге как изначальной причи-

не и конечной цели органич. эволюции. При этом не оспаривалось происхождение человека от обезьяноподобных предков, но сознание и духовная деятельность человека рассматривались как результат божественного творения (энциклика папы Пия XII). Сторонники «научного К.» (б. ч. в США) утверждают, что теория эволюции — лишь одно из возможных объяснений существования органич. мира, не имеющее фактич. обоснования и поэтому сходное с религ. концепциями.

КРЕВЕ́ТКИ (Natantia), подотряд десятиногих раков. Дл. 2—30 см. Тело б. или м. цилиндрическое, карапакс сжат с боков. Брюшко мускулистое, длиннее головы и груди. У мн. К. на двух-трёх первых парах грудных ног — клешни. Уроподы и тельсон образуют хвостовой веер. Двуветвистые брюшные ноги служат для плавания, вынашивания икры (у самок) и в качестве копулятивного органа (у самцов — 1-я или 2-я пара). Ок. 2000 видов, морские и пресноводные планктонные, придонные и донные раки. Среди К., особенно глубоководных, много светящихся, нек-рые способны менять окраску тела. В промысле ракообразных К. стоят на первом месте. Объект разведения. См. рис. 18 при ст. *Ракообразные.*

КРЕМНЕРОГОВЫ́Е ГУ́БКИ (Ceractinomorpha, или Cornacuspongida), отряд обыкновенных губок. Скелет состоит из кремневых одноосных игл и органич. вещества — спонгина или из одних спонгиновых волокон, образующих сетчатую, реже древовидно-разветвлённую опору тела. В осн. колониальные формы, имеющие вид корковых или подушковидных обрастаний, неравномерно разросшихся комков, пластин или разного рода трубчатых, воронковидных, стебельчатых, кустистых и др. образований, выс. до 0,5 м и более. Ок. 1500 видов, в морях (от литорали до ультраабиссали) и пресных водоёмах; в СССР — св. 250 видов, в т. ч. пресноводные — бадяги, байкальские губки (сем. Lubomirskiidae).

● Колтун В. М., Кремнероговые губки северных и дальневосточных морей СССР (Отряд Cornacuspongida), М.—Л., 1959 (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, т. 67).

КРЕО́Д, структурно-устойчивый путь развития живых систем. Понятие К. введено К. Уоддингтоном (1940) для описания одного из осн. свойств развивающихся систем — способности сохранять типичный ход (или результат) развития при наличии существенных естеств. или искусств. возмущений, напр. резких колебаний условий внеш. среды, эксперим. вмешательств и др. См. *Морфогенетические поля, Регуляции.*

КРЕОДО́НТЫ (Creodonta), отряд вымерших древних хищных млекопитающих. Известны из палеогена Евразии, Сев. Америки и Сев. Африки. К. имели маленькую мозговую коробку, бугорчато-режущие коренные зубы, пятипалые конечности. Разнообразны по размерам (от куницы до крупного медведя) и по образу жизни. Всеядные, в осн. насекомоядные, падалееды. 4 сем., много родов. От мелких (эоценовых) К., обладавших сравнительно большим головным мозгом, произошли хищные (Carnivora).

КРЕСС-САЛА́Т, клоповник посевной (*Lepidium sativum*), однолетнее овощное растение рода клоповник. Произрастает в долине Нила и Зап. Азии. Культивируется в Зап. Европе, Азии и Сев. Америке, в СССР — на Кавказе и Ср. Азии; часто дичает.

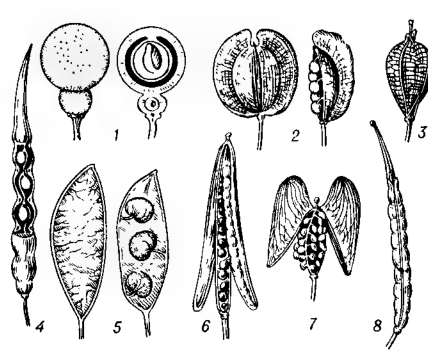
КРЕСТЕ́Ц (sacrum), часть позвоночника наземных позвоночных, расположенная перед его хвостовым отделом и создающая опору тазу. К. состоит из одного (земноводные), двух (совр. пресмыкающиеся) истинных крестцовых позвонков, несущих крестцовые рёбра или их рудименты. У млекопитающих в состав К. входят также передние хвостовые позвонки, срастающиеся с одним—двумя истинными крестцовыми позвонками в одну кость. У птиц с двумя истинными крестцовыми позвонками сливаются задние грудные, все поясничные и передние хвостовые позвонки, образуя сложный К. (syn sacrum).

КРЕСТОВИ́К ОБЫКНОВЕ́ННЫЙ (*Araneus diadematus*), паук сем. Araneidae. На верх. стороне брюшка белые пятна образуют рисунок креста (отсюда назв.). Дл. самок 20—25 мм, самцов 10—11 мм. Распространён в Европе, в СССР — повсеместно в лесах Европ. части. Строит вертикальную колёсовидную ловчую сеть, питается насекомыми. Яйца самка откладывает осенью в плотный кокон. Молодые пауки выходят весной и к концу лета становятся половозрелыми. См. рис. 13 при ст. *Паукообразные.*

КРЕСТО́ВКИ (*Pelodytes*), род бесхвостых земноводных сем. чесночниц. Дл. до 5,5 см. Кожа бугорчатая, сверху оливково-серая с тёмно-зелёными пятнами, снизу беловатая, у самцов на спине светлое пятно в виде косого креста (отсюда назв.). Плават. перепонки между пальцами задних конечностей развиты слабо. Самцы крупнее самок, с резонаторами под кожей горла (издают специфич. горловые звуки). 2 вида. Пятнистая К. (*P. punctatus*) — в низменностях Юго-Зап. Европы. В СССР — кавказская К. (*P. caucasicus*), эндемик Кавказа (на выс. до 2300 м), в Красной книге СССР. К. обитают в сырых тенистых лесах у водоёмов. Активны ночью. Питаются беспозвоночными. Размножаются в течение всего лета: самка откладывает в заводях рек и ручьёв от 20 до 500 яиц в коротких и толстых слизистых мешках, прикрепляемых на подводных частях растений. Личинки обычно зимуют в водоёмах, метаморфоз претерпевают на следующий год (единств. случай для земноводных фауны СССР). См. рис. 13 в табл. 41.

КРЕСТО́ВНИК (*Senecio*), род растений сем. сложноцветных. Одно-, дву- и многолетние травы; лианы — иногда с длинным деревянистым стеблем; кустарнички и кустарники; невысокие деревья. Св. 1500 (по др. данным, до 3000) видов, от Арктики до тропиков, но гл. обр. в Юж. Африке, Средиземноморье и в умеренных поясах Азии, Юж. и Сев. Америки; в СССР — ок. 100 видов. Мн. виды — суккуленты (часто выращиваются в оранжереях и комнатах). Среди К. есть розеточные деревья (выс. до 7 м), растущие в альпийском поясе гор Танзании (Килиманджаро) и Кении. Многие обычные в умеренных поясах виды К. ежегодно дают большое число разносимых ветром семянок (одно растение до 40 000). Нек-рые виды К. — злостные сорняки, др. лекарств. растения (содержат сенеционин, платифиллин и др.); декор. виды нередко выделяют в особые роды (цинерария и др.). См. рис. 14 в табл. 19.

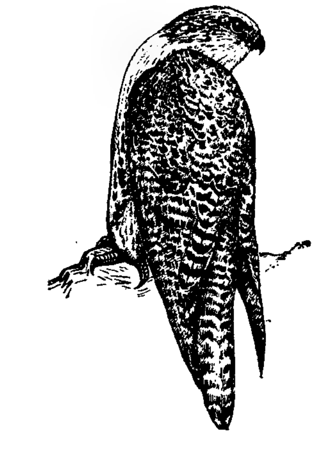
КРЕСТОЦВЕ́ТНЫЕ, капустовые (Cruciferae, Brassicaceae), семейство двудольных растений порядка каперсовых. Травы, редко полукустарники или кустарнички. Листья очередные, без прилистников, обычно опушённые простыми или ветвистыми волосками (важный систематич. признак). Цветки обоеполые, б. ч. в кистях. Чашелистиков и лепестков по 4, расположенных крест-накрест (отсюда назв.); чашелистики при основании иногда мешковидные (приспособление для накопления нектара). Плод — б. ч. стручок или стручочек, с ложной перегородкой. 350 родов (ок. 3000 видов), гл. обр. в Сев. полушарии; в СССР — ок. 130 родов (более 800 видов). К.— перекрёстноопыляемые энтомофильные растения, многим свойственна протогиния; возможно и самоопыление; иногда наблюдается клейстогамия и подземное развитие плодов (геокарпия). Среди К.— овощные (капуста, редька, редис), масличные (рапс, рыжик), пряные (горчица, хрен), лекарственные (желтушник), кормовые, медоносные, красильные, декор. растения. Нек-рые К. (сурепка, пастушья сумка, ярутка) — сорняки. 20 видов в Красной книге СССР.



Плоды крестоцветных: *1* — катрана морского (*Crambe maritima*); *2* — ярутки полевой (*Thlaspi arvense*); *3* — рыжика посевного (*Camelina sativa*); *4* — редьки дикой (*Raphanus raphanistrum*); *5* — лунника многолетнего (*Lunaria rediviva*); *6* — желтофиоля садового (*Cheiranthus cheiri*); *7* — пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris*); *8* — брюквы (*Brassica napus*).

КРЕСТОЦВЕ́ТНЫЕ КЛОПЫ́ (*Eurydema*), род щитников сем. Pentatomidae. Дл. 5—10 мм. Ок. 30 видов, в Евразии и Сев. Африке; в СССР — 13 видов, везде, кроме Крайнего Севера. Повреждают растения семейства крестоцветных (напр., горчицу, капусту). Широко известны: рапсовый клоп (*E. oleracea*) — в лесной зоне Европ. части и Зап. Сибири, горчичный (*E. ornata*) и капустный (*E. ventralis*) клопы — на Ю. Европ. части. См. рис. 15 в табл. 30 Б.

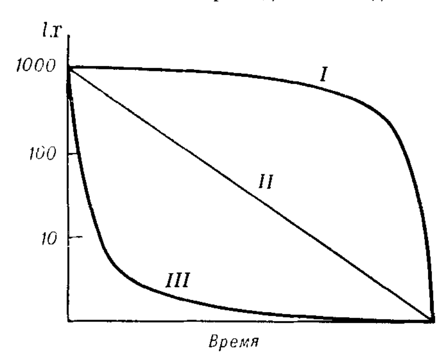
КРЕ́ЧЕТ (*Falco gyrfalco*), птица рода соколов. Дл. до 60 см. Распространён на севере Евразии и Сев. Америки — в арктич. и субарктич. зонах. Придерживается мор. побережий или ле-



сотундры. Пары К. соединяются на много лет. Гнездится на скалах, обрывистых берегах рек, изредка на высоких деревьях, часто занимая старые гнёзда воронов и сарычей. Осн. пища К.— птицы, к-рых он бьёт на лету (чистиковые и чайки близ мор. базаров, белые куропатки в тундре), реже грызуны, зайцы. К. ранее высоко ценили как ловчую птицу. В Красной книге СССР.

КРЕЧЁТКА (*Chettusia gregaria*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 30 см. Брюшко чёрное. Эндемик СССР. Гнездится от правобережья Волги до верховьев Оби и Иртыша, наиб. обычна в Центр. Казахстане. Селится отд. парами или небольшими колониями в сухих степях. Питается насекомыми, иногда собираясь стаями в местах отрождения саранчовых. Освоение целинных земель вызвало резкое сокращение ареала и численности К., в Красной книге СССР. См. рис. 4 при ст. *Ржанковые*.

КРИВА́Я ВЫЖИВА́НИЯ, график, показывающий, как по мере старения снижается численность особей одного возраста в популяции. Различают 3 осн. типа К. в., между к-рыми возможны все переходы. Кривая I соответствует популяции, большинство членов к-рой доживает до возраста, близкого к максимально возможному для данного вида; характерна для популяций нек-рых крупных млекопитающих. Кривая II отражает равную вероятность гибели особей в любом возрасте и свойственна мн. природным популяциям птиц и пресмыкающихся. Кривая III соответствует очень высокой смертности в раннем возрасте, а для особей, переживших этот период, вероятность смерти низка. Такая кривая характерна для мн. растений, беспозвоночных и рыб, у к-рых осн. гибель приходится на ранние стадии развития. Данные, служащие для построения К. в., используются также в демографич. таблицах (таблицах выживания).



Типы кривых выживания.

КРИЛЬ (голл. kriel, букв.— малыш, крошка, мелочь), промысловое назв. массы мелких планктонных мор. рачков отр. эуфаузиевых. Интенсивно размножающиеся ракообразные во мн. р-нах Мирового ок. служат пищей разл. мор. млекопитающим и рыбам. Скопления усатых китов в водах Антарктики приурочены к зонам массового размножения *Euphausia superba* — осн. компонента К. Др. вид — *Thysanoessa raschii* — излюбленная пища мн. промысловых рыб в Баренцевом м. К. вылавливают и используют для приготовления сыров, пищ. паст, кормовой муки и витаминов.

КРИНОЗО́И (Crinozoa, или Pelmatozoa), подтип иглокожих. Известны с кембрия. Обычно радиально-симметричные животные со сфероидальной текой и радиально-дивергентным ростом её придатков — двурядных брахиол или рук (в последние входили амбулакральная и др. системы). Амбулакры действовали как пищ. желобки, протягиваясь в руки или брахиолы. Рот обычно в вершине теки, анальное отверстие поблизости, но иногда сбоку теки. Характерно постоянное или временное прикрепление стеблем, реже непосредственно основанием теки. 9 классов, в т. ч. 8 вымерших (бластоидеи и др.) и 1 современный — морские лилии.

КРИОБИОЛО́ГИЯ (от греч. krýos — холод, мороз, лёд и *биология*), раздел биологии, изучающий влияние низких и сверхнизких темп-р (от 0 °С до близких к абс. нулю) на разл. биол. объекты и процессы. Осн. задачи К.: установление ниж. температурных границ жизни в условиях холода, устойчивости организмов к переохлаждению и замерзанию, исследование повреждающего действия отрицат. темп-р и способов защиты клеток и тканей при замораживании. Практич. аспекты К. связаны с разработкой методов хранения и накопления биол. объектов (напр., крови, тканей и органов) и лечения с помощью холода (криотерапия), с выведением морозоустойчивых сортов растений, с выработкой рекомендаций по оптимизации деятельности человека в полярных условиях и др.

Науч. основы К. заложены в кон. 19 в. рус. учёным П. И. Бахметьевым.

● Лозина-Лозинский Л. К., Очерки по криобиологии. Адаптация и устойчивость организмов и клеток к низким и сверхнизким температурам, Л., 1972; Актуальные проблемы криобиологии, К., 1981.

КРИОФИ́ЛЫ (от греч. krýos — холод и *...фил*), организмы, обитающие в условиях устойчиво низких темп-р. К К. относятся мн. обитатели полярных вод (иглокожие, рыбы, моллюски), холодных (гл. обр. горных) рек и ручьёв (форель, нек-рые планарии и др.), а также мн. наземные животные полярных широт и высокогорий. Большинство К. стенотермны. Так, офиура *Ophipleura* и голотурия *Elpidia glacialis* не выдерживают повышения темп-ры воды выше +1 °С. У холодноводных рыб (таймень, сиги) при повышении темп-ры снижаются общая активность и интенсивность питания (действие высоких темп-р усугубляется тем, что при этом падает кол-во растворённого в воде кислорода). У нек-рых арктич. рыб в крови содержатся вещества («биологические антифризы»), понижающие точку замерзания жидких тканей. К. наз. также организмы (одноклеточные водоросли, криопланктон, нек-рые черви и насекомые), живущие в талых лужах, на поверхности льда или снега, а также в воде, пропитывающей мор. лёд. Массовое развитие водорослей-К. вызывает окрашивание льда или снега (напр., *Chlamydomonas nivalis* — в красный цвет). Растения-К. наз. *криофитами*.

КРИОФИ́ТЫ (от греч. krýos — холод и *...фит*), растения, приспособленные к холодным и сухим местообитаниям. Вместе с *психрофитами* образуют основу растит. покрова тундр, альп. лугов, осыпей и скал в высокогорьях. К ним относятся подушковидные растения высокогорных пустынь Памира, Тянь-Шаня, Тибета (напр., азорелла, проломник).

КРИПТОГРА́ММА ВИ́РУСА, запись структуры и свойств вируса в виде четырёх пар символов. 1-я пара символов — тип нуклеиновой к-ты (R — РНК, D — ДНК) и число цепей нуклеиновой к-ты (1,2); 2-я пара — мол. м. нуклеиновой к-ты (в млн.) и процентное содержание её в вирионе; 3-я пара — форма вирусной частицы и форма нуклеокапсида (S — сферическая, U — удлинённая с параллельными сторонами и закруглённым концом или концами, E — удлинённая с параллельными сторонами и незакруглёнными концами, X — сложная); 4-я пара — тип хозяина (A — актиномицеты, B — бактерии, F — грибы, I — беспозвоночные, S — семенные растения, V — позвоночные) и тип переносчика (O — без переносчика, Ac — клещи, Al — белокрылки, Au — цикадки и др.). Звёздочка (*) для всех пар означает, что данное свойство неизвестно. Пример: К. в. табачной мозаики — R/1; 2/5; E/E; S/*.

КРИПТОЗО́Й (от греч. kryptós — скрытый и zoé — жизнь), время «скрытой жизни», предшествующее палеозою. Назван за исключит. бедность органич. остатками (биофоссилиями). Часто К. наз. докембрием.

КРИПТОМЕ́РИЯ (*Cryptomeria*), род вечнозелёных хвойных деревьев сем. таксодиевых. Один вид — К. японская (*C. japonica*), с двумя географически изолированными разновидностями — японской (*var. japonica*) и китайской (*var. sinensis*). Растёт во влажных субтропич. р-нах Японии и Китая на выс. до 400 м; образует чистые насаждения. Стройный ствол выс. 50—60 м, с густой пирамидальной кроной. Хвоя сине-зелёная, изогнутая, спирально расположенная; держится 7 лет. Семенные шишки почти шаровидные, диам. ок. 2 см; созревают в 1-й год. Декоративную и устойчивую японскую разновидность широко культивируют в умеренном поясе (в Европе с сер. 19 в.), в СССР — на Черномор. побережье Кавказа и в Крыму. Используют для создания защитных полос на чайных и цитрусовых плантациях. Древесина мягкая, лёгкая, устойчивая к гниению, иногда с красивым рисунком, легко поддаётся обработке.

КРИПТОСТОМА́ТЫ (Cryptostomata), отряд вымерших мшанок. Колонии К. небольших размеров (до 15 см), преим. сетчатой формы, реже ветвистой, пластинчатой. Известковый скелет пронизан системой капилляров. 10 сем., ок. 150 родов. Были широко распространены в палеозое от ордовика до начала триаса; обитали в морях. Принимали участие в рифообразовании, в частности, позднепалеозойских рифов Приуралья. Руководящие ископаемые палеозоя.

КРИПТОФИ́ТОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ, криптомонады (Cryptophyta), отдел водорослей. Одноклеточные двужгутиковые организмы дорсовентрального строения, с брюшной стороны — продольная бороздка. Имеются пульсирующие вакуоли, глотка, выстланная трихоцистами, иногда — глазок. Хлоропласты красно-коричневые или голубовато-зелёные, содержат хлорофиллы *a* и *c*, каротины, ксантофиллы. Существуют бесцветные виды, питающиеся осмо- или фаготрофно. Запасное вещество — крахмал. Размножение делением клеток. 5 семейств, 14 родов, 100 видов. В СССР — 9 родов, 65 видов. Обитают преим. в мелких, стоячих пресных и солоноватых водоёмах, часто загрязнённых.

КРИПТОФИ́ТЫ (от греч. kryptós — скрытый и *...фит*), жизненная форма растений, у к-рых почки возобновления закладываются в корневищах, клубнях, луковицах и находятся на нек-рой глубине в почве (геофиты) или под водой (гидрофиты). См. *Жизненная форма*.

КРОВЕНО́СНАЯ СИСТЕ́МА (systema vasorum), система сосудов и полостей, по к-рым происходит циркуляция крови или гемолимфы. Различают 2 типа К. с.: незамкнутую, или лакунарную (иглокожие, членистоногие, плеченогие, моллюски, полухордовые, оболочники и др.), и замкнутую (немертины, кольчатые черви и все позвоночные). У животных с н е з а м к н у т о й К. с. сосуды прерываются щелевидными пространствами (лакунами, синусами), не имеющими собств. стенок. Кровь (наз. в этом случае гемолимфой) вступает в непосредств. соприкосновение со всеми тканями тела. У членистоногих, плеченогих и моллюсков появляется сердце (пульсирующий участок сосуда или не разделённый на камеры мышечный орган), расположенное на спинной стороне тела. У нек-рых членистоногих К. с. упрощена, т. к. значит. часть дыхат. функции перешла от К. с. к трахеям, доставляющим O_2 непосредственно к тканям. У моллюсков наблюдаются все переходы от незамкнутой К. с. к почти замкнутой (головоногие).

К. с. у всех позвоночных в осн. построена одинаково: все они имеют сердце и аорту, артерии, артериолы, капилляры, венулы и вены, организованные по единому принципу. В з а м к н у т о й К. с. артерии разделяются на сосуды всё меньшего диаметра и, наконец, переходят в артериолы, из к-рых кровь попадает в капилляры. Последние образуют сложную сеть, из к-рой кровь поступает сначала в мелкие сосуды — венулы, а затем во всё более крупные — вены. У круглоротых и рыб (кроме двоякодышащих) имеется один круг кровообращения. У двоякодышащих рыб и у наземных позвоночных 2 круга кровообращения. По малому кругу венозная кровь из сердца по лёгочным артериям направляется в лёгкие и возвращается к сердцу по лёгочным венам. По большому кругу артериальная кровь направляется в голову, ко всем органам и тканям тела, возвращается по кардинальным или по полым венам. У всех позвоночных имеются *воротные системы*. С формированием малого круга кровообращения в процессе эволюции позвоночных осуществляется прогрессивная дифференцировка отделов сердца. У птиц и млекопитающих это привело к возникновению четырехкамерного сердца и к полному разделению в нём токов артериальной и венозной крови. См. также *Кровообращение*, *Сердце*. См. табл. 53.

КРОВЕНО́СНЫЕ СОСУ́ДЫ (vasa sanguineum), сосуды, по к-рым кровь движется от сердца (или центр. пульсирующего сосуда) к тканям тела (артерии, артериолы, артериальные капилляры) и притекает от них к сердцу (венозные капилляры, венулы, вены). Совокупность К. с. и сердца составляет единую сердечно-сосудистую систему. Подробнее см. *Кровеносная система*.

КРОВЕТВОРЕ́НИЕ, г е м о п о э з (от *гемо...* и греч. póiēsis — изготовление, сотворение), размножение, развитие и созревание клеток крови в организме животных и человека в результате ряда последоват. дифференцировок. Дифференцировка исходной полипотентной стволовой клетки в первые морфологически различимые кровяные клетки того или иного ряда — генетически обусловленный многостадийный процесс, при к-ром происходит специализация клеток крови и снижение их способности к митозу. У большинства беспозвоночных К. происходит в соединит. ткани, в полостных жидкостях, крови и гемолимфе. У позвоночных в процессе эволюции развиваются специализир. кроветворные органы, в к-рых К. осуществляется особой формой соединит. ткани — кроветворной тканью, характеризующейся интенсивным обновлением за счёт сбалансированных процессов новообразования и разрушения её клеточных форм. У круглоротых К. сосредоточено в стенке кишки, у рыб — в селезёнке, почке, иногда в гонадах, эпикарде, у хвостатых земноводных — в селезёнке и печени, у бесхвостых земноводных, пресмыкающихся и птиц — в селезёнке, костном мозге, фабрициевой сумке, вилочковой железе. У высших позвоночных в ходе эмбриогенеза локализация К. меняется, отражая в какой-то мере филогенез органов К. У взрослых млекопитающих эритроциты, гранулоциты, моноциты и тромбоциты образуются в красном костном мозге (у нек-рых грызунов ещё и в селезёнке), лимфоциты — в вилочковой железе (Т-лимфоциты), красном костном мозге (В-лимфоциты), в селезёнке, лимфатич. узлах, лимфоидных фолликулах по ходу пищеварит. и дыхат. трактов. Исходная форма всех клеток крови — полипотентная стволовая кроветворная клетка, способная к самоподдержанию в течение всей жизни особи и к дифференцировке в миелоидные (эритроциты, гранулоциты, моноциты, тромбоциты) и лимфоидные (Т- и В-лимфоциты) форменные элементы крови. На ранних стадиях К. происходит сначала частичная (к миело- или лимфопоэзу), а затем и полная детерминация дифференцировки в один из типов клеток крови. Соответственно выделяют частично детерминированные и унипотентные клетки-предшественники. Для последних характерна высокая чувствительность к специфич. гуморальным регуляторам К. (эритропоэтин и т. п.). Затем в интенсивно делящихся клетках начинаются специфич. синтетич. процессы, определяющие характерные для каждого вида клеток крови морфофизиол. признаки. На заключит. этапах К. деление клеток прекращается. К. обеспечивает количеств. и качеств. состав клеток крови, интенсивность его регулируется в соответствии с потребностями организма (напр., при потерях крови, изменении содержания кислорода в воздухе и т. п.). См. табл. 54 (клетки трёх верхних рядов даны в двух морфологически разных формах, в к-рых они способны находиться: малого лимфоцита — меньшего размера и бласта — большего размера. Стрелки указывают на возможность перехода клеток одной формы в другую).

● Нормальное кроветворение и его регуляция, М., 1976; Чертков И. Л., Фриденштейн А. Я., Клеточные основы кроветворения, М., 1977.

КРОВООБРАЩЕ́НИЕ, циркуляция крови у животных, обеспечивающая обмен веществ между организмом и внешней средой. С помощью К. происходит снабжение клеток тела O_2, питат. веществами, водой и выведение CO_2 и др. конечных продуктов обмена. К. имеет большое значение в осуществлении терморегуляции гомойотермных животных. Благодаря К. происходит перенос гормонов, антител и др. физиологически активных веществ, вследствие чего организм функционирует как целостная система. К.— важнейший фактор адаптации организма к меняющимся условиям внеш. и внутр. среды, играет ведущую роль в поддержании его *гомеостаза*. Система К. впервые описана У. Гарвеем в 1628.

Движение специальной биол. жидкости по системе, обособленной от внеш. среды, впервые появляется у червей. У большинства беспозвоночных (членистоногие, мн. моллюски и асцидии) и у низших хордовых (ланцетник) К. осуществляется по незамкнутой *кровеносной системе*. Движение крови у них обусловлено сокращениями сердца (или «сердец») и отчасти сокращениями мускулатуры тела. Для К. такого типа характерен большой объём крови и малая скорость кровотока. У позвоночных кровь циркулирует по замкнутой системе К., а обмен веществ между кровью и тканями осуществляется через стенки приспособленных для этих целей сосудов — капилляров. В ходе эволюции системы К. осн. изменения происходили в строении сердца и связаны гл. обр. с переходом от жаберного дыхания к легочному. У животных с жаберным дыханием (круглоротые, рыбы, кроме двоякодышащих) имеется один круг К. Кровь, приводимая в движение двухкамерным (предсердие и желудочек) сердцем, заполненным венозной кровью, по брюшной аорте и отходящим от неё артериальным дугам движется к жабрам, где насыщается O_2, затем проходит по сонным артериям в голову, а по спинной аорте распределяется по всем органам. Венозная кровь поступает в сердце от головы по передним, а от туловища по задним кардинальным венам. У позвоночных с лёгочным дыханием (а также у двоякодышащих рыб) — 2 круга К., а сердце имеет мощные мышечные стенки, способные развивать высокое давление, позволяющее преодолевать большое сопротивление току крови в артериальной системе.

У земноводных и пресмыкающихся (кроме крокодилов) появляется перегородка в предсердии (трёхкамерное сердце). Венозная кровь из правого предсердия и артериальная из левого переходит в желудочек, откуда поступает либо к тканям и потом возвращается к правому предсердию — б о л ь ш о й к р у г к р о в о о б р а щ е н и я (БКК), либо к лёгким, где отдаёт CO_2 и обогащается O_2, а затем поступает в левое предсердие — м а л ы й (л ё г о ч н ы й) к р у г к р о в о о б р а щ е н и я (МКК). В желудочке происходит частичное смешивание аэрированной и неаэрированной крови; часть венозной крови может попадать вместо лёгочных артерий в аорту, а кровь из левого предсердия может частично поступить в лёгочные артерии. На протяжении каждого кругооборота кровь дважды протекает через сердце.

У гомойотермных животных, а также у крокодилов МКК полностью обособлен от БКК сплошной межжелудочковой перегородкой (сердце четырёхкамерное). Кровь, выбрасываемая левым желудочком в аорту, через артериальную систему направляется к органам и тканям, а затем по венулам и венам возвращается в правое предсердие. Часть сосудистой системы, находящейся между левым желудочком и правым предсердием, образует БКК. Из правого предсердия кровь поступает в правый желудочек и при его сокращении выбрасывается в лёгочную артерию. Через артериолы она попадает в капилляры альвеол, где отдаёт CO_2 и обогащается O_2, превращаясь из венозной в артериальную. По легочным венам артериальная кровь возвращается в левое предсердие. Сосуды, по к-рым кровь течёт из правого желудочка в левое предсердие, образуют МКК. Из левого предсердия кровь поступает в левый желудо-

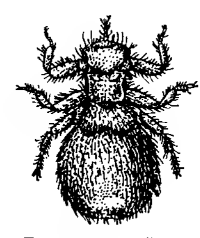
чек и вновь в аорту. Т. о., в правой половине сердца циркулирует только венозная, а в левой— артериальная кровь. Полное разделение кругов К. позволило птицам и млекопитающим в неск. раз повысить артериальное давление, увеличить минутный объём сердца, скорость кровотока, уровень обмена веществ и т. д. Однако у млекопитающих такое разделение становится полным лишь через нек-рое время после рождения. У плода человека, напр., насыщенная O_2 и питат. веществами кровь поступает из плаценты по пупочной вене в печень и нижнюю полую вену, где происходит её перемешивание с венозной кровью, оттекающей от нижних конечностей, органов таза, печени и кишечника. В сердце кровь из правого желудочка через боталлов проток, минуя МКК, поступает в спинную аорту. Лёгкие у плода не функционируют. После рождения боталлов проток перекрывается, включается МКК.

Время кругооборота крови сильно варьирует у разл. животных (напр., у краба 37—65 с, у разл. насекомых 20—25 мин, у кролика 7,5 с, у собаки 16 с). У человека в норме оно составляет 20—25 с. Распределение крови в организме характеризуется резко выраженной неравномерностью. У человека, напр., кровоток в почках составляет 420 мл в мин (на 100 кг веса), в сердце — 84, в печени — 5,7, в мозгу — 53, а в поперечнополосатой мускулатуре (в норме) только 2,7 мл. Такое распределение крови обеспечивает соответствие между кровоснабжением органов и их функцией и зависит от различий в тонусе сосудов разл. органов.

В норме кровеносные сосуды находятся под постоянным сосудосуживающим влиянием симпатич. нервов, что обеспечивает поддержание тонуса сосудов. Нервные центры, регулирующие степень активности системы К., расположены в продолговатом мозге; они находятся под влиянием др. отделов ЦНС. К. регулируется рефлекторными и гуморальными механизмами, приспосабливающими общий и местный кровоток к условиям жизнедеятельности организма и активности разл. органов. Важным регулятором тонуса сосудодвигательных центров являются рефлекторные влияния, обусловленные раздражением баро- и хеморецепторов сосудистых рефлексогенных зон, важнейшей из к-рых является *каротидный синус*. Под влиянием механич. раздражения барорецепторов при изменении давления крови в сосудах и растяжении их стенок происходит рефлекторное выравнивание кровяного давления. При изменении химич. состава артериальной крови (изменение парциального давления O_2 и CO_2, pH) возникают рефлексы, вызываемые раздражением хеморецепторов сосудистой системы. В механизме возникновения мн. рефлекторных изменений К. существенное значение принадлежит гуморальным факторам, к-рые могут воздействовать и на хеморецепторы, и на нервные центры, влиять на секрецию гормонов (адреналин, норадреналин, вазопрессин и др.), вызывать локальные изменения К. в связи с накоплением продуктов обмена веществ. См. табл. 53.

● Гайтон А., Физиология кровообращения. Минутный объем сердца и его регуляция, пер. с англ., М., 1969; Конради Г. П., Регуляция сосудистого тонуса, Л., 1973; Фолков Б., Нил Э., Кровообращение, пер. с англ., М., 1976; Проссер Л., Циркуляция жидкостей в организме, в кн.: Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 3, М., 1978; Джонсон П., Периферическое кровообращение, пер. с англ., М., 1982; Физиология кровообращения, Л., 1984 (Руководство по физиологии); Власов Ю. А., Окунева Г. Н., Кровообращение и газообмен человека, Новосиб., 1984.

КРОВОСО́СКИ (Hippoboscidae), сем. круглошовных короткоусых. Дл. 4—8 мм. Эктопаразиты птиц и млекопитающих, питаются кровью (отсюда назв.). Мощные ноги и коготки с дополнит. зубцами удерживают К. на шерсти и перьях хозяина. Имеются крылатые формы, к-рые теряют крылья, попав на хозяина; формы с частично редуцированными крыльями и совсем бескрылые, напр. рунец овечий (*Melophagus ovinus*). Св. 200 видов, в СССР — ок. 40. Большинство строго приурочено к определ. кругу хозяев. Личинки развиваются в маткообразном расширении яйцеводов, питаются секретом 2 больших придаточных («молочных») желёз, дышат атм. воздухом и рождаются уже готовыми к окукливанию по одной через значит. промежутки времени. По этому признаку К. вместе с 2 др. сем. мух (Nycteribiidae и Streblidae)—паразитов летучих мышей — наз. куклородными (Pupipara). На лошадях, ослах, мулах и коровах паразитирует лошадиная К. (*Hippobosca equina*), на собаках — более мелкая К. — *H. longipennis*, на лосях — *Lipoptena cervi*, к-рая осенью часто садится на человека, но обычно не присасывается.


Рунец овечий.

КРОВОСОСУ́ЩИЕ КОМАРЫ́ (Culicidae), семейство двукрылых подотр. длинноусых. Дл. до 8 мм. Тело, а иногда и часть крыльев покрыты чешуйками. Ротовые органы в виде колющего хоботка, в неск. раз превышающего дл. головы. Ок. 2500 видов, распространены широко, в СССР — ок. 100 видов. Самки, как правило, питаются кровью позвоночных. Личинки водные, планктонные, развиваются гл. обр. в стоячих водоёмах, дуплах деревьев; в залитых водой подвалах и бочках с водой могут плодиться и зимой. По типу питания личинок — фильтраторы, обскрёбыватели и хищники. К. к.— осн. элемент гнуса, могут переносить возбудителей ряда болезней. В лесной зоне наиб. массовые виды относятся к роду *Aedes* (в СССР — ок. 50 видов). См. также *Кулексы*, *Малярийные комары*.

● Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А., Комары. Семейство Culicidae, Л., 1970 (Фауна СССР. Насекомые двухкрылые, т. 3, в. 4. Нов. сер. 100).

КРОВОХЛЁБКА (*Sanguisorba*), род растений сем. розовых. Многолетние травы, очень редко полукустарники или кустарники с перистыми листьями. Цветки мелкие, в густом, б. ч. головчатом соцветии; опыление насекомыми или ветром. Чашелистиков 4, иногда пурпуровых (отсюда назв.); лепестков нет. Плоды из 1—2 орешковидных плодиков, разносятся ветром. Ок. 30 видов, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — ок. 10 видов. К. лекарственная (*S. officinalis*) растёт по лугам, кустарникам, опушкам. Кормовое и лекарств. растение. Этот и нек-рые др. виды разводят как декоративные. Неск. видов К. иногда выделяют в род черноголовник (*Poterium*). Узкоэндемичный вид К. великолепная (*S. magnifica*) из Приморского края — в Красной книге СССР. См. рис. 6 в табл. 23.

КРОВЬ (sanguis), циркулирующая в кровеносной системе всех позвоночных и нек-рых беспозвоночных животных «жидкая ткань» внутр. среды, одна из форм соединит. ткани. К. обеспечивает жизнедеятельность др. тканей и клеток, а также выполнение ими разл. функций в целостном организме. Осн. функции К.: дыхательная — К. транспортирует газы (O_2 — от органов дыхания к тканям и CO_2 — от тканей к органам дыхания); трофическая и экскреторная — К. переносит питат. вещества (глюкозу, аминокислоты, соли и т. п.) от органов пищеварения к тканям, а конечные продукты обмена (мочевина, креатин и др.) — к органам выделения; регуляторная — К. участвует в гуморальной регуляции (переносит гормоны и др. биологически активные вещества), поддерживает водно-солевой обмен и кислотно щелочное равновесие, играет важную роль в поддержании постоянной темп ры тела (см. *Гомеостаз*); защитная — К. содержит антитела, антитоксины, лизины, а также лейкоциты, способные разрушать и поглощать чужеродные агенты. Потери К. предотвращаются механизмом *свёртывания крови*. К. у позвоночных — однородная густая красная жидкость, состоящая из жидкой части — плазмы и форменных элементов — эритроцитов, разл. лейкоцитов и тромбоцитов, или кровяных пластинок. У высших позвоночных (птицы, млекопитающие) объём форменных элементов К. составляет 35—54%. В 1 мм³ К. взрослого человека в норме содержится эритроцитов у мужчин 4—5 млн., у женщин 3,9—4,7 млн.; лейкоцитов — 4—9 тыс., тромбоцитов — 180—320 тыс.; плотность цельной К.— 1,05—1,06 г/мл; pH артериальной К.— 7,35—7,47, венозной — на 0,02 ниже. Плазма содержит промежуточные и конечные продукты обмена веществ, соли, гормоны, витамины, ферменты. Существ. часть К. составляют белки — дыхат. пигменты, белки стромы эритроцитов и др. форменных элементов, а также белки плазмы — альбумины, глобулины и фибриноген (плазма без фибриногена — сыворотка крови). Углеводы К. представлены гл. обр. глюкозой. Сложная смесь липидов К. включает нейтральные жиры, свободные жирные к-ты и продукты их распада, холестерин, стероидные гормоны и др.

У одноклеточных и низших беспозвоночных (губки, кишечнополостные) снабжение O_2 происходит путём диффузии через поверхность тела. Лишь у нек-рых кишечнополостных в гидролимфе содержатся белки-пигменты, способные переносить O_2. С появлением на определ. этапе эволюции дыхат. пигментов (гемоглобины, хлорокруорины, гемэритрины, гемоцианины) способность К. связывать O_2 и отдавать его тканям резко возрастает. Наиб. широко распространены красные пигменты — гемоглобины. У ми. беспозвоночных они растворены в К. (или гемолимфе), у всех позвоночных и человека находятся в эритроцитах. Объём К. по отношению к массе тела у позвоночных (2—8%) ниже, чем у беспозвоночных (20—30%), что объясняется наличием у позвоночных замкнутой системы кровообращения и дыхат. пигментов, эффективно связывающих O_2. У человека объём К. в норме составляет в среднем у мужчин 5,2 л, у женщин 3,9 л, при этом значит. её часть, иногда до 50%, может находиться в т. н. депо кро-

ви. Клеточный и химич. состав К. отражает как сдвиги в функциях органов и систем, так и патологич. процессы. Изменения К. могут возникать и как реакция на те или иные воздействия на организм (стресс, кровопотеря, инфекция, голодание и т. п.), поэтому результаты анализа К. широко используют в мед. и вет. диагностике. См. также *Кроветворение*, *Кровообращение*, *Кровеносная система*.

● Физиология системы крови. [Сб. ст.], Л., 1968.

КРОВЯНО́Е ДАВЛЕ́НИЕ, давление крови на стенки кровеносных сосудов и камер сердца, возникающее в результате сокращения сердца, нагнетающего кровь в сосудистую систему, и сопротивления сосудов; обеспечивает непрерывность кровотока в кровеносных сосудах. К. д. находится в прямой зависимости от минутного объёма сердца, вязкости крови и сопротивления периферич. сосудов. В норме К. д. относительно устойчиво в разл. участках сосудистого русла и снижается в ряду аорты → артерии → → артериолы → капилляры → венулы → → вены → полые вены. Благодаря этому градиенту давления обеспечивается движение крови по сосудистой системе. Измеряется К. д. в мм вод. ст. или в мм рт. ст. Наиб. важным медицинским и физиол. показателем состояния кровеносной системы является величина давления в аорте и крупных артериях — артериальное давление (АД).

Макс. АД значительно варьирует у разных групп животных. У кольчатых червей и членистоногих оно составляет 5—10 мм рт. ст., у активных рыб (напр., лосось, угорь) — 65—75, у зелёной лягушки — ок. 40, у птиц и млекопитающих — 120—180 мм рт. ст. У человека систолич. АД составляет ок. 120 мм рт. ст., а диастолическое — 80 мм рт. ст. (120/80). Давление в лёгочной артерии — ок. 25/10 мм рт. ст. Под влиянием силы тяжести происходит повышение АД в сосудах ног (примерно на 60 мм рт. ст.) и аналогичное снижение давления в сосудах головного мозга. Жираф, напр., нуждается в высоком АД (до 260 мм рт. ст.), чтобы кровь могла достичь головы.

Сохранение относит. постоянства уровня К. д. обусловлено сложной системой регуляторных механизмов, благодаря к-рой достигается динамически изменчивое соотношение между работой сердца, просветом и ёмкостью сосудистого русла и количеством циркулирующей крови. Состояние сердца и кровеносных сосудов находится под контролем вегетативной нервной системы. Особая роль в регуляции К. д. периферич. сосудов принадлежит гормонам гипофиза, надпочечников, почек, щитовидной железы и гуморальным факторам.

● См. лит. при ст. *Кровообращение*.

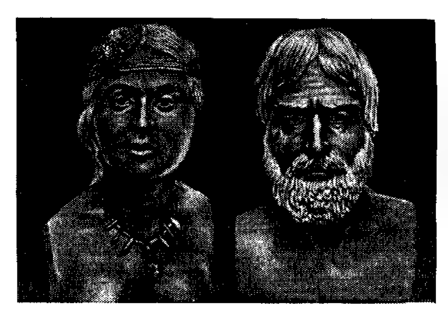
КРОВЯНЫ́Е ПЛАСТИ́НКИ, один из видов форменных элементов крови у млекопитающих, фрагменты мегакариоцитов. Участвуют в свёртывании крови. См. *Тромбоциты*.

КРОКОДИ́ЛЫ (Crocodylia), отряд пресмыкающихся подкласса архозавров. Совр. К.— остатки большой древней группы К., произошедших в позднем триасе от псевдозухий, в большинстве вымерших к началу кайнозоя. Тело ящерицеобразное, дл. 2—7 м. Голова уплощённая, обычно с длинной мордой. Глаза и ноздри сильно выступают над поверхностью головы. Ноздри и ушные отверстия замыкаются клапанами. В полости рта — развитое вторичное нёбо. Зубы текодонтные. Язык по всей длине приращён к дну ротовой полости. Хвост длинный и высокий. Между пальцами задних ног — плават. перепонки. Кожа плотная, покрыта крупными роговыми щитками с расположенными под ними костными пластинками (остеодермами). В отличие от др. пресмыкающихся сердце у К. четырёхкамерное. Лёгкие крупные, сложного строения. Мочевого пузыря нет. Клоака обычно в виде продольной щели, в задней части к-рой у самцов расположен непарный половой орган. 3 сем.: аллигаторовые, гавиаловые и настоящие К. (Crocodylidae). Последнее включает 3 рода и ок. 15 видов, в т. ч. нильского К. (*Crocodylus niloticus*), дл. до 7 м, обитающего в реках, болотах и озёрах тропич. Африки, и гребнистого К. (*C. porosus*), дл. до 6 м, обитающего в устьях рек и по мор. берегам Юго-Вост. Азии и о-вов Малайского архипелага, а также Сев. Австралии и Нов. Гвинеи. Распространены К. преим. в пресных водоёмах тропиков и субтропиков, нек-рые заплывают далеко в море. Бо́льшую часть суток проводят в воде, активны преим. ночью. Питаются гл. обр. рыбами, водными беспозвоночными, а также птицами и млекопитающими. Нильский и гребнистый К. опасны для человека. Самки К. откладывают 20—100 яиц (обычно в песок на отмелях или в гниющую листву болот), в твёрдой известковой оболочке. Мн. виды заботятся о потомстве. Мясо К. съедобно. Хищнич. истребление К. (особенно аллигаторов) ради их кожи привело к резкому сокращению их численности, мн. виды оказались на грани исчезновения. 26 видов и подвидов, в т. ч. 15 видов настоящих К., в Красной книге МСОП. В ряде стран (США, Куба, Япония, Кения) имеются питомники для разведения К. См. табл. 45.

КРО́ЛИКИ (*Oryctolagus*), род зайцевых. Единств. вид — дикий К. (*O. cuniculus*). Дл. тела до 44 см, масса ок. 2 кг. Родина — Центр. и Юж. Европа, Сев.-Зап. Африка; начиная со средневековья завезён в ряд стран Европы, позднее в Австралию, Нов. Зеландию, Юж. Америку и в сев. часть США; в СССР встречается на Ю. З. Украины (очевидно, с кон. 19 в.) и в Молдавии. Предпочитает кустарниковые заросли. Живёт большими колониями, в к-рых существует иерархия с доминированием наиб. сильного самца. Роет сложные глубокие норы. Использует пахучий секрет подбородочных желёз для маркировки территории. 3—7 раз в год рождает 4—9 голых слепых детёнышей. При массовом размножении (плотность может достигать 25—40 особей на га) серьёзно повреждает с.-х. культуры, лесопосадки, приводит к деградации естеств. биоценоза. В Австралии, куда дикий кролик был завезён в сер. 19 в., борьба с ним в течение десятилетий была одной из наиб. острых хоз. проблем. Объект охоты. Лабораторное животное. Родоначальник пород домашнего К.

Кроликами наз. также ряд др. родов зайцевых, напр. бесхвостые К. (*Romerolagus*) с единств. видом *R. diazi*, обитающим только на склонах вулкана Попокатепетль в Мексике (самый маленький ареал среди млекопитающих); внесён в Красную книгу МСОП.

КРОМАНЬО́НЦЫ, одна из групп ископаемых неоантропов. Назв. происходит от грота Кро-Маньон (Cro-Magnon) в деп. Дордонь (Франция), где в 1868 было обнаружено неск. скелетов людей этого типа. Костные остатки К. известны (с 1823) из позднего плейстоцена Европы. Часто термином «К.» обозначают всех первых людей совр. вида, живших в конце каменного века по всей Земле. Абс. возраст — 30—35 тыс. лет. К. отличались высоким ростом (до 190 см), большим объёмом мозговой коробки (до 1800 см³), широким и коротким лицом, прямоугольными глазницами. Охотники-собиратели. К.— творцы ориньякской культуры позднего палеолита и образцов первобытного иск-ва (наскальные пещерные рисунки). Строили постоянные жилища из бивней и шкур мамонтов. Характерна шитая одежда. Социальная организация — родовое общество.



Кроманьонцы. Реконструкция М. М. Герасимова по черепам, найденным в гроте Мурзак-Коба (Крым).

КРОНА́РЦИУМ (*Cronartium*), род ржавчинных грибов. Телейтоспоры одноклеточные, без ножек, соединены в длинные роговидные столбики, поднимающиеся из-под прорванного эпидермиса. Разнохозяинные паразиты растений. Эцидии в виде оранжевых пузырьков или выростов. Телейтоспоры прорастают осенью без периода покоя. Нулевая и I стадии развиваются на ветвях сосны, II и III стадии встречаются на разл. двудольных растениях. Ок. 20 видов. Распространены широко. Наиб. известен *C. ribicola* — возбудитель пузырчатой ржавчины сосны; II и III стадии его развиваются на смородине и крыжовнике.

КРО́НШНЕПЫ (*Numenius*), род ржанковых. Дл. до 70 см. Клюв длинный, изогнутый книзу. 8 видов, в Сев. полушарии, от тундр до степей, а также в горной тундре. Обитают на болотах. Питаются мелкими беспозвоночными, иногда ягодами и семенами. В СССР — 6 видов, в т. ч. 1 залётный. К. малютка (*N. minutus*) и тонкоклювый К. (*N. tenuirostris*) — в Красной книге СССР. См. рис. 7 при ст. *Ржанковые*.

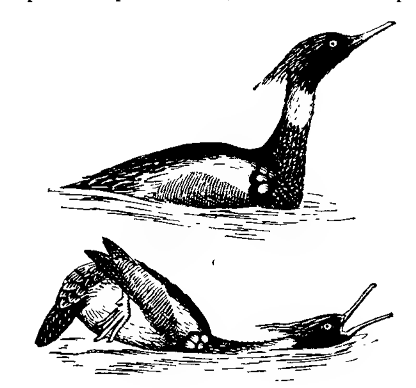
КРО́ССИНГОВЕР (англ. crossing-over — перекрест), перекрест, взаимный обмен гомологичными участками гомологичных хромосом в результате разрыва и соединения в новом порядке их нитей — хроматид; приводит к новым комбинациям аллелей разных генов. Важнейший механизм, обеспечивающий комбинативную изменчивость в популяциях и тем самым дающий материал для естеств. отбора. Протекает в мейотически, реже митотически делящихся клетках. Может приводить к перекомбинации больших участков хромосомы с неск. генами или частей одного гена (внутригенный К.), обеих нитей молекулы ДНК или только одной. Частота К. между генами отражает расстояние между ними в хромосоме и определяется как частота кроссоверных (с неродительским сочетанием аллелей) особей в анализирующем скре-

щивании, т. е. как частота кроссоверных гамет; может изменяться под действием нек-рых физич., химич. и физиол. факторов. Молекулярный механизм К. окончательно не выяснен. К. используют в генетич. анализе для решения мн. проблем генетики. См. *Рекомбинация*, *Генетическая карта хромосомы*.

КРОТО́ВЫЕ (Talpidae), семейство насекомоядных. Обособление семейства началось в палеоцене, в эоцене и олигоцене уже существовали специализир. формы. У роющих форм кисти широкие, с оторочкой из щетинистых волос и плоскими когтями, вывернуты ладонями наружу. Глаза маленькие, иногда скрыты под кожей. 12 или 18 родов, 19 видов (иногда до 31). Распространены в Сев. Америке, Евразии. В СССР 3 рода — выхухоли (1 вид), могеры (2 вида) и кроты (*Talpa*), представленные 4 видами: обыкновенный К. (*T. europaea*), алтайский К.(*T. altaica*), кавказский К. (*T. caucasica*), южный К. (*T. levantis*). Образ жизни подземный, роющий; есть наземные и полуводные формы. Рождают раз в год 3—9 детёнышей. Питаются почвенными беспозвоночными, гл. обр. дождевыми червями. Роющая деятельность К. способствует аэрации и увлажнению почвы. Кол-во выброшенной кротами земли на лугах достигает 160 т на га за год. Нек рые виды К.— объект промысла. В Красных книгах МСОП (2 вида) и СССР (2 вида и 1 подвид).

КРОТО́Н (*Croton*), род растений сем. молочайных. Деревья, кустарники, иногда травы, б. ч. с очередными цельными или 3—5-лопастными обычно опушёнными листьями. Цветки мелкие, в кистях. Содержат смолистый сок, часто окрашенный. Ок. 750 видов, в тропиках и субтропиках, преим. в Юж. Америке. К. слабительный (*C. tiglium*) — вечнозелёное деревце или кустарник из Юж. и Юго-Вост. Азии — культивируют в ряде тропич. стран ради семян, из к-рых получают кротоновое масло, применяемое в медицине; ядовито. Нек-рые амер. виды К., напр. К. драконовый (*C. draco*), обладают красной, затвердевающей на воздухе смолой (т. н. драконова кровь), идущей на изготовление лаков.

КРО́ХАЛИ (*Mergus*), род утиных. Клюв узкий, с острыми зубцами на краях для удержания скользкой добычи — рыбы. Хорошо ныряют. 7 видов: 5 — в Голарктике, 1 — в Юж. Америке и 1 — на о-вах Окленд. В СССР — 4 вида, на рыбных реках и озёрах от лесотундры до степи и на Памире до выс. 4300 м: большой К. (*M. merganser*), длинноносый, или средний, К. (*M. serrator*), очень редкий, живущий на реках хр. Сихотэ-Алинь чешуйчатый К. (*M. squamatus*), и луток (*M. albellus*). Насиживает и водит птенцов самка. Питаются гл. обр. рыбой. Объект охоты (мясо иногда мало съедобно). Чешуйчатый К.— в Красной книге СССР.



Токующий самец длинноносого крохаля

КРУГЛОГОЛО́ВКИ (*Phrynocephalus*), род ящериц сем. агамовых. Голова короткая, закруглённая. Тело широкое, уплощённое, дл. до 25 см. Окраска под цвет грунта. Хвост способен закручиваться на спину. Ок. 30 видов, преим. в пустынях Зап. и Центр. Азии. Питаются пауками, муравьями и др. беспозвоночными, иногда поедают цветки и плоды растений. Почти все яйцекладущие, в кладке 1—7 яиц. В СССР — 7 видов. Пятнистая К. (*P. maculatus*), обитающая на южной окраине Каракумов в Туркм. ССР, эндемик фауны СССР — хентаунская К. (*P. rossikowi*), встречающаяся в Узб. ССР, и закавказская такырная К. (*P. helioscopus persicus*) — в Красной книге СССР. См. рис. 8,9 в табл. 42.

КРУГЛОРО́ТЫЕ, мешкожаберные (Cyclostomata), единств. совр. класс бесчелюстных. Известны с силура. Тело угреобразное, покрыто голой кожей, богатой слизеотделит. железами. Рот в виде присасыват. воронки, поддерживаемой кольцевым хрящом (отсюда назв.). Зубы роговые. Язык имеет скелет и превращён в буравящий орган. Головной мозг имеет все типичные для позвоночных отделы, расположенные в одной плоскости. Органы выделения — мезонефрические почки. Половые железы непарные и не имеют спец. протоков. Самки вымётывают икру, к-рая оплодотворяется и развивается в воде. К.— хищники или эктопаразиты рыб. 2 отряда: миноги и миксины.

КРУГЛОШО́ВНЫЕ КОРОТКОУ́СЫЕ (Brachycera-Cyclorrhapha), подотряд двукрылых насекомых. В ископаемом состоянии известны с мела — высшая группа двукрылых. Концевой членик усиков несёт щетинковидный, иногда перистый придаток — аристу. Личинки лишены склеротизир. головной капсулы; образ жизни их крайне разнообразен. Куколка свободная, но заключена в пупарий. При вылуплении К. к. используют лобный пузырь (птилинум), к-рый своей пульсацией помогает разорвать оболочку куколки и пупарий; последний разрывается по кольцевому шву (отсюда назв.); затем птилинум втягивается внутрь головы. К. к. включают ок. 100 семейств: береговушки, журчалки, злаковые мухи, каллифориды, кровососки, минирующие мухи, настоящие мухи, пестрокрылки, плодовые мушки, саркофагиды, тахины, 3 сем. оводов и др.

КРУГЛОЯЗЫ́ЧНЫЕ (Discoglossidae), семейство бесхвостых земноводных. Внешне сходны с мелкими жабами. Дл. до 7,5 см. Древняя примитивная группа, характеризующаяся задневогнутыми (опистоцельными) туловищными позвонками (не менее 8) и развитием коротких рёбер, что приближает К. к высшим хвостатым земноводным. Грудной пояс подвижный. На верх. челюсти зубы. Характерен толстый дисковидный язык (отсюда назв.), прикреплённый основанием и не выбрасывающийся из ротовой полости (не участвует в схватывании добычи). 4 рода, 11 видов, в Евразии и Сев. Африке; в СССР 1 род — жерлянки. Среди К. есть как преим. водные животные (жерлянки), так и почти наземные (повитухи). 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 11, 14 в табл. 41.

КРУГОВОРО́Т ВЕЩЕ́СТВ в природе, относительно повторяющиеся взаимосвязанные физические, химические и биологические процессы превращения и перемещения вещества в природе. До создания В. И. Вернадским биогеохимии и учения о биосфере в науке бытовало представление о замкнутых круговоротах вещества и энергии, обеспечивающих «равновесие в природе». В дальнейшем была доказана разомкнутость круговоротов отд. химич. элементов и соединений и отсутствие «круговоротов энергии» (правильнее говорить о направленных потоках энергии, её трансформации, концентрировании и рассеивании в биосфере). См. *Биогеохимические циклы*.

КРУЖЕВНИ́ЦЫ (Tingidae), семейство клопов. Дл. 1,5—4,5 мм (у К., обитающих в СССР). Надкрылья ячеистые, нередко ячейки имеются и на груди (отсюда назв.). Ок. 2000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 180 видов. Питаются соком вегетативных органов высших растений, в т. ч. мхов. Малоподвижные, часто живут небольшими колониями. На Ю. Европ. части СССР, в Закавказье и Ср. Азии плодовым и др. деревьям вредит К. грушевая (*Stephanitis pyri*). См. рис. 7 в табл. 30Б.

КРУШИ́НА (*Frangula*), род кустарников или небольших деревьев сем. крушиновых. Листья очередные, цельные. Цветки мелкие, обоеполые, в пазушных полузонтиках или пучках, протандричные; опыляются осами или пчёлами, возможно самоопыление. Плод сочный, костянковидный. Размножение семенами. Ок. 50 видов, в умеренном поясе Евразии и Сев. Америки, а также в Сев. Африке; растут в лесах и кустарниковых зарослях. В СССР — 3 вида. Наиб. распространена К. ольховидная, или ломкая (*F. alnus*),— в Европ. части, на Кавказе, в Сибири и на крайнем востоке Ср. Азии. Кустарник или деревце выс. до 7 м с гладкой, почти чёрной корой, содержащей дубильные вещества (широко применяется как слабит. средство). Плоды, кора и листья дают прочные красители. Мягкая и ломкая древесина употребляется для токарных работ и получения древесного угля. Медонос. В Карпатах, на известковых, скалистых и каменистых склонах, по берегам ручьёв растёт К. скальная (*F. rupestris*). К. крупнолистная (*F. grandifolia*) из вост. Закавказья — в Красной книге СССР. К. часто объединяют с родом жёстер.

КРУШИ́ННИЦА, лимонница (*Gonepteryx rhamni*), бабочка сем. белянок. Крылья в размахе до 6 см, угловатые. Распространена в лесах Евразии. Лёт в конце лета и ранней весной. Зимует бабочка. Гусеница питается листьями крушины. См. рис. 3 в табл. 26.

КРУШИ́НОВЫЕ, порядок (Rhamnales) и семейство (Rhamnaceae) двудольных растений. Близки к порядку бересклетовых и имеют общее с ними происхождение. Древесные растения с огромным разнообразием форм — от стелющихся и подушковидных кустарничков до крупных деревьев и лиан. Листья очередные, реже простые или сложные, обычно с прилистниками. Цветки правильные, мелкие, как правило, обоеполые, 4—5-членные, энтомофильные, б. ч. в соцветиях. Околоцветник чаще двойной. Гинецей ценокарпный. Плод костянковидный, ореховидный или ягода. Сухие плоды с крыловидными придатками распространяются ветром, сочные — птицами. Семена обычно с эндоспермом. Сем. К., виноградовые и др. В сем. К. св. 900 видов (ок.

60 родов), в СССР — ок. 27 видов из 5 родов. Среди К. плодовые (говения), лекарств. (крушина, жёстер), декор. (держидерево из рода палиурус) и красильные (мн. виды из рода *Ceanothus*).

Крушиновые. *1* — зизифус ююба (*Ziziphus jujuba*): *а* — ветвь с цветками в пазухах листьев, *б* — цветок, вид сверху, *в* — он же сбоку, *г* — плод; *2* — держидерево (*Paliurus spina-christi*): *а* — ветвь с цветками, *б* — ветвь с плодами, *в* — плод в разрезе; *3* — говения сладкая (*Hovenia dulcis*): *а* — ветвь с плодами на разросшихся плодоножках, *б* — соцветие, *в* — цветок, *г* — плод.

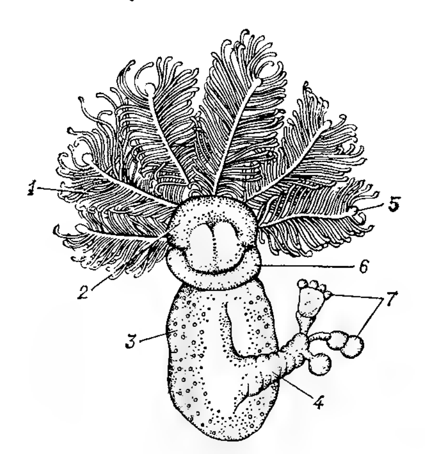
КРЫЖО́ВНИК (*Grossularia*), род кустарников сем. крыжовниковых (Grossulariaceae) порядка камнеломковых. Побеги с шипами, реже без шипов, часто с шипиками. Цветки по 1—3 в пазушных пучках. Св. 50 видов, гл. обр. в Сев. Америке (46), Европе (1) и Азии (3 вида), а также на С. Африки; в СССР — 3 вида (в Зап. Украине, Ср. Азии, Сибири, на Кавказе и Д. Востоке), в т. ч. К. отклонённый, или культурный (*G. reclinata*). Возделывается как ягодная культура (св. 500 сортов). К. часто включают в род смородина.

КРЫЛА́НЫ, летучие собаки, летучие лисицы (Megachiroptera), подотряд рукокрылых. Известны с олигоцена. В отличие от летучих мышей достигают сравнительно крупных размеров (дл. тела от 6 до 40 см, крылья в размахе до 1,7 м), самые крупные из К.— летучие лисицы. Плечевой сустав примитивный, большой бугор плечевой кости не сочленяется с лопаткой; последняя фаланга и коготь обычно не только на I, но и на II пальце передней конечности. У мн. видов хвост отсутствует. Зубы плоскобугорчатые, растительноядного типа. В отличие от летучих мышей ушные раковины у К. с замкнутым краем, козелок отсутствует. Глаза хорошо развиты, зрение острое. Способность к эхолокации установлена лишь у летучих собак; эхолокационные сигналы генерируются не гортанью, как у летучих мышей, а языком. Единств. сем. Pteropidae, ок. 40 родов, объединяющих ок. 150 видов. Распространены в тропиках и субтропиках Вост. полушария к С. до Египта, Юж. Средиземноморья, Ю. Японии. Дневными убежищами К. служат кроны деревьев, реже пещеры и трещины скал. Держатся обычно колониями, иногда в неск. тысяч особей. Нек-рым К. свойственны сезонные миграции. Питаются преим. соком и мякотью плодов растений; мн. мелкие К. кормятся пыльцой и нектаром цветков и служат опылителями ряда тропических растений. Местами наносят ущерб садоводству. 4 вида в Красной книге МСОП.

КРЫЛА́ТКА (samara), сухой односемянный ценокарпный плод с тонким кожистым или плёнчатым околоплодником, снабжённый крыловидными симметричными (вяз, берёза, айлант) или асимметричными (ясень) выростами, служащими для распространения ветром.

КРЫЛА́ТЫЕ НАСЕКО́МЫЕ (Pterygota), по одной из систем подкласс класса эктогнатных, или собственно насекомых. Известны с карбона. В отличие от первичнобескрылых во взрослой стадии крылаты (у нек-рых крылья вторично редуцированы) и не линяют (исключая подёнок). Ок. 30 отрядов: прямокрылые, полужесткокрылые, равнокрылые, жесткокрылые, чешуекрылые, двукрылые, перепончатокрылые и др., выделение нек-рых отрядов нечётко. Наиболее разнообразны во влажных тропиках. Подавляющее большинство — наземные формы.

КРЫЛОЖА́БЕРНЫЕ (Pterobranchia), класс полухордовых. Морские, обычно сидячие, б. ч. колониальные животные. Тело короткое (до неск. мм), помещается в выделяемом им домике (или трубке), по поверхности к-рого животное может ползать. Расширенный железистый головной щиток служит для ползания и выделяет вещество для постройки домика. На воротничке 1—6 пар перистых рук с ресничными щупальцами, выполняющими

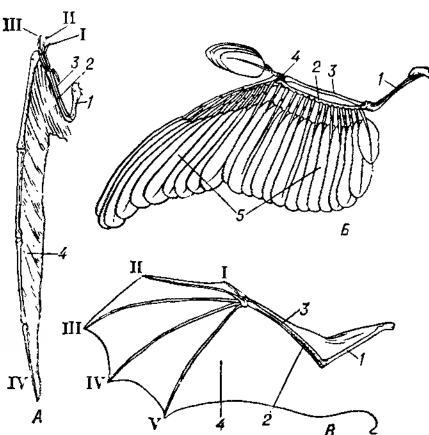


Крыложаберные. Цефалодискус *Cephalodiscus dodecalophus*, с брюшной стороны: *1* — выросты щупалец; *2* — головной щиток (первый сегмент); *3* — туловище; *4* — стебелёк; *5* — щупальце-рука; *6* — воротничок; *7* — почки на стебельке.

функции дыхания и собирания пищ. частиц. Характерны приспособления к сидячему образу жизни: кишечник петлеобразно изогнут, анус смещён на спинную сторону и вперёд, брюшной туловищный вырост образует стебелёк, прикрепляющий животное к стенке домика; жаберные щели (у части К.) редуцированы. Раздельнополые. Размножение половое и бесполое (почкованием), к-рое у мн. форм приводит к образованию колоний. 3 рода: атубарии (*Atubaria*), цефалодискусы (*Cephalodiscus*) и рабдоплевры (*Rhabdopleura*), 22 вида.

КРЫЛОНО́ГИЕ (Pteropoda), отряд заднежаберных моллюсков. Известны с эоцена. 2 подотряда (по др. системам — самостоят. отряды): Thecosomata (как правило, с раковиной) и Gymnosomata (без раковины). Тело полупрозрачное, часто ярко окрашено. Рудиментарная нога с сильно развитыми боковыми выростами, похожими на крылья (отсюда назв.), при помощи к-рых животные хорошо плавают. Более 100 видов. Распространены широко, наибольшее разнообразие форм в тропич. морях. В СССР в сев. морях обычны лимацины (*Limacina*) и клионе; ок. 10 видов. У нек-рых видов яйца вынашиваются в особом выводковом мешке и освобождаются после смерти материнского организма. Иногда яйца в плавающих слизистых кладках. Развитие с планктонной личинкой. Обитают в толще воды, питаются планктоном. Совершают суточные вертикальные миграции. Нек-рые массовые виды служат пищей промысловым рыбам и усатым китам. Скопления раковин К. иногда образуют на дне тропических р-нов океана птероподовые грунты. См. рис. 9, 10 в табл. 32.

КРЫ́ЛЬЯ (alae), органы летания животных. Имеются у большинства насекомых, у птиц, нек-рых млекопитающих (рукокрылые). К. были у нек-рых ископаемых пресмыкающихся (летающие ящеры). В разных крупных таксонах животных происхождение К. различно. К. крылатых насекомых представляют пластинчатые придатки груди, которые развиваются из складок покровов средне- и заднегруди. Жёсткость К. придают трубчатые утолщения — *жилки*, по к-рым в К. поступает гемолимфа, проходят трахеи и нервы. Обычно у насекомых



Крылья летающего ящера (*А*), **птицы** (*Б*) **и летучей мыши** (*В*): *1* — плечо; *2* — локтевая кость; *3* — лучевая кость; *4* — летательная перепонка; *5* — маховые перья; I—V — пальцы.

две пары К., однако у двукрылых задняя пара превратилась в жужжальца, у веерокрылых исчезла передняя пара, а у жесткокрылых она превратилась в жёсткие надкрылья, к-рые в покое прикрывают сложенные К. задней пары. Различают сетчатые К. со мн. жилками, продольными и поперечными (напр., у сетчатокрылых, стрекоз), и перепончатые с малым числом жилок, особенно поперечных (перепончатокрылые). К. приводятся в движение мощными пучками

мышц и описывают в воздухе очень сложную траекторию. У нек-рых насекомых число взмахов достигает 1000 в секунду. К. позвоночных — видоизменённые передние конечности. Основу К. птиц составляют плечевая, лучевая и локтевая кости и сильно видоизменённые кости кисти, в к-рой сохранились лишь три пальца. Несущая поверхность К. образована перьями, черепицеобразно налегающими друг на друга. Форма К. птиц зависит от особенностей их полёта. Аэродинамически выгодны сводчатые профили К., меняющиеся при полёте, как и площадь крыла. Основная и кистевая части К. двигаются с разной скоростью и в разл. плоскостях, меняют своё положение маховые перья. У др. летающих позвоночных К. образованы кожными летательными перепонками, к-рые у летающих ящеров поддерживались сильно удлинённым IV пальцем, а у рукокрылых натянуты между удлинёнными II — V пальцами, туловищем и задними конечностями. У всех летающих позвоночных усиливаются грудные мышцы, играющие основную роль при полёте.

КРЫ́СЫ (*Rattus*), род мышиных. Дл. тела 8—30 см, хвост немного длиннее или немного короче тела. Система рода не разработана; различают от 65 до 280 видов. Наибольшее число видов в тропич. Азии и Африке; с человеком расселились всесветно. В СССР — 3 вида: пасюк, или серая К., чёрная К. (*R. rattus*) — везде, кроме пустынь, Крайнего Севера и высокогорий, и туркестанская К. (*R. turkestanicus*, или *R. rattoides*) — в Ср. Азии и на Ю.-З. Казахстана. Одни виды растительноядные, другие — плотоядные, третьи — всеядные; активны ночью и в сумерках. 2—4 помёта в год. В помёте 1—17 детёнышей (в среднем 6—8). Половозрелость в 3—4-месячном возрасте. Повреждают посевы; могут быть носителями возбудителей мн. инфекций. Лабораторные животные. К. наз. также представителей мн. др. родов мышиных. См. рис. 22 при ст. *Грызуны*.

КРЯ́КВА (*Anas platyrhynchos*), птица сем. утиных. Дл. ок. 60 см. У самца весной голова и шея тёмно-зелёные, на крыле сине-фиолетовое «зеркальце»; самка буроватая. Распространена К. в Европе, Азии (кроме Ю.) и в Сев. Америке; в СССР — от юж. границ до Сев. полярного круга (в Вост. Сибири не доходит до него). Перелётная птица; одиночки зимуют на незамерзающих водоёмах. Гнездится на берегах водоёмов, изредка на деревьях (в дуплах) и даже на крышах домов в городах. Питается водорослями, семенами, рачками, моллюсками. С созреванием хлебов вылетает по ночам на кормёжку на поля; местами вредит посевам риса. Объект охоты. Гавайский подвид К. (*A. p. wyvilliana*) — в Красной книге МСОП. Родоначальник разнообразных пород домашних уток.

КСАНТИ́Н, 2,6-диоксипурин, продукт окисления пуриновых оснований в живых клетках. Образуется при гидролитич. дезаминировании гуанина и аэробном окислении гипоксантина. В свободной форме обнаружен вместе с др. пуриновыми основаниями в тканях и жидкостях животных, в растениях. В виде кальциевой соли входит в состав мочевых камней. Под действием фермента ксантиноксидазы К. окисляется в мочевую к-ту. Алкалоиды кофеин, теобромин, теофиллин — метилированные производные К.

КСАНТО́РИЯ (*Xanthoria*), род лишайников сем. телошистовых (Teloschistaceae) порядка круглоплодных (Cyclocarpales). Таллом листоватый, в виде оранжево-жёлтых розеток, снизу более светлый, прикрепляется к субстрату ризоидами, нередко с соредиями и изидиями. Апотеции леканоровые; споры двухклеточные, биполярные, образуются по 8 в асках. Ок. 15 видов, в Сев. и Юж. полушариях; в СССР — 9 видов. Растут на коре деревьев, скалах, гнилой древесине, нек-рые нитрофилы — на почве (вдоль дорог, в парках).

КСАНТОФИ́ЛЛЫ, природные пигменты из группы каротиноидов; кислородсодержащие производные каротинов. Известно более 50 разл. К. с разными функциональными группами (спирты, кетоны, альдегиды, окиси, простые и сложные эфиры), относящихся к ациклич., моноциклич. и бициклич. каротиноидам. Содержатся в листьях, цветках, плодах и почках высших растений, а также во мн. водорослях и микроорганизмах. В сочетании с флавоноидами создают осеннюю окраску листвы. Участвуют в фотосинтезе в качестве дополнит. пигментов. Возможно, К. играют также роль светофильтров, защищающих чувствительные к свету ферменты от разрушения.

КСАНТОФО́РЫ (от греч. xanthós — жёлтый и phorós — несущий), эритрофоры (от греч. erythrós — красный и phorós — несущий), ярко окрашенные жёлтые, оранжевые и красные пигментные клетки кожи низших позвоночных и ряда групп беспозвоночных, напр. ракообразных. Осн. пигменты — птеридины (синтезируются на специализир. структурах — птериносомах) и каротиноиды (поступают из пищи и концентрируются в цитоплазме К. в виде масляных и жировых капель).

КСЕ́НИИ (греч. xénia — гостеприимство, от xénos — гость, чужой, посторонний), влияние пыльцы высших цветковых растений на признаки эндосперма опыляемого растения. Механизм К. стал понятным после открытия в 1898 С. Г. Навашиным *двойного оплодотворения* и заключается в гибридном происхождении эндосперма. Так, если спермии пыльцевого зерна имеют доминантный аллель гена, контролирующего определ. признак эндосперма (напр., окраску), то развитие соответствующего признака будет определяться этим аллелем после слияния ядра спермия и центр. ядра зародышевого мешка, из к-рого и образуется эндосперм. Наиб. яркий пример ксенийности — наличие в одном початке кукурузы по-разному окрашенных зёрен (результат расщепления). У животных К. иногда наз. ошибочно описанные случаи влияния на признаки потомства от данного самца признаков самца, от к-рого самка приносила потомство прежде.

КСЕНОБИО́ТИКИ (от греч. xénos — чужой и bíotos — жизнь), чужеродные для организмов соединения — пестициды, препараты бытовой химии, лекарств. средства и т. п. Попадая в окружающую среду в значит. количествах, К. могут вызвать гибель организмов, нарушить нормальное течение природных процессов в биосфере. Изучение превращений К., путей их детоксикации и деградации в организмах и во внеш. среде важно для организации сан.-гигиенич. мероприятий, мер по охране природы. См. также *Загрязнение биосферы*, *Охрана природы*.

● Парк Д. В., Биохимия чужеродных соединений, пер. с англ., М., 1973.

КСЕНОГА́МИЯ (от греч. xénos — чужой и *...гамия*), перекрёстное опыление, при к-ром цветки одного растения опыляются пыльцой цветков др. растений того же вида. Свойственна большинству растений. Ср. *Гейтоногамия*.

КСЕНОКО́НХИИ (Xenoconchia), группа вымерших моллюсков, обычно выделяемых в самостоят. класс. Возможно, родственны моноплакофорам, брюхоногим и лопатоногим моллюскам. 4—5 видов. Известны из каменноугольных и нижнепермских отложений Юж. Урала, пермских — Гренландии и Гималаев. Имели высокую, более 10 см, коническую раковину, открытую только на широком конце и без перегородок внутри. Интересны для выяснения путей эволюции палеозойских моллюсков. См. рис. 2 при ст. *Моллюски*.

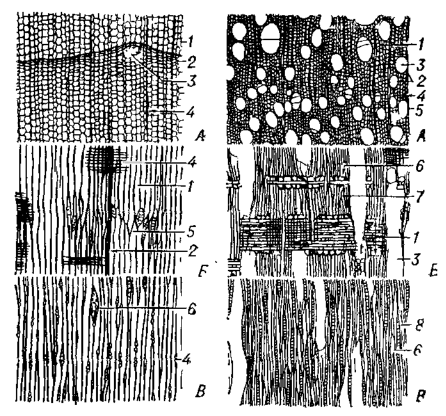
КСЕНОТУРБЕЛЛИ́ДЫ (Xenoturbellida), класс плоских червей (иногда их относят к ресничным червям). Единств. совр. представитель — *Xenoturbella bocki*, обитающий в Северном м. на глуб. ок. 100 м, описан в 1949 как примитивная турбеллярия. Тело (дл. до 3 см) овальное, уплощённое, покрыто высоким ресничным и железистым эпителием. Рот на брюшной стороне, ведёт в мешковидную кишку. Рыхлое нервное сплетение залегает в толще эпидермиса и спереди образует слабое сгущение; здесь же находится статоцист с неск. статолитами. Гермафродиты. Половые клетки диффузно рассеяны в паренхиме. Спермии примитивные, с одним жгутом.

КСЕРОМОРФИ́ЗМ (от греч. xērós — сухой и morphḗ — форма, вид), совокупность анатомо-морфологич. особенностей растений, приспособившихся к недостатку воды. К. выражается в уменьшении размера листьев и клеток, увеличении числа клеток, устьиц и сети жилок, что обусловливает повышение засухоустойчивости, а также в приспособлениях эпидермы к снижению транспирации (толстая кутикула, опушение). У листьев верх. ярусов в связи с затруднённым водоснабжением К. выражен в большей степени, чем в ниж. ярусах. К. — результат приспособления растений (эвксерофитов) в филогенезе к перенесению засухи. К. возникает и при недостатке азота. См. также *Ксерофиты*.

КСЕРОФИ́ТЫ (от греч. xērós — сухой и *...фит*), растения сухих местообитаний, способные благодаря ряду приспособит. признаков и свойств (см. *Ксероморфизм*) переносить перегрев и обезвоживание. У суккулентов эволюция шла по пути повышения способности к накоплению запасов воды (жароустойчивы благодаря большой вязкости протоплазмы и высокому содержанию связанной воды в клетках, но не выносят обезвоживания). Гемиксерофиты не выносят длит. обезвоживания; устойчивы к засухе благодаря корневой системе, достигающей грунтовых вод, интенсивным процессам транспирации и обмена веществ (шалфей, верблюжья колючка). Эвксерофиты хорошо переносят обезвоживание и перегрев, т. к. их протоплазма обладает высокой вязкостью, а обмен веществ малоинтенсивен (нек-рые виды полыни — *Artemisia arenaria*, и др.).

Пойкилоксерофиты при обезвоживании впадают в анабиоз.

КСИЛЕ́МА [от греч. xýlon — (срубленное) дерево], водопроводящая ткань сосудистых растений. Вместе с флоэмой образует проводящую систему, объединяющую все органы растения. По времени и месту образования делится на первичную (производную прокамбия) и вторичную (производную камбия). Вторичная ксилема (древесина) включает трахеальные элементы (сосуды, трахеиды — мёртвые полые клетки, осуществляющие дальний, или осевой, транспорт растворов), паренхимные элементы (околососудистые клетки, клетки лучевой и тяжевой паренхимы, осуществляющие ближний, или радиальный, транспорт солей, регуляцию дальнего транспорта солей, запасание и ближний транспорт пластич. веществ), а также волокнистые трахеиды и волокна либриформа — клетки, выполняющие опорную, иногда запасающую функции. Вторичная К. накапливается в течение всей жизни растения и состоит из годичных колец прироста. Соотношение между функционирующей (заболонной) и нефункционирующей (ядровой) древесиной варьирует у разных растений и зависит от климатич. условий. Древесина хвойных и древесных двудольных — осн. источник пром. лесоматериалов, сырьё для бумажной и химич. пром-сти. Делится на мягкую (хвойных) и твёрдую (двудольных) древесину. См. также *Древесина*. См. рис. при ст. *Стебель*.



Три среза древесины сосны (слева) и ивы (справа): *А* — поперечный; *Б* — радиальный; *В* — тангентальный. Слева: *1* — трахеида ранней древесины; *2* — трахеида поздней древесины; *3* — смоляной ход; *4* — луч; *5* — вершина трахеиды; *6* — луч со смоляным ходом. Справа: *1* — луч; *2* — ранняя древесина; *3* — сосуд; *4* — поздняя древесина; *5* — сложная пора; *6* — стоячая лучевая клетка; *7* — лежачая лучевая клетка; *8* — однорядный луч.

КСИЛО́ЗА, древесный сахар, моносахарид из группы пентоз. Входит в состав пектиновых веществ, камедий, слизей, гемицеллюлоз, нек-рых гликопротеидов. Осн. источник D-К. — ксиланы древесины. Продукт восстановления К.— ксилит — применяют как заменитель сахара при сахарном диабете.

КСИЛОКО́ПЫ, пчёлы-плотники (*Xylocopa*), род пчёл сем. Anthophoridae. Крупные, размером со шмеля. Ок. 500 видов, гл. обр. в тропиках; в СССР — 6—7 видов. Гнёзда обычно строят в мёртвой трухлявой древесине (в столбах, балках и т. п.). Неогеновые реликты тропич. происхождения — пчела-плотник (*X. valga*) и ксилокопа фиолетовая (*X. violacea*) — в Красной книге СССР. См. рис. 20 в табл. 25.

КТЕНИ́ДИИ (ctenidia), первичные парные жабры моллюсков, расположенные в мантийной полости. Состоят из осевой пластины с 2 рядами многочисл. жаберных лепестков, покрытых мерцат. эпителием. Движение ресничек мерцат. эпителия обеспечивает циркуляцию воды вокруг К., что способствует газообмену между кровью и водой через стенки кровеносных сосудов и жаберных лакун, пронизывающих К. У большинства головоногих моллюсков 1 пара К., у наутилусов 2 пары, у моноплакофор 5—6 пар. У панцирных моллюсков 4—80 пар ктенидиеподобных жабр в мантийных щелях. У брюхоногих моллюсков (кроме нек-рых переднежаберных) сохраняется только 1 левый К., у лёгочных — вместо него развивается лёгкое, у голожаберных К. заменяются адаптивными жабрами. Среди двустворчатых только первичножаберные имеют 1 пару К. с типичным перистым строением, у остальных они преобразованы в 2 пары нитевидно-двойных, удлинённых или пластинчатых жабр.

КТЕНО́ИДНАЯ ЧЕШУЯ́ (от греч. ktéis, род. падеж ktenós — гребень и éidos — вид, форма), разновидность костной чешуи костистых рыб; задний край снабжён гребнем из зубцов или шипиков. Характерна гл. обр. для окунеобразных, но встречается и у нек-рых сельдеобразных и трескообразных. Не сменяется в течение жизни рыбы. Предполагают, что шипики К. ч. улучшают гидродинамич. свойства тела рыбы. См. рис. при ст. *Чешуя*.

КТЕНОПЛА́НЫ (Ctenoplana), род гребневиков отр. платиктенид. Тело уплощённое, рот в центре его ниж. поверхности. На др. стороне находятся статоцист, 8 коротких рядов гребных пластинок и пара ветвящихся втягивающихся щупалец. 1 вид — *C. kowalewskii*. К. ползают по дну благодаря сокращению мускулатуры или плавают при помощи биения гребных пластинок. Ср. *Целопланы*.

КТЫРИ́ (Asilidae), семейство прямошовных короткоусых. К ним относится самая крупная муха Палеарктики — ктырь гигантский (*Satanas gigas*), дл. до 50 мм. Св. 5500 видов, распространены широко. В СССР — ок. 600 видов, преим. в степной и пустынной зонах. Взрослые К.— активные хищники. Как правило, ловят добычу (преим. насекомых) на лету, поедают также пауков, клещей. Личинки — хищники во всех возрастах; развиваются обычно 2—3 года. К. регулируют численность хрущей, саранчовых и др. насекомых. Иногда поедают домашних пчёл. К. гигантский — в Красной книге СССР.

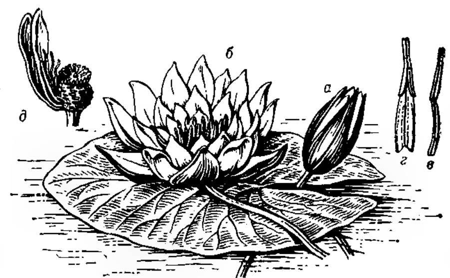
Ктырь *Laphria gibbosa*.

КУБОМЕДУ́ЗЫ (Cubomedusae), отряд сцифоидных (по др. системам — класс книдарий). Четырёхгранный высокий зонтик медуз сплошной (не разделён на 2 части кольцевой перетяжкой), без краевых лопастей и радиальных каналов, функцию к-рых выполняют далеко выдающиеся карманы желудка. 4 простых или разветвлённых щупальца. Полипы одиночные, выделяют защитный хитиновый чехлик. Нек рые К. опасны, вызывают ожоги. 17 видов, преим. в тропич. морях, на мелководье; в СССР отсутствуют.

КУБЫ́ШКА (*Nuphar*), род водных трав сем. кувшинковых. Ок. 10 (по др. данным, до 25) видов, в умеренном поясе Сев. полушария. В СССР 3—5 видов, из к-рых широко распространены К. жёлтая (*N. lutea*) и К. малая (*N. pumila*) – корневищные растения, с глубоко сердцевидными кожистыми плавающими листьями и с жёлтыми цветками на длинных цветоножках. Нередко образуют заросли, преим. в стоячих и медленно текущих водах. Корм мн. животных (водяная крыса, бобр, выхухоль и др.), семена — водоплавающих птиц. См. рис. 6 в табл. 14.

КУБЫ́ШКА, кладка яиц саранчовых, окружённая застывшими пенистыми выделениями придаточных желёз половых путей и инкрустированная частицами почвы. Имеет форму полости, выскобленной в почве яйцекладом самки. Форма К. и соотношение отд. её частей видоспецифичны (по К. определяют, какими видами саранчовых заселён участок).

КУВШИ́НКА, нимфея (*Nymphaea*), род водных растений сем. кувшинковых. Цветки диам. от 3 до 30 см, разной окраски (белые, розовые, голубые, лиловые и др.). У мн. видов ясно выражен переход тычинок в лепестки. Ок. 50 видов, почти по всему земному шару, в тропич. и умеренных поясах; в СССР 3—5 видов. К. чисто-белая, или белоснежная (*N. candida*), обычна в Европ. части СССР. К. белая (*N. alba*) доходит до 68° с. ш. и сохраняет жизнеспособность даже в промерзающих водоёмах. В стоячих или медленно текущих водах К. нередко образуют заросли. Корневища и семена К.— корм водоплавающих птиц, бобра, ондатры, выхухоли и др. животных; съедобны и для человека. К К. принадлежит и т. н. египетский, или нильский, лотос (*N. lotus*) — палеотропич. вид с белыми цветками диам. до 25 см. К. гигантская (*N. gigantea*), растущая в Австралии и Нов. Гвинее, имеет цветки до 30, а листья до 60 см в диаметре. Эти и нек-рые др. виды часто выращивают как декоративные. К. часто неправильно наз. водяной лилией. См. рис. 3 в табл. 14.



Кувшинка белая: *а* — бутон; *б* — распустившийся цветок; *в* — внутренняя тычинка; *г* — лепестковидная тычинка; *д* — пестик с лучистым рыльцем и рубцами лепестков и тычинок.

КУВШИ́НКОВЫЕ, нимфейные, порядок (Nymphaeales) и семейство (Nymphaeaceae) двудольных растений. Порядок К. происходит, вероятно, от одной из древних групп бессосудистых магнолиевых. Водные травы, б. ч. корневищные. Проводящие пучки в стебле рассеянные, как у однодольных. Сосуды отсутствуют. Цветки одиночные, б. ч. обоеполые, преим. спироциклические. В порядке 3 сем.: К., кабомбовые (Cabombaceae) и роголистниковые (Ceratophyllaceae). В сем. К. 6 родов (в т. ч. кувшинка, кубышка, виктория), ок. 60 (по др. данным, ок. 90) видов, почти повсеместно; в СССР — 7 видов. Многолетние (кроме эвриалы) травы. Для большинства К. характерна гетерофиллия: плавающие надводные и подводные листья. В тканях К. развиты воздухоносные полости, обеспечивающие газообмен и удерживающие листья на поверхности воды. Цветки правильные, обычно на длинной цветоножке с многочисл. лепестками; тычинки часто примитивного типа — лентовидные, с выраженным надсвязником. Опыляются К. преим. жуками. Плод — ягодообразная многолистовка. Обычно плоды созревают под водой, затем разрушаются, одетые слизью семена всплывают, а после очищения от слизи падают на дно. Размножение преим. вегетативное. Мн. виды — широко культивируемые водные декор. растения, семена и корневища нек-рых видов съедобны. См. рис. 2—6 в табл. 14.

КУДУ́, два вида лесных антилоп; иногда выделяют в отд. род *Strepsiceros*. Дл. тела большого К. (*Tragelaphus strepsiceros*) до 245 см, выс. в холке до 132 см. Распространён от Судана, Чада, Уганды, Сомали и Эфиопии к Ю. до сев. части ЮАР, к З. до Намибии и сев.-вост. части Заира. Малый К. (*T. imberbis*) несколько меньше, на Ю.-З. Аравийского п-ова, на В. Центр. Африки. Объект охоты. К. разводят на фермах вместе с домашним скотом, с к-рым К. не конкурируют, т. к. питаются кустарниками. См. рис. 7 при ст. *Полорогие*.

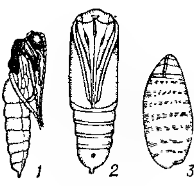
КУЗНЕ́ЧИКОВЫЕ (Tettigonioidea), надсемейство прямокрылых. Известны с верхней перми. На передних голенях — орган слуха. У самцов на надкрыльях — звуковой аппарат. Яйцеклад длинный саблевидный. Основное сем., настоящие кузнечики (Tettigoniidae), объединяет 19 подсем., почти 1130 родов. Св. 7 тыс. видов; обитают среди кустарников, травянистых зарослей и на каменистых осыпях. В СССР — св. 200 видов, преим. на Ю.; обычны зелёный кузнечик (*Tettigonia viridissima*), дл. 27—42 мм, яйцеклад 22—32 мм, и серый кузнечик (*Decticus verrucivorus*). Зимуют обычно яйца, в почве, на растениях, в их тканях; личинки отрождаются весной, окрыление и яйцекладка летом. Нек-рые К. вредят культурным растениям, особенно в засушливые годы. 7 видов К. в Красной книге СССР. См. рис. при ст. *Прямокрылые*.

КУЗОВКО́ВЫЕ (Ostraciontidae), семейство рыб отр. иглобрюхообразных. Дл. до 50 см. Голова и тело покрыты панцирем из многоугольных неподвижно соединённых костных пластин. Хвостовой плавник голый. Зубы конические, мощные. Многие ярко окрашены, у нек-рых хорошо выражен половой диморфизм. Ок. 20 видов, на небольших глубинах в прибрежной зоне всех тропич. морей. Плавают медленно, но очень манёвренны. Биология мало изучена. Питаются моллюсками, иглокожими, крабами, иногда водорослями. Ткани тела содержат токсины, но после спец. обработки К. съедобны. Объект местного промысла. См. рис. 3, 4 при ст. *Иглобрюхообразные*.

КУЗУ́, кистехвостые кускусы (*Trichosurus*), род кускусовых. Дл. тела 32—58 см, хвоста 24—38 см. Хвост пушистый, на конце снизу обнажённый. 3 вида, в Австралии, Тасмании и на о-вах прол. Басса; завезены в Нов. Зеландию. Обитают в лесах и кустарниковых зарослях. Древесные животные. Гл. обр. растительноядные, поедают также насекомых. Рождают 1 детёныша. Добываются из-за ценной шкурки.

КУ́ЗЬКИ, хлебные жуки (*Anisoplia*), род жуков сем. пластинчатоусых. Распространены в Евразии, в СССР — 26 видов. Жуки питаются цветками и созревающими зёрнами злаков. Лёт в июне — июле. Яйца откладывают в почву, мн. виды — на пахотных землях. Личинки развиваются в почве, питаясь растит. остатками или корнями злаков. В Ср. и Юж. Европе, Зап. Сибири встречается К.-крестоносец (*A. agricola*), дл. 10—14 мм, надкрылья рыжеватые с чёрным рисунком, напоминающим крест. В Вост. Европе и на Кавказе распространён К. хлебный (*A. austriaca*), дл. 13—20 мм. Генерация двухгодовая. При массовом размножении наносит вред зерновым культурам. См. рис. 32 в табл. 28.

КУ́КОЛКА, стадия индивидуального развития насекомых с полным превращением, следующая за личинкой. К. не питается и обычно неподвижна. В ней происходит интенсивная внутр. перестройка, в процессе к-рой насекомое превращается из личинки во взрослую особь — имаго; при этом большинство личиночных органов разрушается, а органы имаго формируются заново из особых зачатков — имагинальных дисков. Продолжительность стадии К. от 6—10 сут (у ряда мух) до мн. месяцев (если К. впадает в диапаузу). Различают 3 типа К. У свободных (открытых) К. крылья, усики и ноги плотно прижаты к телу, но не сцеплены с ним (напр., у сетчатокрылых, перепончатокрылых, большинства жуков); К. ручейников и верблюдок даже активно передвигаются с помощью конечностей. У покрытых К. общий покров охватывает ноги, усики и крылья (напр., у бабочек, длинноусых и прямошовных короткоусых двукрылых); такие К. менее подвижны, чем свободные. Окукливаются личинки обычно в коконах и др. укрытиях, реже открыто. У скрытых, или бочонкообразных, К. личиночная шкурка при последней линьке не сбрасывается, а превращается в ложный кокон (пупарий), в к-ром лежит К., напр. у мух и галлиц.



Типы куколок: *1* — открытая или свободная (наездника); *2* — покрытая (бабочки); *3* — скрытая (мухи).

КУ́КОЛЬ (*Agrostemma*), род однолетних трав сем. гвоздичных. Цветки довольно крупные, одиночные. 3 вида, в умеренном поясе Евразии. В СССР — 2 вида, в т. ч. К. обыкновенный (*A. githago*) — сильно опушённое растение с тёмно-розовыми, иногда белыми цветками; специализир. сорняк посевов озимых и яровых хлебов — семена распространяются только с семенами хлебных злаков (в почве за зиму отмирают). Благодаря очистке семенного материала виды К. встречаются редко. Опыляются бабочками. Семена ядовиты (примесь их в муке опасна для человека). К. льняной (*A. linicola*) изредка засоряет посевы льна-кудряша. См. рис. 3 при ст. *Гвоздичные*.

КУКУРУ́ЗА, маис (*Zea mays*), однолетнее травянистое культурное растение сем. злаков. Анемофильное, однодомное, с раздельнополыми соцветиями, прямым стеблем выс. от 50—80 см до 5—6 м. Мужское соцветие верхушечное — метёлка, женское — пазушное — початок (на растении 1—2, редко 3 початка), дл. до 45 см. Плод — зерновка, в среднем от 500 до 1000 зёрен в початке. К.— одна из важнейших зерновых культур мира. Осн. р-ны возделывания — США (ок. 50% мирового урожая К.), а также Центр. и Юж. Америка, Юж. и Юго-Вост. Европа, Юго-Вост. Азия, Юж. и Вост. Африка. В СССР К. возделывают на Украине, в Молдавии, на Сев. Кавказе, в Поволжье и в Ср. Азии. В зависимости от свойств зерна различают семь подвидов. К. кремнистая (*Z. m. indurata*), с очень твёрдым снаружи и слабомучнистым внутри зерном, устойчива к неблагоприятным климатич. условиям. Её сорта определяют сев. границу возделывания К., наиб. часто в Центр. Европе. К. зубовидная (*Z. m. indentata*), с зёрнами, имеющими углубление на вершине и похожими на лошадиные зубы,— важнейший в мировом масштабе подвид. Теплолюбива, возделывается в юж. р-нах. Зерно К. сахарной (*Z. m. saccharata*), богатое сахарами, отваривают или консервируют. У К. лопающейся (*Z. m. everta*) зёрна мелкие (не больше, чем у пшеницы), очень твёрдые, стекловидные, при сильном нагревании лопаются и сильно раздуваются; из них изготовляют кукурузные хлопья. Зерно К. содержит 9—17% белка, 4—6% масла (в зародыше до 40%), 65—70% углеводов, однако бедно витаминами группы В (в р-нах, где К. составляет осн. продукт питания, часта пеллагра). К. используют в пищевой (зёрна, кукурузные хлопья, мука, крупа, крахмал, масло), пивоваренной и спиртовой пром-сти, в медицине (кукурузные рыльца), как кормовое растение. Из кукурузных стеблей, стержней початков и обёрток вырабатывают бумагу, линолеум, вискозу, изоляц. материалы, искусств. пробку, киноплёнку. Впервые введена в культуру на терр. совр. Мексики древними майя и ацтеками (около 5200 до н. э.). После открытия Колумбом Америки К. быстро распространилась по всему земному шару. В Европу завезена в кон. 15 в., на терр. СССР возделывается с 17 в. Вероятным предком культурной К. считают распространённое в Мексике сорное растение — теосинте мексиканскую (*Euchlaena mexicana*), внешне похожую на кукурузу. К.— классич. объект генетич. исследований, направленных на создание гетерозисных форм, отличающихся высокой урожайностью. См. рис. 10 в табл. 21.

● Грушка Я., Монография о кукурузе, пер. с чеш., М., 1965; Шмараев Г. Е., Тараканов П. С., Экзотические расы кукурузы Латинской Америки и их использование в селекции, в кн.: Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1980, т. 69, в. 1; Культурная флора СССР, т. 6 — Кукуруза, М., 1982.

КУКУ́ШКИН ЦВЕТ (*Coronaria flos-cuculi*), многолетнее травянистое растение рода горицвет. Соцветие рыхлое, метельчатое, с розовыми (редко белыми) цветками. В Европе, на Кавказе, в Зап. и

Вост. Сибири и как заносное в Сев. Америке; в СССР — одно из обычных растений на сырых лугах (нередко придаёт им розовый аспект), полянах, опушках, в светлых лесах, на травяных болотах. Цветёт с конца весны до середины лета. Опыляется бабочками. На стеблях часто пена, похожая на слюну,— т. н. кукушкины слюнки, выделяемые личинками пенниц. К. ц. иногда включают в род лихнис (*Lychnis*). См. рис. 1 при ст. *Гвоздичные*.

КУКУ́ШКОВЫЕ (Cuculidae), семейство кукушкообразных. Известны начиная с верхнего эоцена. Дл. 15—70 см. В отличие от представителей второго семейства отр. кукушкообразных — турако-

Птенец обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*), выбрасывающий яйцо из гнезда лесного конька (*Anthus trivialis*).

вых — у К. края клюва ровные. Ноги у древесных К. короткие, у наземных — длинные, приспособленные к бегу. Летают хорошо. 39 родов, 129 видов. Распространены широко, кроме полярных областей; особенно разнообразны в тропиках. В СССР — 6 видов, в т. ч. 5 видов гнездящихся. Перелётные птицы. Мн. К. моногамы. Откладывают 2—6 яиц, насиживают самка и самец. Птенцы птенцового типа. Ок. 80 видам К. свойствен *гнездовой паразитизм*. Нек-рые К. занимают чужие гнёзда, но птенцов выводят сами. Южноамер. кукушки-личинкоеды (из родов *Crotophaga* и *Guira*) и гоацин строят

Черногорлая овсянка (*Emberiza tristrami*), принёсшая корм кукушонку.

обществ. гнёзда и сообща высиживают яйца. Большинство К.— насекомоядные.

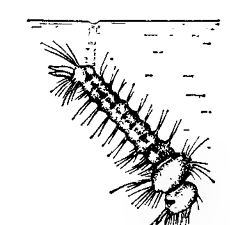
КУКУШКООБРА́ЗНЫЕ (Cuculiformes), отряд птиц. В двух резко различающихся подотрядах по 1 сем.— тураковые и кукушковые.

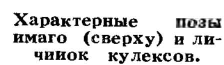
КУ́КША (*Perisoreus infaustus*), птица сем. вороновых. Дл. 26—30 см. Распространена в хвойных лесах сев. части Евразии; в СССР — от зап. границ на В. до Сахалина, на Камчатке и Курильских о-вах отсутствует. Гнёзда на деревьях, массивные, с тёплой выстилкой, т. к. К. гнездится в апреле — мае. После гнездования кочуют выводками, потом парами или поодиночке. Преим. животноядные, иногда поедают ягоды и семена.

КУЛА́Н (*Equus hemionus*), вид лошадей. Дл. тела ок. 2 м, выс. в холке ок. 125 см. Голова у К. более крупная, чем у тарпана, уши длиннее, ноги тоньше, с узкими копытами. Грива короткая, стоячая, на нижней трети хвоста длинные грубые волосы образуют кисть. Окраска песчано-жёлтая, вдоль хребта тёмная полоса, кисть хвоста чёрная. В пустынях и полупустынях Передней, Ср. и Центр. Азии. Живёт группами от 3 до 50 голов. Гон в июне — августе. Беременность 331—374 сут. Половозрелость у самок в 2—3 года, у самцов в 3 года. Численность К. резко сокращается; в СССР сохранился только на Ю. Туркмении (Бадхызский заповедник) подвид К.— онагр (*E. h. onager*), численность к-рого на кон. 70-х гг. 20 в.— св. 2000 особей. Завезён на о. Барсакельмес в Аральском м. и в заказники в предгорьях Копетдага. В Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 3 при ст. *Непарнокопытные*.

● Банников А. Г., Кулан, М., 1981.

КУ́ЛЕКСЫ (*Culex*), род кровососущих комаров. Дл. 3—5 мм. Сидящие комары держат брюшко в отличие от малярийных комаров параллельно субстрату. Св. 400 видов, в осн. в тропиках; в СССР — ок. 20 видов. Личинки живут у поверхности воды, прикрепившись задним концом тела к поверхностной плёнке, висят вниз головой под углом к поверхности; фильтраторы, нек-рые — хищники. Могут развиваться в солоноватых





Характерные позы имаго (сверху) и личинок кулексов.

и сильно загрязнённых водах. Зимуют оплодотворённые самки. Обычен *C. pipiens*, один из его подвидов (*C. p. molestus*) часто размножается в городах (даже зимой). К. могут переносить плазмодии птиц, возбудителей западнонильской лихорадки, японского энцефалита и др. заболеваний.

КУЛИКИ́ (*Limicolae*), подотряд ржанкообразных. Дл. 14—62 см. Ноги длинные, иногда с перепонкой у основания пальцев. К. хорошо бегают, могут плавать, полёт обычно быстрый. В зависимости от способа добывания корма форма клюва варьирует от короткого (шиловидного или довольно толстого) до длинного (прямого или изогнутого). 2 сем.: цветные бекасы и ржанковые. Распространены широко, отсутствуют лишь в Антарктиде. Мн. К. совершают сезонные, иногда очень дальние, перелёты (из сев. р-нов Сибири в Австралию или с Аляски в Аргентину). К. населяют гл. обр. открытые биотопы: берега водоёмов, болота, степи и пустыни. Осн. пища — беспозвоночные, нек-рые К. поедают ягоды и семена. Гнёзда, как правило, на земле. В кладке 2—5 яиц (чаще 4). Мн. К.— объект охоты.

● Козлова Е. В., Ржанкообразные. Подотряд кулики, М.—Л., 1961—62 (Фауна СССР. Птицы, т. 2, в. 1, ч. 2—3).

КУЛИКИ́-СОРО́КИ (*Haematopus*), род ржанковых, иногда выделяемый в отд. семейство. 4 вида, спорадично распространены по берегам морей и внутр. водоёмов. Кулик-сорока (*H. ostralegus*) распространён на всех континентах, в СССР — от Баренцева до Чёрного м., на В. до Оби и Ср. Азии и на Д. Востоке. Дл. 40 см. Вершина клюва сжата с боков; вставив клюв между приоткрытыми створками раковины моллюска, К.-с. поворачивает голову на 90° и разрывает мускул, замыкающий раковину. В отличие от др. куликов К.-с. носят корм своим птенцам. Питаются преим. моллюсками, а также рачками и насекомыми. 1 вид и 1 подвид в Красной книге МСОП.

КУЛИ́К-ЛОПА́ТЕНЬ (*Eurynorhynchus pygmeus*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 14 см. Вершина клюва расширена в виде ромбич. лопаточки, что, видимо, облегчает добывание корма в воде. Эндемик СССР. Гнездится в приморских тундрах Чукотского п-ова, Анадырского зал. и сев.-вост. части Камчатки. Зимуют в Юго-Вост. Азии. Токующий самец взлетает вверх на 10—15 м и, издавая мелодичную трель, зависает в воздухе, трепеща крыльями, как жаворонок. В Красной книге СССР. См. рис. 7 при ст. *Ржанковые*.

КУЛЬТИВА́Р (cultivar, от англ. cultivated variety — культурная разновидность), совокупность культивируемых растений, явственно отличающаяся какими-либо морфол., физиол., цитол. или др. признаками и сохраняющая эти отличит. признаки при половом или бесполом воспроизведении. Термины «К.» и «сорт растений» эквивалентны.

КУЛЬТУ́РА МИКРООРГАНИ́ЗМОВ, популяция микроорганизмов на питат. среде, находящаяся в состоянии размножения или закончившая его. Чистая культура состоит из микроорганизмов одного вида, смешанная (первично выделенная из природных источников — почвы, воздуха, воды и др.) — из нескольких. Элективной (накопительной) культурой наз. такая, в к-рой из большого числа форм, имеющихся в посевном материале, растёт преим. один вид. Поддерживают культуру микроорганизмов на жидких или твёрдых питат. средах в колбах или пробирках, предохраняя от высыхания и тормозя процессы метаболизма понижением темп-ры хранения, периодически пересевают на свежую среду. Для длит. хранения культуры высушивают под вакуумом (лиофильная сушка) в спец. защитных средах и запаивают в ампулах или хранят в жидком азоте. Выращивание К. м. на жидких и твёрдых питат. средах (культивирование микроорганизмов) широко используется при изучении микроорганизмов и в микробиол. пром-сти. Питат. среда содержит все необходимые для роста микроорганизмов вещества. При К. м. поддерживаются оптим. физико-химич. условия: темп-ра, аэрация, газовая среда, pH, окислит.-восстановит. потенциал, солёность. Для К. м. применяется спец. аппаратура, в т. ч. ферментеры объёмом от 1 л до 1000 м³. Известны методы получения культур из одной изолированной клетки с наблюдением под микроскопом и методы микрокультивирования (в капле среды, в капиллярах).

● Перт С. Дж., Основы культивирования микроорганизмов и клеток, пер. с англ., М., 1978; Печуркин Н. С., Популяционная микробиология, Новосиб., 1978.

КУЛЬТУ́РА ТКА́НЕЙ, эксплантация, метод сохранения жизнеспособности органов или их частей, участков тка-

ней и отд. клеток вне организма. К. т. основана на создании асептич. условий, обеспечивающих питание, газообмен и удаление продуктов обмена культивируемых объектов при темп-ре, близкой к оптимальной для организма, компоненты к-рого взяты для выращивания. Первые опыты по К. т. у животных осуществил в 1907 Р. Гаррисон; клетки зачатка нервной системы зародыша лягушки в капле лимфы оставались живыми неск. недель, из них вырастали нервные волокна. В дальнейшем успехи в разработке К. т. были обусловлены гл. обр. созданием и усовершенствованием синтетич. питат. сред, содержащих необходимые для жизни клеток вещества.

Культуры клеток бывают 3 типов: первичные культуры, к-рые практически можно получить из любого органа, но через 2—3 нед они погибают; диплоидные культуры, получаемые, как правило, из эмбриональных тканей, в к-рых длительно сохраняются исходные биол. свойства, в т. ч. и постоянство диплоидного набора хромосом (до 50 пассажей); перевиваемые (стабильные) линии, к-рые могут существовать вне организма длит. время (десятки лет). Широкое распространение получил способ однослойных клеточных культур, при к-ром эксплантатом служит взвесь клеток, получаемая из измельчённой ткани при воздействии на неё ферментов (обычно трипсина). Ткани (обычно кусочки ок. 1 мм^3) культивируют в спец. камерах в свёртывающейся смеси из плазмы крови, эмбрионального экстракта и изотонич. солевого раствора. При длит. культивировании увеличивающийся в размерах эксплантат обычно делят на части и пересевают. Существуют тканевые штаммы, культивируемые с пересевами десятки лет. Для культур органов применяют среды из агара или желатина с добавлением необходимых компонентов, а также пластмассовые фильтры на поверхности желточной оболочки куриного яйца.

С помощью К. т. изучают гистогенез, межтканевые и межклеточные взаимодействия, дифференцировку, рост и деление клеток, особенности обмена веществ в живых клетках, потребности их в питании, чувствительность к разл. веществам, в т. ч. к лекарствам. На клетках культур делают разл. операции: удаляют части клетки, вводят в неё микробы и вирусы. На К. т. готовят ряд вакцин, напр. против оспы, кори, полиомиелита. Органные культуры используются при изучении закономерностей развития зачатков органов в норме и в эксперименте, при совместном культивировании органов от разных особей одного или неск. видов и т. д., а также для изучения способов сохранения жизнеспособности изолированных органов и тканей, предназначенных для трансплантации. К. т.— один из важнейших методов экспериментальной биологии. Вместе с тем следует учитывать, что культивируемые объекты находятся в искусств. условиях, не соответствующих полностью условиям внутр. среды организма.

Первые работы по К. т. у растений провёл Ф. Стюард, показавший взаимное влияние делящихся клеток в культуре изолированной флоэмы моркови на процесс их дифференцировки (1958). Изменение условий выращивания (состав питат. сред, темп-ра, освещённость) позволяет либо поддерживать неорганизованное размножение клеток в длительной пересадочной культуре, либо индуцировать морфогенез. Установлена способность к делению и дифференцировке in vitro клеток почти любой растит. ткани (кроме, возможно, ксилемы) с образованием клеточной массы, подобной зародышу, к-рая развивается во взрослое растение, т. е. *тотипотентность* растит. клеток. Не только клетки, но и изолированные протопласты способны в условиях К. т. синтезировать новую клеточную оболочку, делиться с образованием каллюса и регенерировать в целое растение.

К. т. растений — удобная модель для изучения их онтогенеза, генетики, растит. вирусологии, обмена веществ и др. Практич. значение К. т. заключается в возможности выращивания больших количеств клеточной биомассы (напр., биомассы женьшеня) с целью получения из неё ценных веществ. Получение методом К. т. гаплоидных растений из пыльников и микроспор, культивирование семяпочек и зародышей ускоряет и облегчает селекционный процесс (напр., в селекции древесных растений). Применением клеточной инженерии в К. т. и клеток растений (гибридизация соматич. клеток, мутагенез и селекция на клеточном уровне, перенос генов) можно получать изменённые формы растений с заданными свойствами. На основе К. т. разработаны способы криоконсервации — длительного хранения в условиях глубокого холода — меристемных тканей, что позволило создать их банки, служащие цели сохранения генофонда растений.

● Бутенко Р. Г., Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений, М., 1964; Лежнев Э. И., Панкратов В. П., Кошевой Ю. В., Управляемое культивирование клеток, М., 1974; Новые методы культуры животных тканей, пер. с англ., М., 1976; Культура клеток растений, М., 1981.

КУЛЬТУ́РНЫЕ РАСТЕ́НИЯ (plantae cultae), растения, выращиваемые человеком для удовлетворения своих потребностей: пищевые, волокнистые, лекарственные, красильные, эфирномасличные, кормовые, декоративные и т. д. Число их превышает 2,5 тыс. видов (ок. 10% всех видов высших растений), относящихся почти к 50 семействам. Однако осн. массу растит. продуктов питания дают всего ок. 20 видов (напр., рис — осн. продукт питания ок. 2/3 населения Земли). Окультуривание растений началось в каменном веке и носило характер бессознат. искусств. отбора. Затем полезные растения начали разводить около жилищ (гл. обр. в центрах происхождения культурных растений). Миграции народов, мореплавание и торговля способствовали перемещению растений в др. р-ны Земли. В новых условиях растения заметно изменялись и давали начало новым формам К. р. К бронзовому веку развилось примитивное земледелие. Позже для увеличения разнообразных форм растений стали применять искусств. гибридизацию. Почти все совр. К. р. окультурены (одомашнены) за неск. (св. 6) тысячелетий до н. э. Наиб. древние из них — кукуруза, банан, кунжут, тыква, кокосовая пальма, полба, ячмень, бобы, лук, табак, картофель, рис, горох, сахарный тростник; лишь немногие растения — сахарная свёкла, каучуконосная гевея, хинное дерево — окультурены за годы н. э. Обычно в пределах родов, состоящих из мн. видов, окультурено немного (напр., из 200 видов льна окультурен только 1, из 70 видов подсолнечника — подсолнечник масличный и топинамбур).

Происхождение существующих К. р. различно. Одни происходят от ныне живущих дикорастущих видов, но сами в диком виде не встречаются, другие (напр., мн. кормовые) до сих пор произрастают в диком состоянии, третьи созданы человеком путём гибридизации (новый вид тритикале — гибрид пшеницы и ржи, рапс — естеств. гибрид листовой капусты и сурепицы, подхваченный отбором).

К. р.— результат искусств. отбора. Введение в культуру новых растений продолжается (особенно интенсивно — кормовых, лекарственных, технических), но основывается на фундаментальных открытиях биологии, в частности на достижениях генетики (селекция).

К. р. обладают рядом особенностей, не свойственных дикорастущим видам. Они не имеют естеств. ареала, широко распространены по разным странам и континентам независимо от места их возникновения (напр., родина кукурузы, подсолнечника, картофеля — Центр. и Юж. Америка, первичный очаг хлебных злаков — Передняя Азия). Естеств. эволюция у К. р. заменена селекцией, к-рая ведёт к улучшению полезных для человека свойств (урожайность, содержание белка, крахмала и т. д.). Осн. значение в селекции К. р. принадлежит мутациям, спонтанной и искусств. гибридизации между разными видами, а также полиплоидам. Селекция на основе полиплоидии обеспечивает повышение количества и качества растит. продуктов (большинство К. р.— полиплоиды). К. р. утратили естеств. средства распространения и существование их видов обеспечивается только возделыванием. Для них характерны увеличение размеров и большая изменчивость (полиморфизм) тех частей растений, к-рые имеют хоз. ценность. Постоянный обмен генофонда между формами К. р. приводит к выраженному смешению признаков, затрудняющему систематику К. р. Ассортимент К. р. расширяется по мере изучения физиол. особенностей, биохимич. состава и образа жизни растений. Для удовлетворения потребностей быстрорастущего населения Земли (только зерновых требуется ежегодно ок. 1,2 млрд. т) необходимо расширение площадей под К. р. (использование пустынных и полупустынных регионов, горных склонов, арктич. земель). В связи с этим важно создавать новые формы К. р., пригодные для выращивания в экстремальных условиях.

● Вавилов Н. И., Избр. тр., т. 1—5, М.—Л., 1959—65; Синская Е. Н., Историческая география культурной флоры, Л., 1969; Жуковский П. М., Культурные растения и их сородичи, 3 изд., Л., 1971; Купцов А. И., Введение в географию культурных растений, М., 1975; Вехов В. Н., Губанов И. А., Лебедева Г. Ф., Культурные растения СССР, М., 1978; Брежнев Д. Д., Коровина О. Н., Дикие сородичи культурных растений флоры СССР, Л., 1980.

КУМА́РЧИК (*Agriophyllum*), род растений сем. маревых. Жёсткие, колючие, сильно ветвистые однолетние травы с колючими листьями. Цветки обоеполые, в колючих пазушных клубочках. Плоды почти плоские, крылатые, с колючим носиком. 5—6 видов, в Евразии; все встречаются в СССР — на Ю.-В. Европ. части и в Ср. Азии, преим. в песчаных пустынях и степях. К. растопыренный, или колючий (*A. squarrosum*),— закрепитель песков, образует при созревании плодов перекати-поле. Молодые растения (как и др. К.) — пастбищный корм

для овец и верблюдов; прежде использовался казахами как хлебное растение. См. рис. 4 при ст. *Маревые*.

КУ́МЖА, лосось-таймень (*Salmo trutta*), рыба сем. лососёвых. Дл. проходной формы типичной К. до 1 м, масса до 13 кг, у каспийского лосося (*S. t. caspicus*) — до 51 кг. Выше и ниже боковой линии чёрные пятнышки. Хвостовой стебель высокий. Распространена в реках Вост. Европы и басс. Белого, Балтийского, Чёрного, Каспийского и Аральского морей, где образует ряд подвидов. Есть проходные и жилые формы. Половая зрелость на 5—6-м году жизни. Карликовые самцы созревают в 2—3 года. Нерест осенью, в реках Европы от Пиренеев до р. Печора, на галечном грунте, где самки роют гнёзда. Во время нереста у самцов на теле розовые пятна. Плодовитость 4700—23 000 икринок. Молодь живёт в реках от 1 до 7 лет. В море растёт медленно, питается рыбой и крупными ракообразными. Пресноводные формы К.— форели. К.— ценная промысловая рыба. Объект разведения и акклиматизации (Сев. Америка, Австралия). Аральский подвид К.— аральский лосось (*S. t. aralensis*) — в Красной книге СССР. См. рис. 3—5 в табл. 34.

КУ́МОВЫЕ (Cumacea), отряд высших раков. Известны с верхней перми. Дл. от 1 до 18 мм, редко до 35 мм. Тело разделено на широкую переднюю часть (голова и грудь) и тонкую заднюю (брюшко и тельсон). Карапакс покрывает не все грудные сегменты, его переднебоковые углы образуют ложный рострум. 3 пары ногочелюстей. Сложные глаза рудиментарны или отсутствуют. Грудные ножки б. ч. двуветвистые, брюшные — частично не развиты. 700 видов, почти исключительно морские. Питаются органич. веществом грунта. Обычно зарываются в грунт, лишь изредка плавают или ползают на его поверхности. Яйца вынашивают в выводковой камере на груди. Развитие прямое. К.— излюбленная пища рыб. См. рис. 15 при ст. *Ракообразные*.

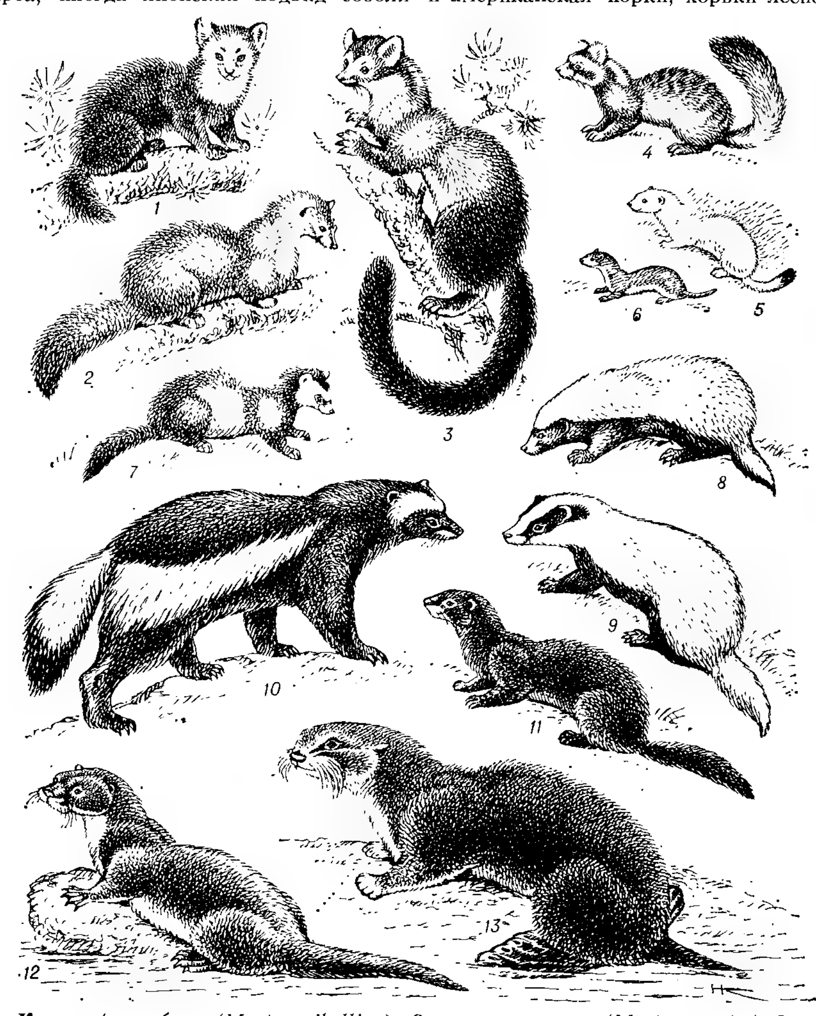
КУ́НДЖА (*Salvelinus leucomaenis*), рыба рода гольцов. На теле крупные белые пятна. Жаберных тычинок 16—23. Дл. до 76 см, масса до 4 кг. Обитает в басс. Тихого ок., от р. Пенжина до Японии. На нерест входит в реки. Половой зрелости достигает на 4-м году жизни. Нерест в июне — сентябре, неоднократный. Плодовитость до 2,3 тыс. икринок. Хищник. Часто образует жилые формы. Объект промысла. См. рис. 22 в табл. 34.

КУНЖУ́Т, сезам (*Sesamum*), род травянистых растений сем. кунжутовых (сезамовых) порядка норичниковых. Ок. 20 видов, почти все в тропич. и Юж. Африке, немногие на З. Юж. Азии. К. индийский, или культурный (*S. indicum*),— однолетнее травянистое растение выс. 1—2 м. Цветки — в пазухах листьев, белые, розовые или фиолетовые. Родом, по-видимому, из Африки, древнейшее культурное масличное растение (семена содержат масло, по качеству не уступающее оливковому). Возделывают с древности (был известен в Вавилоне) в Индии, Китае, Бирме, Судане, Эфиопии и мн. др. странах; в СССР — в Ср. Азии и Азербайджане.

Кунжут индийский: часть стебля с коробочками.

КУНИ́ЦЫ (*Martes*), род куньих. Дл. тела обычно до 50 см, у нек-рых до 80. Хвост длинный (34—44 см). В окраске преобладают бурые и коричневые тона, на груди светлое пятно. 6 видов: соболь, лесная К., американская К. (*M. americana*), каменная К. (*M. foina*), пекан, харза; иногда японский подвид соболя и южноиндийский подвид харзы выделяют в самостоят. виды. Распространены преим. в лесной зоне Евразии и Сев. Америки. В СССР — 4 вида: лесная К. каменная К., соболь и харза. В природе встречается естеств. гибрид соболя и лесной куницы — кидас. В осн. полигамы. Преим. хищники, при случае растительноядные (ягоды, орехи кедровой сосны и др.). Ценный объект пушного промысла и звероводства.

КУ́НЬИ (Mustelidae), семейство хищных. Тело вытянутое, гибкое, конечности короткие, пятипалые, с невтяжными когтями; у большинства стопо- или полустопоходящие; у нек-рых между пальцами плават. перепонки; у калана задние конечности превращены в ласты. Мех густой, пушистый, у большинства с тонким мягким подшёрстком. Многие линяют 2 раза в год. Развитые анальные железы выделяют секрет с резким запахом. Систематика семейства окончательно не разработана. Обычно выделяют 64 совр. вида, 24 рода: куницы, росомахи (единств. вид), ласки и хорьки (*Mustela*) — 13 видов, в т. ч. горностай, солонгой, ласка, колонок, итатси, европейская и американская норки, хорьки лесной и степной, фуро, перевязки (единств. вид), гризоны, тайры (единств. вид), медоеды (единств. вид), барсуки (единств. вид), 3 рода скунсов, выдры, каланы (единств. вид). На всех материках (нет в Антарктиде, Австралии и на ряде островов). В СССР — 8 родов, 16 видов. Обитают в разл. биотопах. Преим. наземные формы, нек-рые — древесные или водные. Большинство моногамы. У многих беременность с латентной стадией (задержкой) развития плода. Большинство К. 1 раз в год рождают от 1 до 18 детёнышей. Многие — типичные плотоядные животные. Ценные пушные промысловые звери, объект звероводства. Числен-



Куньи: *1* — соболь (*Martes zibellina*); *2* — лесная куница (*Martes martes*); *3* — харза (*Martes flavigula*); *4* - перевязка (*Vormela peregusna*); *5* — горностай (*Mustela erminea*); *6* — ласка (*Mustela nivalis*); *7* — лесной хорёк (*Mustela putorius*); *8* — медоед (*Mellivora capensis*); *9* — барсук (*Meles meles*); *10* — росомаха (*Gulo gulo*); *11* — европейская норка (*Mustela lutreola*); *12* — выдра (*Lutra lutra*); *13* — калан (*Enhydra lutris*).

ность ряда видов сокращается. В Красных книгах МСОП (6 видов и 1 подвид) и СССР (1 вид и 6 подвидов).

КУПА́ЛЬНИЦА (*Trollius*), род многолетних трав сем. лютиковых. Листья пальчатораздельные или лопастные. Цветки крупные, гомогамные, жёлтые или оранжевые, с нектарной ямкой в основании лепестков; опыляются насекомыми. Плод — многолистовка. Св. 30 видов, в умеренном и холодном поясах Сев. полушария; в СССР — св. 25 видов, гл. обр. в Сибири и на Д. Востоке. В Европ. части и Зап. Сибири по лесным полянам, опушкам, кустарникам, сырым лугам растёт К. европейская (*T. europaeus*) с шаровидными жёлтыми цветками, приспособленными к опылению одним из видов мух. Цветёт в конце весны — начале лета. Крупноцветковые гибриды К. европейской, К. азиатской (*T. asiaticus*), более известной под назв. жарки, огоньки, и К. китайской (*T. chinensis*) разводят как декоративные. См. рис. 4 в табл. 22.

КУПЕ́НА, соломонова печать (*Polygonatum*), род многолетних трав сем. спаржевых порядка лилейных. Листья очередные или в мутовках по 3—9, яйцевидные или эллиптические. Корневище с округлыми следами отмерших стеблей («печатями»). Цветки б. ч. зеленовато-белые, по 1—5 в пазухах листьев. Плод — ягода. Опыляются гл. обр. шмелями, возможно самоопыление. Размножаются семенами. Св. 30 (по др. данным, ок. 50) видов, в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария; в СССР — 18 видов, гл. обр. на Д. Востоке и Кавказе. Растут по лесам, кустарникам, лугам и склонам. Наиб. известны К. душистая, или лекарственная (*P. odoratum*), в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке, и К. многоцветковая (*P. multiflorum*), в Европ. части и на Кавказе. Разводят как декоративные. Молодые побеги и богатые крахмалом корневища съедобны.

КУПРЕ́Й (*Bos sauveli*), млекопитающее рода быков. Иногда его вместе с гауром и бантенгом выделяют в род *Bibos*. Дл. до 235 см, выс. в холке до 190 см. Рога серповидно изогнутые. Встречается в Кампучии. Открыт и впервые описан в 30-е гг. 20 в. Численность резко сокращается, в Красной книге МСОП. Нек-рые зоологи считают К. одичавшим домашним быком гибридного происхождения.

КУ́ПУЛА (от лат. cupula — бочонок), желеобразный колпачок, покрывающий волоски эпителиальных клеток чувствит. гребешков (крист), расположенных в ампулах полукружных каналов (вестибулярного аппарата позвоночных).

КУ́ПФЕРА КЛЕ́ТКИ, звездчатые эндотелиоциты (reticuloendoteliocyti stellatum), клетки ретикуло-эндотелиальной системы, расположенные на внутр. поверхности капилляроподобных сосудов (синусоидов) печени у земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Изучены К. Купфером (1878). Отростки К. к. иногда пересекают просвет синусоида и заходят в перисинусоидальное пространство. К. к. обладают способностью к фагоцитозу.

КУПЫ́РЬ (*Anthriscus*), род растений сем. зонтичных. Одно-, дву- или многолетние травы с дваждытройчатыми или многократно перисторассечёнными листьями. Цветки белые, в сложных зонтиках с обёрточками. Плод продолговатый. Ок. 20 видов, в Евразии; в СССР — 9 видов, в Европ. части, в лесах, парках, на пойменных лугах, в оврагах, как сорное по окраинам полей. Обычно зарослями распространён К. лесной (*A. sylvestris*) — пригоден в пищу, медонос. К. бутенелистный (*A. cerefolium*) разводят как пряность из-за ароматных листьев.

КУРА́РЕ, общее название мышечно-паралитич. ядов, получаемых при концентрировании водных экстрактов растений родов *Chondrodendron* сем. луносемянниковых (Menispermaceae), стрихнос и нек-рых других. Использовался индейцами Юж. Америки в качестве яда для стрел. Ранее К. классифицировали на основании способа его упаковки: трубочное К., или тубокураре (в бамбуковых трубках), тыквенное К. (в сосудах из тыкв) и горшечный К. (в глиняных горшках). Действующее начало К.— алкалоиды группы *кураринов*.

КУРАРИ́НЫ, алкалоиды, входящие в состав яда кураре. Четвертичные аммониевые основания группы тетрагидроизохинолина (важнейший представитель тубокурарин) или сильно токсичные алкалоиды группы индола, близкие к стрихнину, а также соединения типа иохимбина. При попадании в кровь К. вызывают расслабление мышц (миорелаксацию), блокируя передачу нервных импульсов от двигат. нервов поперечнополосатым мышцам. К. прерывают нервные импульсы на двигат. пластинках нервных окончаний вследствие конкуренции с ацетилхолином за связывание с Н-холинорецепторами постсинаптич. мембраны. К. не вызывают деполяризацию постсинаптич. мембраны и препятствуют деполяризующему действию ацетилхолина. Введение К. и их синтетич. заменителей (курареподобных средств) в животный организм наз. кураризацией; используется с леч. и исследовательскими целями.

КУРООБРА́ЗНЫЕ, куриные (Galliformes), отряд птиц. Известны с нижнего эоцена. Филогенетич. связи с др. отрядами недостаточно ясны; возможно, К. близки к журавлеобразным. Клюв короткий, крепкий. Ноги сильные, приспособленные для разгребания земли или лесной подстилки при добывании корма. Крылья короткие, широкие, обеспечивают стремительный взлёт и непродолжительный полёт.

Самцы обычно крупнее самок, ярче окрашены. Нек-рые виды имеют голые лицевые части головы, мясистые серёжки, брови или гребень. 7 семейств, в т. ч. 6 современных: большеногие куры, краксовые, фазановые, тетеревиные, цесарковые и индейковые; 283 совр. вида. Распространены широко, но ареалы отд. семейств ограничены. К. встречаются от тундры до тропич. лесов и альпийского пояса гор. В осн. оседлые или кочующие. Гл. обр. наземные птицы. Большинство К. полигамы, о потомстве заботится только самка. В кладке от 2 до 25 (у мелких фазановых) яиц. Птенцы вылупляются покрытыми густым пухом и сразу покидают гнездо, питаются преим. животной пищей (насекомые, черви и т. д.); взрослые — растительноядные. Многие К.— объект охоты. Банкивский петух, цесарки, индейки одомашнены и послужили родоначальниками домашних пород; павлин и фазаны полуодомашнены. В Красных книгах МСОП (26 видов, 11 подвидов) и СССР (6 видов).

КУРОПА́ТКИ, мелкие и средних размеров птицы сем. тетеревиных и фазановых. Различны по внеш. виду и образу жизни. Тундряная и белая К. живут в тундре, серая и бородатая К. (*Perdix daurica*) — в степной и лесостепной зонах, гималайская, или снежная, К. (*Lerwa lerwa*) — в альпийском поясе гор, каменная К., или кеклик,— преим. в среднем поясе гор, пустынная К. (*Ammoperdix griseogularis*) — в пустыне. К. наз. также ряд птиц из родов *Rollulus*, *Arborophila*, *Bambusicola*, *Denrortyx* и др., живущих в тропич. лесах. Все К. — объект охоты.

КУСКУ́СОВЫЕ, лазящие сумчатые, поссумы (Phalangeridae), семейство сумчатых. Иногда К. разделяют на 3 семейства. Известны с верхнего олигоцена Австралии и Тасмании. Дл. тела от 6 до 82 см. Хвост обычно хватательный, иногда рудиментарный. Лапы хватательные с сильно изогнутыми когтями. Первый, а иногда и второй пальцы противопоставляются остальным. На задних лапах между вторым и третьим пальцами кожная перепонка. Передние и задние конечности иногда соединены перепонкой, позволяющей планировать при прыжке. Выводковая сумка открывается вперёд (только у коалы — назад). Сосков 2—4. 14 родов, в т. ч. сумчатые летяги и кузу; всего 43 вида. Распространены в Австралии, Тасмании, Н. Гвинее, а также к З. до М. Зондских о-вов, к В. до архипелага Бисмарка и Соломоновых о-вов. Обитают в лесах, в горах на выс. до 4000 м. Большинство видов древесные, лазающие. В осн. растительноядные, есть насекомоядные и всеядные. 1—2 раза в год рождают 1—4 детёнышей. 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 7—9 в табл. 49.

КУСТА́РНИК (frutex), многолетнее древесное растение, дающее в отличие от дерева наиб. мощные боковые побеги у самой поверхности почвы. Гл. ствол хорошо заметен лишь у молодых растений, затем он теряется среди новых стволиков, образующихся (из спящих почек) у основания побегов. Выс. К. от 0,8 до 6 м, продолжительность жизни отдельных стволиков 10—20 (редко до 50) лет, всего куста — до неск. сотен лет. Распространены во всех растит. зонах, но наиб. разнообразны в субтропиках и субальп. горном поясе. В ходе эволюции возникли, вероятно, из деревьев в результате приспособления к неблагоприятным условиям (засуха, низкая темп-ра). Жизненная форма по Раункиеру — *фанерофиты*.

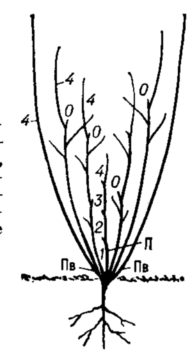


Схема образования кустарника: П — первичный (главный) побег, Пв — почки возобновления, О — отмершие кончики побега; *1—4* — последовательные годичные приросты.

КУСТА́РНИКОВАЯ СОБА́КА (*Speothos venaticus*), млекопитающее сем. волчьих. Единств. вид рода. Близка к красному волку. Дл. тела 57—75 см, хвоста 12—15 см. Туловище удлинённое, конечности короткие, морда короткая, тупая. Окраска тёмно-бурая, только голова и плечи буровато-жёлтые. В лесах и саваннах Центр. и Юж. Америки. Рождает до

6 детёнышей. Питается преим. грызунами. В Красной книге МСОП.

КУСТА́РНИЧЕК (fruticulus), низкорослое (выс. от 5 до 60 см) многолетнее растение с древеснеющими, сильно ветвящимися побегами, обычно не имеющее явно выраженного гл. ствола. Часто с длинным корневищем (черника, брусника и др.); побеги бывают ползучими (клюква), иногда (особенно в высокогорьях) К. приобретают подушковидную форму (диапенсия лапландская — *Diapensia lapponica*). Преобладают в растит. покрове тундр, иногда образуют сплошной ярус в хвойных лесах, на сфагновых болотах, в высокогорьях. Жизненная форма по Раункиеру — *хамефиты.*

КУТИ́КУЛА (от лат. cuticula — кожица), у **животных** — плотное неклеточное образование на поверхности клеток эпителиальной ткани. У беспозвоночных К.— производное клеток однослойного покровного эпителия (гиподермы); выполняет гл. обр. защитную и опорную функции. Может затвердевать (напр., у членистоногих), поэтому во время роста животного периодически сбрасывается (см. *Линька*). В состав К. обычно входят хитин, к-рый вместе с минеральными веществами и белками придаёт К. механич. прочность, и липиды, способствующие её водонепроницаемости. Впервые появляется у первичнополостных червей. У разных групп беспозвоночных К. различна по химич. составу (гл. обр. белков) и строению. Производные К.— чешуйки, щитки, волоски, щетинки. У позвоночных К.— совокупность микроворсинок на поверхности эпителиальных клеток, выстилающих внутр. органы (кишечник, воздухоносные пути, части мочевых канальцев почек и мочеотводящих путей). Наличие в К. ферментов свидетельствует о её участии в функционировании органов. **У растений** — слой жирового вещества (кутина), покрывающего сплошной плёнкой поверхность надземных (гл. обр. листьев, стеблей, нек-рых плодов) органов мн. растений. Малопроницаем для водных растворов, газов, болезнетворных организмов. Кутин синтезируется клетками эпидермиса и выделяется наружу, формируя К. и частично пропитывая наружную стенку клеточной оболочки. Комплекс К. и кутинизированной оболочки включает целлюлозу, пектин, кутин, воск и др. инкрустирующие вещества и имеет слоистую структуру. Толщу К. пронизывает сеть гидрофильных пектиновых капилляров. Степень развития К., характер распределения в ней воска и гидрофильных капилляров в значит. мере определяют защитные свойства эпидермы и зависят от условий обитания и возраста растения. Мощная, плотно покрытая кристаллами воска К. – характерный признак ксерофитов. Рельеф К. повторяет и часто усиливает рельеф наруж. стенок эпидермальных клеток, в результате чего создаётся структура поверхности, специфичная для видов (диагностич. признак).

КУТИ́Н, воскоподобное вещество, выделяемое клетками эпидермиса растений и откладывающееся (вместе с воском) в виде плёнки-кутикулы на внеш. поверхности клеточной оболочки. По химич. природе — смесь высших карбоновых оксикислот и их эфиров.

КУТЛЕ́РИЕВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Cutleriales), порядок фэозооспоровых водорослей. Слоевища кустистые, выс. до 20 см, или корковидные. Рост — делением клеток в основании волосков, растущих на вершинах ветвей или по краю корковидного слоевища. Половой процесс — гетерогамия. Цикл развития изоморфный или гетероморфный. 3 рода, в тёплых морях; в СССР — 2 рода с 2 видами, в Чёрном м. Наиб. известен род кутлерия (*Cutleria*) с гетероморфным циклом развития (гаметофит — кустистый, спорофит — корковидный).

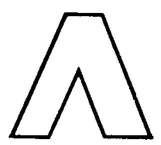
КУТО́РЫ (*Neomys*), род землеройковых. Дл. тела 7—10 см. Кисти и ступни по бокам покрыты уплощёнными щетинками, увеличивающими поверхность. На ниж. стороне хвоста киль из удлинённых волос. 2—3 вида: обыкновенная К. (*N. fodiens*), малая К. (*N. anomalus*) и иногда выделяемая К. Шелковникова (*N. schelkovnikovi*). Распространены в Европе, М. Азии, Сибири, Монголии, сев. и вост. частях Китая. В СССР — оба вида. Обитают по берегам водоёмов. Образ жизни полуводный. Весной и летом, не менее 2 раз в год, рождают 3—8 детёнышей. Наносят нек-рый вред рыбному х-ву, поедая икру и мальков; секрет слюнных желёз токсичен для добычи. Малая К. малочисленна.

КУ́ТРОВЫЕ (Apocynaceae), семейство растений порядка горечавковых. Преим. деревья, кустарники и лианы, реже полукустарники и травы, часто содержат млечный сок. Ок. 200 родов (св. 2000 видов), преим. в тропиках и субтропиках; в СССР — 3 рода (ок. 10 видов); один в культуре — олеандр. Среди К. много хозяйственно ценных растений, дающих каучук (ландольфия — *Landolphia* и др.), волокно (кендырь), ценную древесину (напр., альстония — *Alstonia*), дубильные вещества (кебрачо — *Aspidosperma*), красители (райтия — *Wrightia*), эфирные масла (аликсия — *Alyxia* и др.), съедобные плоды (карисса — *Carissa* и др.) и пр. Строфант, раувольфия и др.— лекарственные. Нек-рые К.— олеандр, виды рода барвинок (*Vinca*) и др.— декоративные.

КУТУ́М (*Rutilus frisii kutum*), подвид вырезуба. Полупроходная рыба. Дл. до 62 см, масса ок. 2 кг (иногда более). Обитает в юж. части Каспийского м., образует стаи. Нерест в реках с конца марта по май. Плодовитость 90—150 тыс. икринок. Клейкую икру откладывает на растения. После нереста К. скатывается в море. Питается моллюсками. Численность сокращается, подлежит охране.

КУЩЕ́НИЕ, одна из форм ветвления, приводящая к образованию куста. При К. из почек, сидящих на тесно сближенных узлах у основания материнского побега (в зоне К., часто неправильно называемой «узлом» К.), формируются приземные и подземные боковые побеги, к-рые часто дают придаточные корни. Обильное К. наблюдается у мн. злаков и осок, а также у нек-рых кустарников и кустарничков. У однолетних хлебных злаков К. происходит рано («фаза» К.) и прекращается после выхода в трубку. Степень К., обеспечивающего повышение продуктивности, у культурных растений зависит от сорта, условий произрастания, агротехнич. приёмов.

КЮВЬЕ́РОВЫ ПРОТО́КИ (ductus Cuvieri; по имени Ж. Кювье), кровеносные сосуды ланцетника и позвоночных животных, образованные слиянием передних и задних кардинальных вен. Впадают в венозный синус или непосредственно в правое предсердие. Есть у эмбрионов всех позвоночных, во взрослом состоянии сохраняются у круглоротых (один), рыб и хвостатых земноводных. У бесхвостых земноводных и амниот преобразуются в передние полые вены. У нек-рых млекопитающих и человека только правый К. п. образует полую вену, а левый — редуцируется, за исключением его проксимального участка, к-рый образует венечную вену сердца.



ЛАБИ́ЛЬНОСТЬ (от лат. labilis — скользящий, неустойчивый) (физиол.), функциональная подвижность, свойство возбудимой ткани воспроизводить без искажения частоту наносимых ритмич. раздражений. Мера Л.— макс. число импульсов, к-рое данная структура может передать в единицу времени без искажений. Термин предложен Н. Е. Введенским (1886). По Л. нейроны из разных областей ЦНС сильно отличаются. Напр., двигательные нейроны спинного мозга обычно воспроизводят частоты не выше 200—300 Гц, а вставочные нейроны — до 1000 Гц. Как правило, Л. аксона намного выше Л. тела этого же нейрона.

ЛАБИРИ́НТОВЫЕ, ползуновые (Anabantidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. от 5 до 60 см. Имеют наджаберный орган (лабиринтовый аппарат) из пластинчатых выростов, пронизанных кровеносными сосудами (служит для дыхания атм. воздухом). Ок. 20 родов, ок. 40 видов, в стоячих и медленно текущих пресных и солоноватых водоёмах тропич. Африки, Юж. и Юго-Вост. Азии. Анабасы, или рыбы-ползуны, могут долгое время оставаться вне воды (зарываются в ил или переползают по суше в др. водоём). В период нереста многие строят гнёзда из пузырьков воздуха и растений. Самец обычно охраняет икру и личинки. Самые крупные из Л.— гурами. Объект местного промысла и разведения. Мн. Л. разводят в аквариумах (нитеносцы, макроподы и др.).

ЛАБИРИНТОДО́НТЫ, лабиринтозубые (Labyrinthodontia), группа (надотряд или подкласс) вымерших земноводных. Известны из верхнего девона — верхнего триаса всех материков. Дл. до 5 м. Характеризуются радиальной складчатостью дентина в зубах (отсюда назв.). Позвоночник рахитомный (тела позвонков состоят из трёх несросшихся частей), эмболомерный (в каждом сегменте тела два отд. позвон-

ка вместо одного) или стереоспондильный (в каждом сегменте тела один целостный позвонок). Внешне были похожи на крокодилов или саламандр. Обитали в заболоченных лесах, озёрах и реках, иек-рые — по их берегам. К Л. относят надотр. темноспондильных — Temnospondyli (ихтиостеги, бентозухи, двинозавры, трематозавры, мастодонзавры) и примитивный отр. антракозавров, или эмболомеров (Anthracosauria); последних часто включают в подкласс батрахозавров. Более 30 сем., более 100 родов. Руководящие ископаемые континентальных отложений верхнего палеозоя и триаса. См. рис. в табл. 5А.

ЛАБОРАТО́РНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ, используются с науч. целью в биологии, медицине, ветеринарии, с. х-ве. В зависимости от задач науч. эксперимента подбирают Л. ж., наиб. подходящих для данных целей. При этом учитываются не только биол. особенности вида, обеспечивающие простоту и надёжность исследования, но и доступность животного, лёгкость его разведения и содержания, а также этич. аспекты. В качестве Л. ж. могут быть использованы представители всех групп животных от простейших до млекопитающих. Классическими Л. ж. являются лягушки, мыши (70% всех Л. ж.), крысы, мор. свинки, собаки, кошки, кролики, обезьяны, а из беспозвоночных — мн. насекомые (напр., дрозофилы), клещи, черви. Нередко эксперименты ставят на черепахах, птицах и др. В опытах широко применяют специально выведенные инбредные и чистые линии Л. ж., а также безмикробных животных (гнотобиотов). Содержат Л. ж. в вивариях.

● Западнюк И. П., Западнюк В. И., Захария Е. А., Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте, 2 изд., К., 1974; Объекты биологии развития, М., 1975; Melby E. C., Altman N. H. [eds], CRC Handbook of laboratory animal science, v. 1—3, Cleveland, 1974—76.

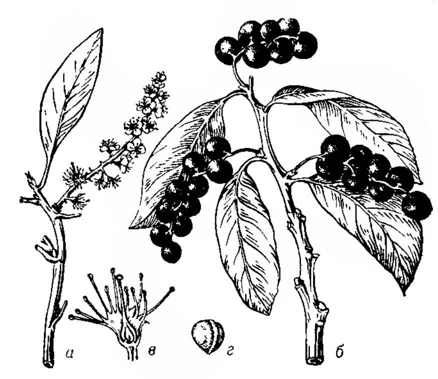
ЛАБУЛЬБЕ́НИЕВЫЕ ГРИБЫ́ (Laboulbeniales), порядок аскомицетов. Высокоспециализир. эктопаразиты насекомых и клещей, образуют на их теле (обычно на определённых местах) мелкие щетинки или волоски дл. ок. 1 мм. Мицелий развит слабо. Вегетативное тело — рецептакул (у нек-рых состоит лишь из 2 клеток) прикрепляется к насекомому основанием. На нём образуются муж. и жен. репродуктивные органы. У Л. г., развивающихся на насекомых с мягкими покровами, от основания рецептакула вырастает длинный ризоид, проходящий через кутикулу хозяина и иногда достигающий гиподермы. Споры формируются в асках, окружены слизистой оболочкой, способствующей их прикреплению к покровам насекомых. Мн. Л. г. специфичны не только в отношении вида хозяина и места на его теле, но даже его пола. 3 сем., 150 родов, ок. 1500 видов. Распространены широко, гл. обр. в тропич. и субтропич. поясах. В СССР обнаружены в Латвии, Львовской обл. и на Кавказе.

ЛАВА́НДА (*Lavandula*), род растений сем. губоцветных. Невысокие кустарники и полукустарники, реже многолетние травы. Св. 25 видов, гл. обр. в Средиземноморье. Как ароматич. растения виды Л. использовались ещё до н. э.; культивируются для получения эфирных масел. Осн. источник — средиземноморская полукустарниковая Л. узколистная (*L. angustifolia*); в СССР выращивают в осн. в Крыму, Молдавии и Краснодарском крае.

ЛАВР (*Laurus*), род вечнозелёных деревьев и кустарников сем. лавровых. 2 вида, в Средиземноморье и на о-вах Атлантич. ок. Л. благородный (*L. nobilis*) — кустарник или невысокое дерево (2—20 м) с гладкими ветвями и продолговато-ланцетовидными листьями. В Средиземноморье Л. характерен для маквиса; в СССР растёт в ниж. лесном поясе Зап. Закавказья. В культуре с глубокой древности (лавровый венок и лавровая ветвь — символ славы, доблести и победы, сухие листья — пряность). Л. азорский, или канарский (*L. azorica*),— на Канарских и Азорских о-вах и на о. Мадейра, в составе вечнозелёного леса на выс. 400—1300 м.

ЛАВРА́ЗИЯ [от назв. Лаврентьевский (ныне Канадский) щит и Азия], гипотетический материк, существовавший в Сев. полушарии с середины палеозоя. Широким мор. бассейном (океан Тетис) отделялся от Гондваны. Распадение Л. в течение третичного периода привело к образованию Сев. Америки, Гренландии и Евразии (кроме Индии). Существование Л. в значит. степени объясняет единство центров происхождения и возможность широких связей для развивающихся на двух континентах совр. голарктич. флоры. Для объяснения биогеогр. связей между частями Л. достаточно определённой сближенности частей суши, наличия систем архипелагов, дающих возможность расселения разл. организмов. Длительность разделения Л. и возможность автохтонного развития организмов на каждом из континентов определяют своеобразие их совр. флоры и фауны.

ЛАВРОВИ́ШНЯ (*Laurocerasus*), род вечнозелёных деревьев и кустарников сем. розовых. Листья цельные; цветки белые, душистые, в узких кистях; плод — сочная костянка. Ок. 25 (по др. данным, 75)



Лавровишня лекарственная: *а* — соцветие с частью побега; *б* — ветвь с плодами; *в* — цветок в разрезе; *г* — косточка.

видов, в умеренных и субтропич. поясах; в осн. в Евразии и Америке. В СССР 1 вид — Л. лекарственная (*L. officinalis*), в подлеске смешанных лесов Кавказа на выс. до 2300 м, а также на Ю. Европы, в Малой и Зап. Азии. Цветёт в апреле—мае. Размножается семенами и вегетативно. Всё растение ядовито, кроме съедобной мякоти плодов. Семена содержат синильную кислоту, листья и кора — дубильные вещества. На Кавказе в культуре ещё 2 вида — декор., лекарств. и плодовые растения.

ЛА́ВРОВЫЕ, порядок (Laurales) и семейство (Lauraceae) двудольных растений. Порядок Л. близок к порядку магнолиевых; возможно, происходит от его древних бессосудистых представителей, но эволюционно более продвинут. Преим. деревья и кустарники, редко полукустарники и травы. Листья без прилистников; цветки обычно циклические, преим. обоеполые. Гинецей б. ч. одноплодолистиковый. 9—10 сем., важнейшие из к-рых (кроме Л.) австробейлиевые (Austrobaileyaceae), амбореллові (Amborellaceae), каликантовые (Calycanthaceae). В сем. Л. 35—40 родов, ок. 2500 видов, преим. во влажных лесах тропиков и субтропиков (наиб. разнообразны в Юго-Вост. Азии и тропич. Америке); немногие — в умеренном поясе, где они были широко распространены в третичный период. Вечнозелёные или реже листопадные деревья и кустарники, редко (род *Cassytha*) паразитные травы. Обычно все части растений у большинства Л. содержат эфирные масла, обусловливающие их применение (лавр, персея, коричник). Эфирные масла используют в медицине и парфюмерии; прочную, красивую древесину мн. Л.— для произ-ва мебели и пр.

ЛА́ДАН (от греч. ládanon), ароматич. смола, выделяемая нек-рыми растениями сем. ладанниковых (ладанник) и бурзеровых. Получают Л. подсочкой растений рода босвеллия сем. бурзеровых, преим. ладанного дерева (*Boswellia carteri*) и босвелии священной (*B. sacra*), растущих в Вост. Африке и на Ю.-З. Аравийского п-ова. Л. содержит камеди, эфирные масла, горечи и др. Применяют для ароматич. курений в религиозных обрядах, а также в парфюмерии.

ЛА́ДАННИК (*Cistus*), род растений сем. ладанниковых порядка фиалковых. Кустарники выс. 0,4—2 м, с сильно опушёнными листьями и молодыми побегами. Цветки обоеполые, крупные, белые, розовые, красные или пурпуровые, в полузонтиках, редко одиночные. Опыление насекомыми. Плод — коробочка. Ок. 20 видов, гл. обр. в Средиземноморье (характерные растения средиземноморского маквиса), а также в Иране. В СССР — 2 вида, в Крыму и Зап. Закавказье: Л. крымский (*C. tauricus*) и Л. шалфеелистный (*C. salviifolius*), растущие по сухим склонам ниж. пояса гор, в кустарниках. Железистые волоски Л. крымского и Л. ладаноносного (*C. ladaniferus*) выделяют ладан. Нек-рые виды — лекарств. растения.

ЛАЗО́РЕВКА (*Parus caeruleus*), птица сем. синицевых. Дл. в ср. 11,5 см. Клюв короткий. Верх головы голубой, бока головы белые (у молодых — желтоватые), брюшко желтовато-зелёное, с тёмным пятном, спина синеватая. Распространена в Европе, Сев.-Зап. Африке и Юго Зап. Азии; в СССР— к З. от Урала и Каспия. Селится в лиственных и смешанных лесах и парках, зимой — нередко у жилья. Гнёзда в дуплах; в кладке 9—11 яиц. Осн. пища — насекомые.

ЛАКОНО́С (*Phytolacca*), род растений сем. лаконосовых порядка гвоздичных. Многолетние травы, редко кустарники или деревья. Цветки мелкие, б. ч. обоеполые, в кистях. Плод сочный, ягодообразный. Ок. 35 видов, в тропиках и субтропиках, гл. обр. в Америке. В СССР 1 вид — Л. американский (*P. americana*), трава выс. до 3 м, с толстым сочным стеблем и пурпурно-чёрными плодами; встречается на Украине, в Молдавии и на Кавказе как заносное сорное (у жилья, вдоль дорог и т. п.) или одичавшее растение. Культивируют в винодельческих р-нах ради плодов, из к-рых получают краску для вина. Обладает ле-

карств. свойствами. Корни, листья и плоды Л. ягодного (*P. acinosa*), растущего в Гималаях, Китае и Японии, используют в пищу.

ЛАКТА́ЗА, фермент, гидролизующий лактозу (молочный сахар) с образованием глюкозы и галактозы. Встречается в растениях, гл. обр. в миндале, персике, абрикосе и яблоне, выделяется мн. микроорганизмами и в кишечнике животных (гл. обр. млекопитающих). Нарушение синтеза Л.— причина наследств. непереносимости лактозы молока новорождёнными. Препараты Л. применяют в пищевой пром-сти и медицине.

ЛАКТАЛЬБУМИ́Н, белок молока. Состоит из одной пептидной цепи. Мол. м. 16 300. Высокопитателен, содержит в своём составе полный набор аминокислот. Составляет 2,4% всех белков коровьего молока.

ЛАКТА́Т, анион молочной кислоты или соль этой кислоты.

ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНА́ЗА, фермент класса оксидоредуктаз; катализирует обратимую реакцию восстановления пировиноградной кислоты до молочной кислоты на последней стадии гликолиза. Л. состоит из 4 полипептидных субъединиц 2 типов (один тип субъединиц характерен для скелетных мышц, другой — гл. обр. для ткани мозга). Соединение субъединиц в разл. последовательности образует 5 изоферментов Л. Мол. м. Л. скелетных мышц 140 000. В зависимости от состояния тканей (скелетная мышца, печень, сердце и др.) в сыворотке крови могут быть обнаружены разл. изоферменты Л., что широко используется для диагностики мн. заболеваний.

ЛАКТА́ЦИЯ (от лат. lacto — кормлю молоком), образование и накопление молока в молочных железах жен. особей млекопитающих и периодическое его выведение при сосании или доении. Сложный нейроэндокринный процесс, протекающий в молочных железах (МЖ) и характеризующийся существ. перестройкой физиол. и биохимич. процессов всего организма. Л. начинается после родов и продолжается до перехода детёныша на др. виды пищи, после чего постепенно затухает, а МЖ претерпевают обратное развитие. В первые дни Л. в МЖ образуется молозиво, к-рое постепенно (через 2—10 дней) переходит в молоко обычного состава. Продолжительность Л. варьирует от 10—20 дней у нек-рых мелких грызунов до 25 мес у кашалота.

Секреция молока происходит в эпителиальных клетках альвеол МЖ из веществ, приносимых в МЖ кровью. Максимальной секреторной способностью обладают лишь полностью дифференцированные секреторные клетки МЖ (через неск. дней после родов с окончанием молозивного периода). Различают 4 стадии секреции молока: поглощение т. н. предшественников молока из крови и тканевой жидкости; синтез составных частей молока; формирование, накопление и перемещение синтезированных продуктов в цитоплазме секреторных клеток; отделение молока из них в полость альвеолы или мелкие выводные протоки и более крупные ёмкости МЖ. Секреция осуществляется непрерывно. Опорожнение МЖ стимулирует секрецию, переполнение альвеол молоком тормозит её. Осн. гормон, регулирующий секрецию,— пролактин. Выведение молока (при сосании или доении) осуществляется рефлекторно и протекает в две взаимосвязанные фазы. Первая начинается с раздражения рецепторов МЖ и передачи от них импульсов к ЦНС и обратно от ЦНС к МЖ. В результате расслабляется сфинктер соска и активируются гладкие двигат. мышцы крупных протоков, что ведёт к выведению молока из них. Во второй фазе (гуморальной) важная роль принадлежит гормону окситоцину, к-рый усиленно выделяется нейрогипофизом при сосании (доении), поступает в МЖ, вызывает сокращение миоэпителиальных клеток и выведение оставшейся порции молока из альвеол и мелких протоков.

Высший центр регуляции Л.— кора головного мозга, а гл. подкорковый центр — гипоталамус. Последний связан с нейро- и аденогипофизом и через них оказывает влияние на все эндокринные железы, участвующие (посредством гормонов) в регуляции секреции и выведения молока. Л. поддерживается определ. состоянием ЦНС лактирующего животного — лактационной доминантой, к-рая подкрепляется комплексом раздражений, связанных с процессом образования и выведения молока. На нек-рые раздражители (звуковые, тактильно-механич., обонятельные), связанные с динамич. стереотипом сосания (доения), у матери и детёныша возникают условные рефлексы. Появление новых раздражителей может тормозить Л.

● [Грачев И. И., Галанцев В. П.], Физиология лактации, Л., 1973 (Руководство по физиологии); Цахаев Г. А., Нервная регуляция секреции молока, Л., 1974.

ЛАКТОБАЦИ́ЛЛЫ (*Lactobacillus*), род молочнокислых бактерий сем. Lactobacillaceae. Палочковидные, грамположительные, обычно неподвижные, бесспоровые. Включают виды, осуществляющие гомоферментативное (напр., *L. bulgaricus*) или гетероферментативное (напр., *L. brevis*) молочнокислое брожение. Встречаются в молочных, мясных и раститит. продуктах, паразитируют в ротовой полости, кишечном и мочеполовом тракте мн. теплокровных животных. Нек-рые виды используют для получения молочной кислоты и кисломолочных продуктов (напр., простокваши). За редким исключением непатогенны.

ЛАКТО́ЗА, молочный сахар, дисахарид, образованный остатками D-галактозы и D-глюкозы. Образуется в молочной железе и присутствует в молоке всех млекопитающих в свободном виде (2—8,5%); остаток Л.— структурный элемент высших олигосахаридов молока и мн. гликосфинголипидов. Л. обнаружена также (в свободном виде) в нек-рых растениях. Ферментативный гидролиз Л. происходит под действием *лактазы*.

ЛАКУ́НЫ (от лат. lacuna — углубление, впадина), у животных — пространства между органами, не имеющие собственной стенки, заполненные гемолимфой или лимфой; у человека — также разветвлённые углубления на поверхности органа (напр., в миндалинах); у растений (листовая лакуна, листовая щель) — прорыв в центр. цилиндре стебля в месте отхождения в лист проводящих пучков.

ЛАКФИО́ЛЬ, желтофиоль (*Cheiranthus*), род многолетних трав сем. крестоцветных. Плод — стручок. 10 видов, в Средиземноморье. Л. обыкновенная (*C. cheiri*) с крупными жёлтыми цветками, произрастающая в Юж. Греции и на о-вах Эгейского м., разводится в Зап. Европе и СССР как декор. растение.

ЛАМАНТИ́НОВЫЕ (Trichechidae), семейство сирен. Известны с плейстоцена Сев. Америки и с миоцена Юж. Америки. Хвостовой плавник округлый. На ластах 3 средних пальца с ногтевидными копытцами. Верх. губа раздвоена. На месте резцов образуются 2 роговые пластины. В отличие от большинства млекопитающих имеют не 7, а 6 шейных позвонков. Дл. тела до 4 м, масса до 400 кг. 2 рода, в т. ч. 1 современный — ламантины (*Trichechus*) с 3 видами. Распространены у атлантич. берегов Америки от Виргинии и Флориды до Бразилии, в Амазонке и её эстуарии, у атлантич. побережий тропич. Африки и в басс. Нигера. Населяют мор. мелководья, устья и низовья рек, только 1 вид речной. Держатся группами. Беременность 5—6 мес. Малочисленны. В США и Гайане промысел запрещён. Все виды в Красной книге МСОП.

ЛАМАРКИ́ЗМ, эволюционная теория Ж. Б. Ламарка. Её основные положения изложены им в труде «Философия зоологии» (1809). Л.— первая целостная эволюционная концепция, тесно связанная с развитием *трансформизма* в истории эволюц. учения. Ламарк постулировал след. положения: организмы изменчивы; виды (и др. таксономические категории) условны и постепенно преобразуются в новые виды; общая тенденция историч. изменений организмов — постепенное совершенствование их организации (*градация*), движущей силой к-рой является изначальное (заложенное творцом) стремление природы к прогрессу; организмам присуща изначальная способность целесообразно реагировать на изменения внеш. условий; изменения организмов, приобретённые в течение жизни в ответ на изменения условий, наследуются. Градация, по Ламарку, представляет собой саморазвитие организмов, независимое от внеш. среды, т. е. *автогенез*. Приспособления организмов к изменениям внеш. условий, по Ламарку, приводят к уклонениям от правильной градации. Эти адаптации, в отличие от совершенствования организмов, обусловлены изменениями внеш. среды (*эктогенез*). Согласно Ламарку, растения воспринимают изменения условий через обмен веществ, а у животных сначала изменяются потребности, что влечёт за собой новые действия, к-рые приводят к изменению использования органов. Постоянное употребление органа ведёт к его усиленному развитию, а неупотребление — к его ослаблению и исчезновению (т. н. первый закон Ламарка). Результаты усиленного употребления или неупотребления органов наследуются (т. н. второй закон Ламарка). Позднее было доказано, что изменения организмов, происходящие в течение их жизни в ответ на изменения внеш. среды, представляют собой модификации, к-рые не наследуются. Т. о., сущность и движущие силы эволюц. процесса объяснены Л. с идеалистич. позиций. Теория Ламарка не была принята его современниками, т. к. была слабо аргументирована, непоследовательна и не могла противостоять господствующему в те времена мировоззрению — креационизму. Отд. положения теории Ламарка впоследствии (в последарвиновский период) были использованы против дарвинизма (см. *Неоламаркизм*). В теории Ламарка были впервые объединены идея изменяемости видов (к-рую разделяли все трансформисты) и идея прогрессивной эволюции, но не было найдено объяснения механизмов эволюц. процесса. Хотя основные положения Л. не выдержали испытания временем, историч. роль учения Ламарка — первой последовательной эволюционной концепции — несомненна.

Ламарк Ж. Б., Философия зоологии, т. 1—2, М.— Л., 1935—37; его же, Избр. произв., т. 1—2, М., 1955—59; Поляков И. М., Ж.—Б. Ламарк и учение об эволюции органического мира, М., 1962; Шмальгаузен И. И., Проблемы дарвинизма, 2 изд., Л., 1969; Бляхер Л. Я., Проблема наследования приобретенных признаков, М., 1971.

ЛАМИНА́РИЕВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Laminariales), порядок фэозооспоровых водорослей. Таллом спорофита дл. 1—20 (до 60) м, имеет простой или разветвлённый ствол (часто многолетний), прикреплённый к грунту ризоидами или диском; на вершине ствола одна или неск. ежегодно разрушающихся крупных пластин; сердцевина с ситовидными трубками и трубчатыми нитями, сходными по строению и функции с клетками флоэмы высших растений. Рост интеркалярный, зона роста от основания пластины до вершины ствола. Спорофиты производят зооспоры. Гаметофиты микроскопические. Половой процесс — оогамия. Яйцеклетка при созревании остаётся на гаметофите и здесь же развивается в новый спорофит. 5 сем., 31 род, ок. 100 видов; в СССР — 18 родов (в т. ч. ламинария, лессония, макроцистис, алария), 44 вида. Распространены гл. обр. в морях умеренных и холодных поясов (кроме Антарктиды), обнаружены в тропич. водах. Встречаются до глубины 200 м, часто образуют заросли в литоральной зоне, играя важную роль в продуктивности прибрежных вод. Используются в пищу, в медицине, для получения солей альгиновой кислоты, маннита и иода, на корм для скота и как удобрения. Ряд Л. в.— объект марикультуры.

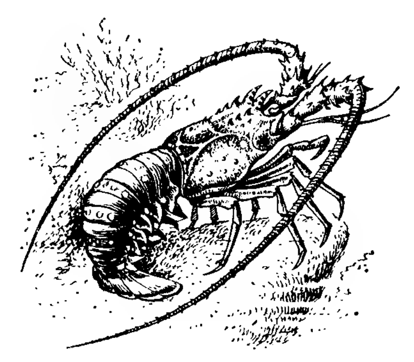
ЛАМИНА́РИЯ, морская капуста (*Laminaria*), род ламинариевых водорослей. Таллом дл. 1—5 (до 20) м, состоит из пластины (простой или рассечённой сверху) и ствола с ризоидами или базальным диском при основании. Ок. 30 видов, большинство из них произрастает на глубинах до 20 м в морях умеренного и арктич. поясов Сев. полушария, преим. в Тихом ок.; в Юж. полушарии — 3 вида; в СССР 17 видов, в сев. и дальневост. морях. Нек-рые Л. употребляют в пищу. Л. японскую (*L. japonica*) выращивают на мор. плантациях в КНР, КНДР, Японии, СССР. См. рис. 2 в табл. 9.

ЛА́МЫ (*Lama*), род верблюдовых. В отличие от верблюдов не имеют горба. 2 вида — гуанако и викунья. Распространены в высокогорье Анд. Живут небольшими стадами. Весной рождают 1 детёныша. Кроме того, существуют 2 одомашненные формы, разводимые гл. обр. в Перу и Боливии ради ценной шерсти (дл. до 12 см): собственно Л. (*L. glama*) — одомашненный инками гуанако, и альпака — вероятно, результат скрещивания гуанако с викуньей. Викунья — в Красной книге МСОП.

ЛАНГЕРГА́НСА ОСТРОВКИ́ (по имени П. Лангерганса), группы клеток поджелудочной железы позвоночных (исключая круглоротых), образующие её эндокринную часть. У круглоротых островковая ткань находится в стенках кишечника. Размеры Л. о.— 50—500 мкм; на 1 мг ткани приходится 10—20 Л. о., к-рые не сообщаются с выводными протоками железы. Л. о. развиваются из трубчатых выростов передней кишки и в зависимости от вида животных состоят из клеток неск. типов. В α-клетках образуется гормон глюкагон, в β-клетках — инсулин, в δ-клетках, по-видимому, синтезируются соматостатин, секретин и др. В Л. о. синтезируются и др. пептидные гормоны, биол. функция к-рых не установлена.

ЛАНГУ́РЫ, обыкновенные тонкотелы (*Presbytis*), род тонкотелых обезьян. Самые крупные в подсемействе, дл. тела 40—80 см, хвоста 50—110 см. Сильно развит надглазничный валик, подчёркнутый торчащими вперёд волосами надбровья. На округлой маленькой голове хохолок. Цвет длинных волос варьирует, чаще светлый, кожа рук и ног чёрная. 14 видов (84 подвида), нек-рые достаточно многочисленны. Занимают широкий ареал Индо-Малайской области. Обитают высоко в горах (Гималаи) и в болотистых манграх п-ова Малакка и о. Калимантан. Живут преим. в лесах, держатся вблизи ручьёв и рек. Наиб. известны и хорошо изучены гульманы, или гануманы (*P. entellus*), распространённые в Пакистане, Индии, Шри-Ланке, где почитаются как священные обезьяны. Живут стадами. Половая зрелость к 4—7 годам. Рождают 1 детёныша, к-рый питается молоком матери 12—15 мес. Нилгирийский Л., или Л. Джонни (*P. johnii*), золотой Л. (*P. geei*) и ментавайский Л. (*P. potenziani*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 10, 11 в табл. 56.

ЛАНГУ́СТЫ (Palinura), раздел десятиногих раков подотр. Reptantia. Дл. до 60 см. Тело и антенны вооружены многочисл. шипами. Ходильные ноги обычно лишены клешней. Брюшко длинное, сжато в спинно-брюшном направлении.



Обыкновенный лангуст.

Брюшные ножки относительно короткие и слабые. 100 видов. Обитают на шельфе и склоне тропич. и субтропич. морей, лишь обыкновенный Л. (*Palinurus elephas*) — в умеренных водах Европы; держатся в расщелинах скал или ползают по дну. Образ жизни ночной. Половая зрелость к 5 годам; личинки пелагические. Л. способны издавать громкие звуки трением лопасти 1-го членика антенн о килевидный выступ передней части карапакса. Рыбы при этом часто пугаются и теряют свою добычу, к рая достаётся Л. Осн. враг Л.— осьминоги. Служат объектом промысла и разведения.

ЛАНДША́ФТ ОТБО́РА, адаптивный ландшафт, графич. модель эволюции в виде рельефной карты. Термин «Л. о.» и модель предложил С. Райт (1931). На модели горизонталями изображаются состояния генотипов и фенотипов, возможные по отношению к окружающей среде. Возвышенности «ландшафта» выражают бо́льшую приспособленность особей к среде, впадины — меньшую. Эволюция изображается как движение популяции от одной адаптивной вершины к другой, к рая обычно выше. Напр., при увеличении изменчивости и снижении элиминации популяция, наряду с вершиной адаптивной возвышенности, начинает занимать её склоны, часть популяции может оказаться у подножия или на ниж. склонах другого адаптивного пика и под действием естеств. отбора начнёт подниматься на новую адаптивную возвышенность, пока не окажется на её вершине. Пользуясь Л. о., можно моделировать изменения факторов, определяющих направление и интенсивность отбора (среда, изоляция, дрейф генов и др.).

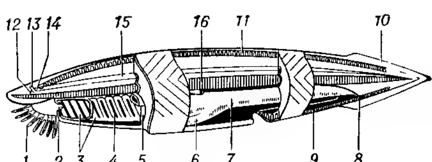
ЛА́НДЫШ (*Convallaria*), род растений сем. спаржевых порядка лилейных. Травянистый многолетник с горизонтальным корневищем и 2 или 3 длинночерешковыми прикорневыми листьями. Цветонос выс. до 20 см, с однобокой рыхлой кистью белых душистых колокольчатых поникших цветков. Плод — красная ягода. 1 полиморфный вид — Л. майский (*C. majalis*) с неск. разновидностями или подвидами, выделяемыми иногда в самостоят. виды; в умеренном поясе Евразии и в Сев. Америке; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Вост. Сибири и на Д. Востоке. Растёт в светлых лесах, на опушках, в зарослях кустарников. Лекарств. и декор. растение; ядовито. Садовые формы Л. крупные, многоцветковые; имеются Л. с розоватыми и махровыми цветками, а также пестролистные. В пригородных лесах страдает от интенсивного сбора и вытаптывания.

ЛАНОЛИ́Н (от лат. lana — шерсть и oleum — масло), шерстяной воск, животный воск, получаемый из шерсти овец; смесь почти равных кол-в свободных высокомолекулярных спиртов, жирных кислот и их эфиров. Отличается от др. восков высоким содержанием стеринов (холестерина, ланостерина и др.). Основа для кремов, мазей.

ЛАНОСТЕРИ́Н, стерин, биогенетич. предшественник холестерина и производных от него стеринов и стероидов у позвоночных и мн. грибов. Большие кол-ва Л. содержатся в жире шерсти млекопитающих (напр., овцы). Из растений к биосинтезу Л. способны только представители сем. молочайных.

ЛАНТАНОЗУ́ХИ (*Lanthanosuchus*), род вымерших земноводных (батрахозавров) отр. сеймуриаморфов (Seymouriamorpha). Известны из верхней перми Вост. Европы. Дл. до 1,5 м. Череп резко уплощённый, скульптированный, с обширными височными окнами; зубы мелкие, однорядные. Внешне были похожи на саламандр. Питались, вероятно, червями, членистоногими и моллюсками.

ЛАНЦЕ́ТНИКИ (*Branchiostoma*, или *Amphioxus*), род животных класса бесчерепных. Дл. до 8 см. Тело ланцетовидное, прозрачное, хорда заходит в его передний отдел. 7 видов. Типичный вид — *B. lanceolatum*, или *A. lanceolatus*, оби-



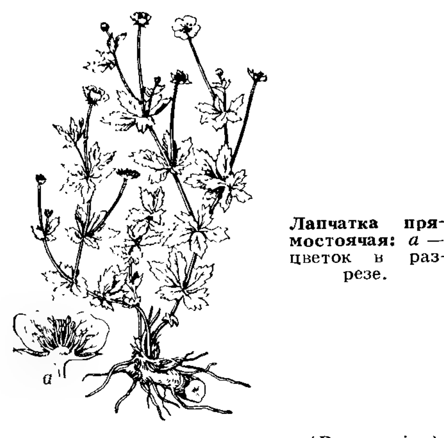
Строение ланцетника (схема): *1* - предротовое отверстие, окружённое щупальцами; *2* — рот; *3* — глотка; *4* — жаберные щели; *5* — половые органы; *6* — печень; *7* — кишка; *8* — анус; *9* — брюшной плавник; *10* — хвостовой плавник; *11* — спинной плавник; *12* — глазное пятно; *13* — обонятельная ямка; *14* — головной мозг; *15* — спинной мозг; *16* — хорда.

тает в умеренных и тёплых морях, обычно на глуб. 10—30 м, на песчаном грунте. Зарывается в песок, выставляя передний конец тела. Питается планктоном. Оплодотворение наружное. Яйца развиваются в толще воды. Личинка свободноплавающая. Впервые описан П. С. Палласом в 1774, принявшим его за моллюска (*Limax lanceolatus*). А. О. Ковалевский показал, что Л.— хордовое животное и занимает промежуточное положение между оболочниками (наиб. примитивной группой хордовых) и позвоночными животными.

ЛА́НЬ (*Cervus dama*), млекопитающее рода оленей. Телосложение стройное. Дл. тела 130—160 см, масса 40—90 кг. Рога у самцов на вершине лопатообразно расширены. Окраска летом рыжая с белыми пятнами, зимой серовато-бурая. В области полового отверстия длинный пучок волос. Родина — Средиземноморье и М. Азия. Акклиматизирована во мн. странах Европы, Америки, в Австралии и др., в СССР — в Прибалтике, Белоруссии, Молдавии, на Украине. Гон в сентябре — октябре. Телят 1—2. Декор. парковое животное. 1 подвид в Красной книге МСОП. См. рис. 14 при ст. *Оленевые*.

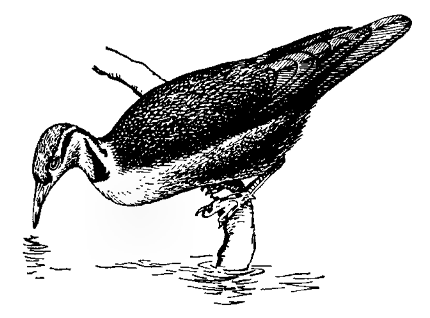
ЛАПИ́НА, крылоорешник (*Pterocarya*), род растений сем. ореховых. Листопадные однодомные деревья. Св. 10 видов, в Евразии. В СССР 1 вид — Л. крылоплодная, или ясенелистная (*P. fraxinifolia*), на Кавказе, выс. 30 м и диам. ствола св. 1,5 м. Плоды — двукрылые нижние костянки; на небольшие расстояния разносятся ветром, на большие — водами рек и ручьёв. Растёт в смешанных лесах, в поймах на аллювиальных почвах, изредка образует чистые древостои. Даёт обильные корневые отпрыски и пнёвую поросль. Живёт 200—250 лет. В культуре как декор. растение. Реликтовый вид, в Красной книге СССР.

ЛАПЧА́ТКА (*Potentilla*), род растений сем. розовых. Многолетние, редко дву- или однолетние травы, полукустарники или кустарнички. Листья пальчатые, перистые или тройчатые. Цветки б. ч. жёлтые, одиночные или в соцветиях; опыление насекомыми; нек-рым видам свойствен апомиксис. Плод — многоорешек. Св. 300 (по др. данным, до 500) видов, по всему земному шару, но гл. обр. в Сев. Америке; в СССР — 215 видов. Л. гусиная, или гусиная лапка (*P. anserina*), лекарств. растение, медонос, корм для домашней птицы. Л. прямостоячая, или калган, узик (*P. erecta*), содержит в корневище дубильные вещества, используемые как лекарств. средства и в пищевой пром-сти. Нек-рые виды разводят как декоративные. См. рис. 2 в табл. 23.



Лапчатка прямостоячая: *а* — цветок в разрезе.

ЛАПЧАТОНО́ГИЕ (Heliornithidae), семейство журавлеобразных. Дл. 28—62 см. Оперение плотное. Пальцы с плават. перепонками в виде фестонов. Самцы крупнее самок и ярче окрашены. 3 рода, 3 вида: *Podica senegalensis* — в Африке к Ю. от Сахары, *Heliornis fulica* — в Центр. и Юж. Америке и *Heliopais personata* — в Юго-Вост. Азии. Скрытно держатся на речках в густых лесах. Хорошо бегают и плавают, при опасности глубоко погружаются в воду. Гнездование изучено лишь у американского лапчатоноги: в кладке 2 яйца, насиживают самец и самка, вылупившихся слепых и почти голых птенцов самец носит в особых «карманах» под крыльями. У азиатского лапчатонога в кладке 5—7 яиц. Кормятся мелкими беспозвоночными и зелёными частями растений.



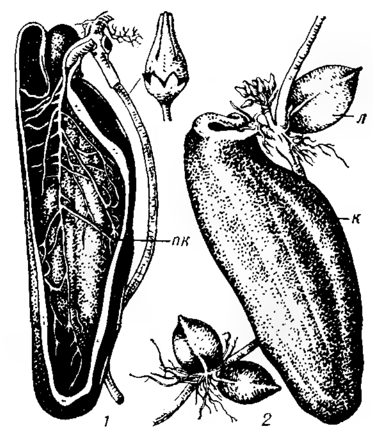
Лапчатоног *Podica senegalensis*.

ЛА́СКА (*Mustela nivalis*), млекопитающее сем. куньих. Дл. тела от 11 до 26 см, хвоста 1,3—4 см. В сев. части ареала Л. мельче, чем в южных. Тело тонкое, гибкое. Окраска летом буровато-рыжая (низ тела белый), зимой белая. Распространена в Евразии и Сев. Америке; в СССР — почти повсеместно. Местообитания разнообразны. Типичный хищник, питается преим. мелкими грызунами. Детёнышей 3—10, обычно 4—7. Промысловое значение ничтожно. См. рис. 6 при ст. *Куньи*.

ЛАСТО́ВЕНЬ, ваточник (*Asclepias*), род преимущественно травянистых растений сем. ластовневых. Св. 100 видов в Америке и неск. в Африке. Л. сирийский, или эскулапова трава (*A. syriaca*),— многолетник, родом из Америки. Культивируется как стебле-волокнистое растение, легко дичает. Семена с шелковистыми волосками, разносимые ветром, содержат ок. 20% полувысыхающего технич. масла, листья — горькие гликозиды. Ценный засухоустойчивый медонос. Этот и др. виды Л. иногда разводят как декоративные.

ЛАСТО́ВНЕВЫЕ, ласточниковые (*Asclepiadaceae*), семейство растений порядка горечавковых. Лазящие, вьющиеся или прямостоячие кустарники или полукустарники и травы, редко деревья. Плод из 2 листовок, несколько раздвинутых в виде хвоста ласточки (отсюда назв.). Обычно содержат млечный сок. Ок. 290 родов, ок. 2000 видов, гл. обр. в тропич. и субтропич., отчасти в умеренных поясах, наиб. разнообразны в Юж. Америке; в СССР 8—9 родов, ок. 40 видов. Среди Л. мн. суккулентов, имеющих кактусовидную форму (напр., роды *Echidnopsis*, *Stapelia* и др.). Нек-рые эпифитные виды рода дисхидия (*Dischidia*) имеют кубковидные листья, в к-рых скапливается вода и гумус, используемые воздушными придаточными корнями. Нек-рые Л. дают волокно, напр. ластовень сирийский, виды рода марсдения (*Marsdenia*) и др.; мн. виды декоративны, напр. хойя мясистая, или восковой плющ (*Hoya carnosa*), виды ластовня, стапелии.

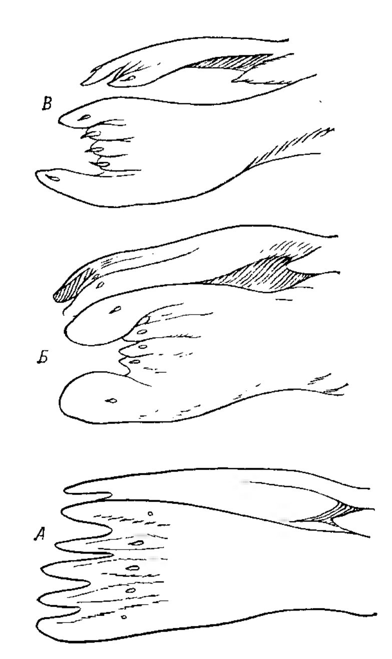
Эхиднопсис *Echidnopsis coreiformis*.



Дисхидия *Dischidia rafflesiana*: *1* — разрез кубковидного листа (*пк* — придаточный корень); *2* — побег с листьями и соцветием (*К* — кубковидный лист, *Л* — обычный лист); вверху в центре — цветок.

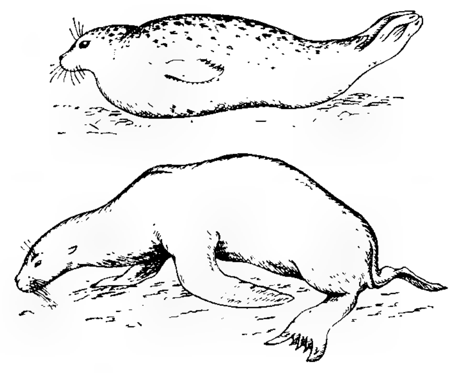
ЛАСТОНО́ГИЕ (Pinnipedia), отряд водных млекопитающих. Произошли, видимо, от примитивных предков хищных, возможно, в олигоцене. Известны из нижнего и среднего миоцена. Приспособлены к жизни в воде (тело веретенообразное, обтекаемое, пятипалые конечности преобразованы в ласты, хвост короткий), но не в такой степени, как китообразные: на льду или на суше спариваются, рождают детёнышей и выкармливают молоком, линяют и отдыхают. В связи с однообразными движениями конечностей ключицы отсутствуют. Толстый подкожный жировой слой (до 10 см) служит для термоизоляции и как запас питат. веществ; зубы приспособлены лишь к схватыванию и удержанию скользкой добычи — мор. животных. Волосяной покров развит в

Форма передних ластов: *А* — ушастого тюленя; *Б* — моржа; *В* — настоящего тюленя.



Форма задних ластов: *А* — ушастого тюленя; *Б* — моржа; *В* — настоящего тюленя.

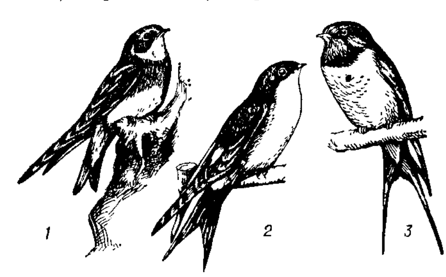
различной степени у разных видов. Самцы крупнее самок. Из органов чувств наиб. развиты слух и зрение. 3 сем.: моржовые (1 вид — морж), ушастые тюлени и тюленевые. 45 родов, в т. ч. 21 современный с 31 видом. Ареал — в осн. холодные и умеренные воды всех океанов (в Индийском ок. к Ю. от 30° ю. ш.). В СССР — 13 видов, в прибрежных водах Тихого, Атлантического и Сев. Ледовитого океанов, в Балтийском, Чёрном и Каспийском морях, Ладожском оз. и оз. Байкал. В период размножения образуют скопления. Большая часть — моногамы. Половозрелость у самок большинства видов к 3—4 годам, размножаются в массе с 5—6 лет; у самцов — к 5—6 годам. Беременность 11—12 мес. Рождают, как правило, одного крупного детёныша один раз в год. Численность 16—20 млн. особей (1970-е гг.). Многие — объект промысла, к-рый везде ограничен. Численность ряда видов сокращается, нек-рые истреблены. В Красных книгах МСОП (6 видов, 3 подвида) и СССР (2 вида, 8 подвидов). См. табл. 40.



Характер движения настоящего (вверху) и ушастого тюленей.

● Млекопитающие Советского Союза, т. 2, ч. 3 — Ластоногие и зубатые киты, под ред. В. Г. Гептнера, М., 1976; King J. E., Seals of the world, L., 1964.

ЛА́СТОЧКОВЫЕ (Hirundinidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 10—23 см. Крылья длинные, острые, приспособленные для длит. быстрого полёта (до 27,5 м/с), т. к. Л. питаются почти исключительно насекомыми, к-рых ловят в воздухе на лету. Ноги короткие, ходить Л. почти не могут и на землю садятся лишь для сбора материала для гнёзд; пьют и купаются на лету, пролетая над самой водой. 20 родов, 79 видов. Распространены широко, кроме Арктики и Антарктики; в СССР — 7 гнездящихся (городская, деревенская, береговая ласточки



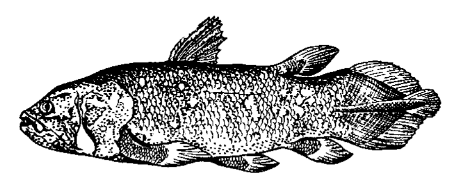
Ласточки: *1* — береговая; *2* — городская; *3* — деревенская.

и др.) и 2 залётных (из Сев. Америки) вида. Гнёзда — полушаровидные или в виде фляжки — строят из комков грязи, смешанной со слюной, прилепляя их к скалам или стенам зданий; нек-рые Л. гнездятся в дуплах или норах. В кладке 3—7 яиц. 2 вида в Красной книге МСОП.

ЛА́СТЫ, конечности позвоночных животных, вторично вернувшихся к жизни в водной среде. Л. внешне похожи на парные плавники рыб и представляют более или менее широкие лопасти, обтянутые кожей. Однако скелет Л. несомненно произошёл от типичной наземной конечности. Кости проксимальных отделов (плечо и бедро, предплечье и голень) Л. укорочены и расширены, дистальный отдел (кисть и стопа) Л., наоборот, удлинён. Часто наблюдается г и п е р ф а л а н г и я (увеличение числа фаланг в каждом луче), реже (ихтиозавры) — г и п е р д а к т и л и я (увеличение числа лучей). Внешне сходная форма Л. разных животных возникла независимо. Две пары Л. имеются у мор. черепах, вымерших мор. пресмыкающихся (завроптеригий и плакодонтов), у ластоногих. У всех этих форм Л. служат органами поступательного движения. У животных, полностью потерявших связь с сушей (ихтиозавры, китообразные, сирены), у к-рых основную локомоторную функцию вторично принял на себя хвост, сохраняется только передняя пара Л., служащих рулями глубины и поворотов.

ЛАТЕРА́ЛЬНЫЙ (лат. lateralis, от latus — бок), боковой, относящийся к боковой стороне тела, органа, расположенный далее от медианной плоскости тела, органа. Напр., Л. сторона конечности — её наружная сторона. Ср. *Медиальный*. См. рис. при ст. *Тело*.

ЛАТИМЕ́РИЯ (*Latimeria chalumnae*), рыба отр. целакантообразных, единств. совр. представитель кистепёрых рыб. Тело толстое, короткое, покрыто массивной чешуёй, дл. до 180 см, масса до 95 кг. Головной мозг маленький (ок. 1/100 объёма черепной полости). Внутр. ноздрей (хоан) нет. Есть клоака. Глаза светящие-



Латимерия.

ся. Хвостовой плавник трёхраздельный, с выступающей центр. лопастью, 2-й спинной и анальный плавники парные, с мясистыми основаниями. Обитает у дна, на глуб. 150—400 м (возможно, и глубже), в юго-зап. части Индийского ок. (у Коморских о-вов). Питается рыбой. Яйцеживородящая. Поимка первого экземпляра Л. у Юж. Африки в 1938 (видимо, случайный заход) — одно из крупнейших зоол. открытий 20 в., т. к. кистепёрые рыбы считались вымершими св. 100 млн. лет назад.

ЛАТУ́К (*Lactuca*), род растений сем. сложноцветных. Одно-, дву- и многолетние травы, реже полукустарники. Св. 100 видов, в Евразии и Африке, немногие — в Юж. и Сев. Америке; в СССР — ок. 20 видов. Наиб. значение имеет Л. посевной, или салат. Одно- или двулетний Л. дикий (*L. serriola*) — кормовое растение, относится к числу т. н. компасных растений. Нек-рые виды Л., иногда выделяемые в особый род молокан (*Mulgedium*),— сорняки, напр. Л. татарский, или молокан татарский (*L. tatarica*, *M. tataricum*), размножающийся вегетативно (за счёт придаточных почек на корнях и почек возобновления на корневищах) и семенами. Один побег даёт до 5000 семянок, разносимых ветром на расстояние до 5 км, но их всхожесть мала и проростки легко погибают. Нек-рые виды Л. содержат затвердевающий на воздухе млечный сок лактукарий — старинное снотворное средство. Л. Тахтаджяна (*L. takhtadzhianii*), редкий эндемичный вид Армении,— в Красной книге СССР.

ЛЕБЕДА́ (*Atriplex*), род растений сем. маревых. Одно- или многолетние травы, полукустарники и кустарники с очередными листьями, часто покрытыми, как и стебли, мучнистым налётом. Цветки в клубочках, образующих колосовидное или метельчатое соцветие. Пестичные цветки б. ч. без околоцветника. Нек-рым видам свойствен гетероморфизм цветков, плодов и семян. Св. 200 (иногда выделяют до 400) видов, в умеренных и субтропич. поясах; в СССР — ок. 40 видов. Л. раскидистая (*A. patula*) и Л. лоснящаяся (*A. nitens*) — однолетние сорные и рудеральные растения. Л. татарская (*A. tatarica*) растёт на солончаках и в посевах хлопчатника; её молодые листья иногда используют в пищу. Полукустарник Л. белая (*A. alba*), растущая в пустынях и полупустынях, и нек-рые др. виды служат пастбищным кормом для верблюдов, идут и на топливо. См. рис. 2 при ст. *Маревые*.

ЛЕ́БЕДИ (*Cygnus*), род птиц сем. утиных. Дл. до 150 (даже до 180) см, шея равна длине тела или превышает её. Не ныряют, кормятся на мелководье, где длинная шея позволяет доставать корм со дна. 6 видов: 4 в Сев. полушарии, 1 в Юж. Америке и 1 в Австралии и Тасмании; в СССР — 3 вида: Л.-шипун (*C. olor*) спорадично встречается на озёрах Эстонии, Литвы и Ю. страны (от Дуная до Забайкалья); Л.-кликун (*C. cygnus*) распространён от тундры до степной зоны, везде стал редким; малый, или тундровый, Л. (*C. bewickii*) — в тундре и ле-

сотундре. Зимуют на морях или озёрах Ю. страны, на незамерзающих водоёмах могут зимовать и на С. Пары у Л. соединяются на много лет. В кладке 3—5 яиц. О потомстве заботятся самец и самка. Растительноядные. Охота на Л. запрещена. Л. часто содержат как декор. птиц, причём, наряду с Л.-шипуном и Л.-кликуном, можно встретить и чёрного Л. (*C. atrata*), родина к-рого Австралия и Тасмания (ранее выделяли в отд. род). Сев.-амер. Л.-трубач (*C. buccinator*) был на грани исчезновения, численность восстанавливается. Малый Л.— в Красной книге СССР.

ЛЕВ (*Panthera leo*), вид больших кошек. Дл. тела до 240 см, самки меньше, масса до 280 кг. Лицевая часть заметно удлинённая. Хвост до 110 см, на конце его кисть длинных тёмных волос. Тело покрыто короткой шерстью, у самцов на передней части тела удлинённые волосы образуют гриву (половой диморфизм). Окраска песчано-жёлтая, разных оттенков, грива темнее. Ареал в историч. время — Африка (кроме З.), Европа (Балканский п-ов, Закавказье — Армения), Азия (Аравийский п-ов, Малая, Передняя, Юж. Азия — к В. до Индии включительно). Численность и ареал резко сократились — совр. ареал включает Центр. Африку (преим. охраняемые территории) и Юж. Азию (ок. 200 особей на 1980). Обитатель пустынь, саванн и приречных лесов. Полигам. Держится семейными группами (прайдами). Детёнышей рождает раз в 2 года. Активен преим. ночью. Охотится на крупных копытных. В неволе размножается. Всюду охраняется; индийский подвид (*P. l. persica*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 10 при ст. *Кошачьи*.

ЛЕВЗЕ́Я, рапонтикум (*Leuzea*, или *Rhaponticum*), род корневищных многолетних растений сем. сложноцветных. Ок. 20 видов, в Евразии (лишь 2 вида в Сев. Африке и 1 в Австралии). Л. сафлоровидная, или маралий корень (*L. carthamoides*), в СССР встречается гл. обр. в Сибири, особенно в Саянах, на Алтае и в Кузнецком Алатау, преим. на выс. 1700—2200 м по субальп. лугам, часто как эдификатор. Лекарств. растение, используется также в пищ. пром-сти (стимулирующее и тонизирующее); культивируется. Л. аулиеатинская (*L. aulieatensis*), эндемик Таласской долины,— в Красной книге СССР.

ЛЕВКО́Й, маттиола (*Matthiola*), род растений сем. крестоцветных. Одно- или многолетние травы, редко полукустарники. Плод — стручок. Ок. 55 видов, в Европе, Зап. и Ср. Азии, Сев. и Юж. Африке; в СССР — ок. 20 видов, из них 13 — в Ср. Азии. Растут по сухим склонам. Мн. виды разводят как декоративные. В Зап. Европе и СССР широко культивируют Л. седой (*M. incana*) с душистыми простыми и махровыми цветками; встречается на побережье Средиземного м.

ЛЁГКИЕ (pulmones), органы возд. дыхания нек-рых рыб и всех наземных позвоночных. В эволюции позвоночных они появляются у девонских панцирных и кистепёрых рыб, у потомков палеозойских двоякодышащих. Среди совр. рыб парные Л. есть у многоперообразных и двоякодышащих (гомологи плават. пузыря). У наземных позвоночных Л. отсутствуют только у нек-рых хвостатых земноводных, напр. у безлёгочных саламандр. Наиб. простые Л. у многоперообразных и мн. хвостатых земноводных имеют форму гладкостенного мешка. У совр. двоякодышащих рыб, мн. земноводных и нек-рых пресмыкающихся (гаттерия, гекконы) поверхность однокамерного Л., через к рую происходит газообмен, увеличивается за счёт образования ячеек или альвеол, ограниченных соединительнотканно-мышечными перегородками. У ящериц и змей перегородки усложняются и удлиняются, в центр. части Л. может остаться лишь узкий просвет — предбронх. У черепах, варанов и гл. обр. у крокодилов строение перегородок ещё более усложняется и образуется многокамерное Л., дифференцируется внутрилёгочный главный бронх, от к-рого отходят бронхи меньшего диаметра, и воздух проходит к респираторным ячейкам через систему трубчатых ходов. У мн. земноводных и пресмыкающихся каудальная часть Л. имеет гладкие стенки, может образовывать выступы — возд. мешки. При удлинении тела возможна редукция одного Л. У птиц Л. плотные, их аэрацию обеспечивает система возд. мешков. Газообмен осуществляется в т. н. воздушных капиллярах, к-рые отходят от парабронхов и оплетены кровеносными капиллярами. У млекопитающих Л. губчатые, эластичные, характерно значит. увеличение их поверхности, развитие внутри Л. хрящевого остова и гладкой мускулатуры. У плацентарных Л. обычно разделены на доли (от шести в правом Л. и до трёх в левом; у человека три доли в правом и две — в левом Л.); система внутрилёгочных бронхов образует бронхиальное дерево, конечные разветвления к-рого, дольковые бронхи, разделяются на бронхиолы. Последние переходят в респираторную часть Л. и альвеолярными ходами открываются в альвеолярные мешки, на стенках к-рых находятся многочисл. альвеолы, оплетённые кровеносными капиллярами, в к-рых совершается газообмен. Средняя общая ёмкость Л. у человека — 2680 ± 120, средний миним. объём — 712 ± 90 мл. Л. одеты плеврой; у земноводных и большинства пресмыкающихся лежат в общей плевроперитонеальной полости, а у черепах и крокодилов в ней развивается перегородка, б. или м. полно отделяющая полость, в к-рой находятся Л. У млекопитающих в неё вросли мышцы и она превратилась в диафрагму. В онтогенезе Л. закладываются парными выпячиваниями на брюшной стороне глотки, позади закладок глоточных карманов, снабжаются кровью из лёгочной артерии и являются производными последней пары жаберных мешков.

Л. называют также органы дыхания у нек-рых беспозвоночных животных: у лёгочных моллюсков — богато снабжённую кровеносными сосудами часть мантийной полости, служащую для возд. дыхания; у голотурий — ветвистые выросты клоаки, несущие дыхат. функцию («водные Л.»); у ряда паукообразных — мешкообразные, заполненные листовидными выростами полости (производные жаберных ножек). См. также *Газообмен*, *Дыхание*.

● Жеденов В. Н., Легкие и сердце животных и человека, 2 изд., М., 1961; Масенов Т. М., Биодинамика легких у млекопитающих, А.-А., 1968; Антипчук Ю. П., Соболева А. Д., Филогенез органов дыхания позвоночных животных, в кн.: Легкое в норме, Новосиб., 1975.

ЛЕГОГЛОБИ́Н, леггемоглобин, сложный белок (гемопротеид), обусловливающий красную окраску корневых клубеньков бобовых растений, активно фиксирующих атм. азот. Гем молекулы Л. синтезируется клубеньковыми бактериями, живущими в симбиозе с бобовыми растениями, а белковая часть (глобин) — клетками растений. Подобно гемоглобину крови Л. обратимо связывает O_2, регулируя кислородный режим внутри клубенька. Полагают, что Л. способствует азотфиксации.

ЛЁГОЧНЫЕ АРТЕ́РИИ (arteriae pulmonales), сосуды, развивающиеся из VI пары артериальных дуг и направляющиеся к лёгким (у двоякодышащих рыб, наземных позвоночных) или к плават. пузырю, несущему дыхат. функцию (у многопёра, ильной рыбы).

ЛЁГОЧНЫЕ ВЕ́НЫ (venae pulmonales), несут обогащённую кислородом кровь от лёгких к сердцу. У наземных позвоночных Л. в. обычно парные, впадают в левое предсердие. См. табл. 53.

ЛЁГОЧНЫЕ МЕШКИ́ (sacci pulmonales), слепые, обычно гладкостенные выросты лёгких у нек-рых наземных позвоночных; не несут дыхат. функции. У мн. земноводных, гл. обр. хвостатых, каудальные концы лёгких не имеют кровеносных сосудов. У пресмыкающихся (нек-рые ящерицы, хамелеоны, змеи, черепахи) нереспираторные каудальные отделы лёгких вытягиваются, образуя Л. м., к-рые служат резервуаром воздуха (напр., у водных черепах). У мн. черепах облегчают втягивание головы и конечностей под панцирь, образуя эластичные, легко сдавливающиеся мешки; у хамелеонов обусловливают раздувание тела при позе угрозы. Л. м. гомологичны *воздушным мешкам* птиц.

ЛЁГОЧНЫЕ МОЛЛЮ́СКИ (Pulmonata), подкласс брюхоногих моллюсков. Известны с карбона, расцвет — в кайнозое. Выс. (у плоских форм — диаметр) раковины 0,6—210 мм. У некоторых форм имеются устьевые зубы, к-рые при втягивании ноги внутрь раковины давят на мягкие ткани края мантии и выжимают слизистый секрет, тотчас застывающий в плёнку — эпифрагму (защита от высыхания). Жабры утрачиваются, внутр. поверхность мантийной полости функционирует как лёгкое. 2 надотр.: сидячеглазые и стебельчатоглазые; ок. 100 сем., не менее 30 тыс. видов, по всему земному шару, в СССР — повсеместно. Наземные и вторично пресноводные формы, редко — морские прибрежные. Гермафродиты. Для мн. Л. м. характерно образование сперматофоров. Нек-рые яйцеживородящи. Наземные виды откладывают покрытые известковой оболочкой яйца в укрытия, пресноводные формы прикрепляют яйца в железобразной капсуле — «икру» — к листьям водных растений, камням и т. п. Развитие прямое. Спариванию нередко предшествует сложный ритуал ухаживания. Растительноядные, реже хищные формы. Мн. пресноводные виды составляют значит. долю в питании рыб, наземные — минерализаторы растит. вещества; б. ч. видов участвует в распространении гельминтозов. См. рис. 18 в табл. 31 и рис. 11, 12 в табл. 32.

ЛЕГУМИ́Н, запасной глобулярный белок семян бобовых растений.

ЛЕДЯНЫ́Е РЫ́БЫ (Channichthyidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. до 70 см. Тело голое. Рот большой. Боковых линий 1 или 3. Кровь бесцветная (не содержит эритроцитов). 11 родов, св. 15 видов, в Антарктике, 1 вид у берегов Патагонии. Придонные рыбы, обитающие на глуб. 200—700 м, выходящие в пелагиаль. Нерест осенью. Икра донная. Молодь пелагическая. Питаются рыбой и крилем. Нек-рые виды образуют скопления. Объект промысла.

ЛЕ́ЖБИЩЕ, территория (на берегу или на льду) с находящимися на ней животны-

ми; одна из форм стадного существования ластоногих. Береговые лежбища (у моржа, мор. львов, мор. котиков, сивуча, серого тюленя) образуются ежегодно на одном и том же месте. Для полигамов (мор. котиков, мор. львов, сивуча, морских слонов) характерны гаремные Л. (см. *Гарем*) на весь период размножения (1,5—2 мес). Ледовые Л. (для размножения — детные, для линьки — линные) у настоящих тюленей (гренландского, каспийской нерпы) преим. на дрейфующих льдах. На детных Л. находятся только самки с детёнышами, на линных — животные разного пола и возраста (исключая детёнышей). Временные Л. (от одного до неск. дней) — для отдыха в периоды дальних миграций и усиленного откорма осенью (байкальская нерпа, морской заяц, обыкновенный тюлень).

ЛЕ́ЙДИГА КЛЕ́ТКИ (по имени Ф. Лейдига), 1) то же, что *интерстициальные клетки*. 2) Железистые клетки в эпидермисе личинок хвостатых земноводных и соединительнотканные клетки нек-рых беспозвоночных, в частности ракообразных.

ЛЕЙКОПЛА́СТЫ (от греч. leukós — белый и plastós — вылепленный), бесцветные пластиды в растит. клетке, различающиеся формой и функциями. Оболочка Л. состоит из двух элементарных мембран; внутренняя из них, врастая в строму, образует немногочисл. тилакоиды. В Л. имеются ДНК, рибосомы, а также ферменты, осуществляющие синтез и гидролиз запасных веществ. Л., в к-рых синтезируется и накапливается вторичный крахмал, наз. амилопластами, масла — элайопластами, белки — протеинопластами, или протеопластами. В одном и том же Л. могут накапливаться разные вещества. Функции нек-рых Л. не совсем ясны. Л. могут превращаться в *хлоропласты*, реже в *хромопласты*.

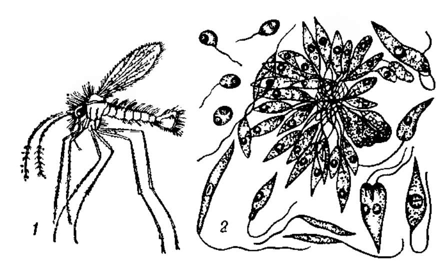
ЛЕЙКОЦИ́ТЫ (от греч. leukós — белый и ...*цит*), бесцветные, разнообразные по функции клетки крови животных и человека. Имеют общее происхождение (из стволовых кроветворных клеток) с эритроцитами как в филогенезе, так и в онтогенезе. У беспозвоночных осн. масса кровяных клеток представлена амёбоцитами, сходными с Л. позвоночных, у к-рых клетки крови чётко подразделяются на две осн. группы: Л. и эритроциты. В 1 мм^3 крови взрослого здорового человека содержится 4—9 тыс. Л. Все Л. способны к активному амёбоидному движению, напр. против тока крови (реотаксис) или к очагу воспаления (хемотаксис). Различают незернистые Л., или агранулоциты (лимфоциты и моноциты), и зернистые Л., или гранулоциты (нейтрофилы, эозинофилы и базофилы). Число Л. и соотношение их форм (лейкоцитарная формула) неодинаковы у животных разных видов и изменяются с возрастом, в зависимости от физиол. состояния организма, времени суток, при болезнях. Определение числа Л. и лейкоцитарной формулы (см. табл.) используется в мед. и вет. диагностике.

Лейкоцитарная формула взрослого здорового человека (предельные колебания, %)

Базофилы	Эозинофилы	Нейтрофилы				Лимфоциты	Моноциты
		миелоциты	метамиелоциты	палочкоядерные	сегментоядерные		
0—1	0,5—5	0	0—1	1—6	47—72	19—37	3—11

ЛЕЙЦИ́Н (сокр. Leu, Лей), L-α-аминоизокапроновая к-та, незаменимая аминокислота; входит в состав почти всех белков животных и растений. Один из продуктов распада Л. в организме — β-окси-β-метилглутаровая к-та (в виде ацилкофермента А) — важное промежуточное соединение при биосинтезе холестерина и др. стероидов. Препарат под назв. «Лейцин» (содержащий Л.) применяют в медицине. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

ЛЕЙШМА́НИИ (*Leishmania*), род жгутиконосцев отр. кинетопластид. Дл. 2—4 мкм. Внутриклеточные паразиты нек-рых млекопитающих (человек, собака) и пресмыкающихся. Разрушая клетки, вызывают кожный и висцеральный (с тяжёлым поражением внутр. органов) лейшманиозы. Передаются через укусы москитов из рода *Phlebotomus* и др. Стадия Л., паразитирующая в тканях человека, теряет жгутик, сохраняя кинетопласт (лейшманиальная стадия); в москитах жгутик восстанавливается (лептомонадная стадия). У человека паразитируют 3 вида Л.: тропическая (*L. tropica*) — возбудитель кожного лейшманиоза, бразильская (*L. brasiliensis*) — возбудитель слизисто-кожного лейшманиоза, Л. Донована (*L. donovani*) — возбудитель висцерального лейшманиоза.



Москит *Phlebotomus papatasii* — переносчик лейшманий (*1*) и жгутиковые формы лейшманий в культуре (*2*).

ЛЕКАНО́РА (*Lecanora*), род накипных лишайников сем. леканоровых (Lecanoraceae) порядка круглоплодных (Cyclocarpales). Таллом в виде беловатых, сероватых, желтоватых, коричневатых и др. толстых или тонких корочек, иногда зернистый или слабо развитый; плодовые тела — леканоровые апотеции со слоевищным краем, аски с 8 (редко до 32) одноклеточными бесцветными спорами. Ок. 400 видов, распространены широко; в СССР — 127 видов, в горах и на равнинах. Растут на коре деревьев, скалах, мхах, почве, гнилой древесине и др. См. рис. 2 в табл. 10.

ЛЕКТИ́НЫ, фитоагглютинины, фазины, растительные белки, агглютинирующие клетки млекопитающих в результате избират. связывания с углеводными компонентами клеточной поверхности. Найдены более чем у 800 видов растений в семенах, листьях и др. частях. Почти все Л. — гликопротеиды (мол. м. 26 000—269 000), молекулы к-рых состоят из субъединиц (изолектинов), богаты аспарагиновой к-той, серином и треонином, часто содержат ионы металлов. Активные центры всех молекул каждого Л. идентичны и избирательно связываются с остатками определённых моносахаридов на поверхности клетки. Нек-рые Л. способны агглютинировать эритроциты лишь определённой группы крови. Ряд Л. обладает также митогенной активностью при действии на лимфоциты, напр. фитогемагглютинин из фасоли обыкновенной. В культуре лимфоцитов фитомитогены вызывают бласт-трансформацию и митотич. деление. Л. широко используются для определения групп крови, изучения структуры групповых антигенов крови, стимуляции лимфоцитов в культуре с целью цитогенетич. анализа, изучения поверхности нормальных и злокачеств. клеток, для выделения и очистки гликопротеидов с помощью аффинной хроматографии. Иногда к Л. относят агглютинины беспозвоночных, напр. гликопротеид из белковой железы виноградной улитки.

ЛЕ́ММИНГИ, пеструшки, группа видов полёвок. Дл. тела до 15 см, хвоста до 2 см. У нек-рых Л. зимой мех сильно светлеет или белеет, а когти на пальцах передних лап разрастаются («копыта»). 4 рода; ок. 20 видов, в лесах, тундрах гор и равнин Евразии и Сев. Америки. В СССР — 3 (или 4) вида, от Кольского п-ова и ср. полосы Европ. части до Чукотки и Д. Востока. Наиб. обычны копытный Л. (*Dicrostonyx torquatus*), сибирский Л. (*Lemmus sibiricus*) и норвежский Л. (*L. lemmus*). В тундре примерно с 4-летней периодичностью размножаются в массовом количестве (до 300 особей на 1 га), предпринимают далёкие миграции. Л. — осн. пища песца, численность к-рого в значит. степени зависит от численности Л. Переносчики возбудителей ряда вирусных заболеваний. См. рис. 15, 16 при ст. *Грызуны*.

● Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В., Популяционные циклы леммингов в Арктике, М., 1982.

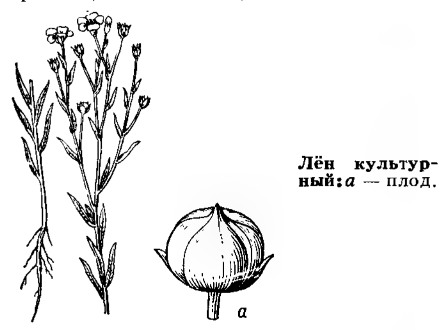
ЛЕМОНЕ́МЫ (*Laemonema*), род рыб сем. моровых. Дл. до 75 см, обычно не св. 40 см, масса ок. 300 г. Брюшные плавники длинные, из 2—3 лучей. Подбородочного усика нет. Ок. 10 видов, во всех океанах на глуб. 300—700 м. Питаются макропланктоном. В водах СССР 1 вид — дальневосточная Л., или подонема (*L. longipes*), обычна на глуб. 500—700 м у Курильских о-вов. Образует скопления. Объект промысла.

ЛЕМУ́РОВЫЕ, лемуриды (Lemuridae), семейство полуобезьян. Ископаемые формы известны из плейстоцена и голоцена о. Мадагаскар. 14(16) видов из 6 родов: маки, или обыкновенные лемуры (*Lemur*), полумаки, или кроткие лемуры (*Hapalemur*), тонкотелые маки, или ласковидные лемуры (*Lepilemur*), крысиные маки, или карликовые лемуры (*Cheirogaleus*), мышиные маки, или мышиные лемуры (*Microcebus*), вильчатополосые маки, или вильчатополосые лемуры (*Phaner*). Дл. тела от 13—25 (мышиные и карликовые лемуры) до 50 см (полумаки). Задние конечности длиннее передних; на втором пальце стопы коготь, на остальных — ногти. Волосяной покров густой, окраска чёрная, бурая, серая или рыжеватая, у самцов и самок одного вида может быть разной. Хвост одноцветный, иногда с чередующимися светлыми и тёмными поперечными волосами. Мордочка удлинённая, с 4—5 пучками вибрисс, глаза сближенные, большие. Зубов 36 (у нек-рых 32). У самок

1—2 пары молочных желёз. Обитают на Мадагаскаре и соседних о-вах. Ночные, сумеречные, реже дневные животные. Образ жизни древесный, полудревесный, наземный. Живут небольшими группами (полумаки), крупными стадами (тонкотелые маки) или держатся поодиночке и парами (мышиные маки). Большинство устраивает в дуплах гнёзда из листьев и травы; кошачий, или кольцехвостый, лемур (*L. catta*) бо́льшую часть времени проводит на земле, среди скал. Всеядные, охотятся на насекомых и др. мелких животных. Мышиные маки и карликовые лемуры в засушливый сезон впадают в спячку. Рождают 1—3 (реже 4) детёнышей, о к-рых заботятся оба родителя. Полумаки и маки хорошо уживаются в неволе. Численность Л. в природе резко сокращается; все виды в Красной книге МСОП. См. рис. 3—6 в табл. 55.

● Lemur biology, ed. by I. Tallersall, R. Sussman, N. Y.— L., 1975.

ЛЁН (*Linum*), род растений сем. льновых порядка гераниевых. Многолетние, редко однолетние травы с цельными листьями. Цветки б. ч. голубые, фиолетовые, красные, в соцветиях; опыляются насекомыми или самоопыление. Плод — коробочка. Ок. 230 видов, в субтропич. и умеренных поясах, преим. в Старом Свете. В СССР — ок. 50 видов. Л. культурный (*L. usitatissimum*) — прядильное и масличное растение, имеет неск. разновидностей: Л.-долгунец (15—35% волокна в стеблях и до 40% масла), Л.-кудряш (35—50% масла, волокна почти не содержит) и Л.-межеумок, занимающий промежуточное положение. Произошёл Л. культурный от полиморфного дикого Л. узколистного (*L. angustifolium*), к-рый встречается в Средиземноморье — р-не наибольшего (наряду с Африкой) разнообразия видов. Возделывают его на всех континентах, от экватора до Крайнего Севера, до 2500 м над ур. м. в странах Сев. Европы, до 3300 м над ур. м. в Кении, Эфиопии, Перу. В СССР выращивают гл. обр. Л.-долгунец. Волокно из стеблей Л. идёт на изготовление разл. тканей. Быстро высыхающее льняное масло используется в произ-ве олифы, лаков, красок и т. п. Жмых — ценный корм. Л.— древнейшее культурное растение. За 2—3 тыс. лет до н. э. его возделывали в Др. Египте. Культура Л. на терр. СССР превышает 2500 лет. Нек-рые виды разводят как декоративные.



Лён культурный: *а* — плод.

ЛЕНЕ́Ц (*Thesium*), род многолетних, реже однолетних трав сем. санталовых. Полупаразиты, б. ч. с желтовато-зелёными листьями (паразитируют на корнях др. растений). Цветки мелкие, зеленоватые, обоеполые, одиночные, пазушные. Плод орешковидный. Самый крупный род в сем., единств. из санталовых в СССР. Ок. 325 видов, в умеренных, субтропич. и тропич. поясах; в СССР — 25 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке и в Ср. Азии. Наиб. обычен Л. полевой, или ветвистый (*T. arvense*), в степях, на лугах, опушках.

ЛЕНИ́ВКОВЫЕ (Bucconidae), семейство дятлообразных. Дл. 14—26 см. Близки к якамаровым, отличаются от них коренастым сложением, массивным клювом и тёмным рыхлым оперением (отсюда второе назв.— пуховковые). 7 родов, 32 вида, в тропич. лесах Центр. и Юж. Америки. Гнездятся в полостях, выдолбленных в древесных гнёздах термитов, или в норах. В кладке 2—3 яйца. Назв. получили за манеру подолгу неподвижно сидеть на дереве, поджидая добычу (насекомых, многоножек, ящериц), к-рую хватают в воздухе или на земле.

ЛЕНИ́ВЦЕВЫЕ (Bradypodidae), семейство неполнозубых. Дл. тела 50—65 см. Голова может поворачиваться на 270°. Кисть и стопа узкие, изогнутые. Пальцы (2 или 3), сросшиеся по всей длине, с длинными, изогнутыми когтями. Волосы на теле направлены от брюха к спине. Темп-ра тела колеблется от 24 до 35 °С в зависимости от темп-ры окружающей среды. 2 рода, 5 видов, в Центр. и Юж. Америке от Гондураса к Ю., включая Бразилию, Парагвай, сев. часть Аргентины. Древесные, малоподвижные животные — обычно Л. висят на ветвях спиной вниз. Растительноядные. Раз в год рождают 1 детёныша. В шерсти Л. селятся цианеи, придающие меху зеленоватую окраску, и особый вид бабочек-огнёвок. Добывают Л. ради шкуры, мяса и когтей, используемых как украшения. Ошейниковый ленивец (*Bradypus torquatus*) — в Красной книге МСОП.

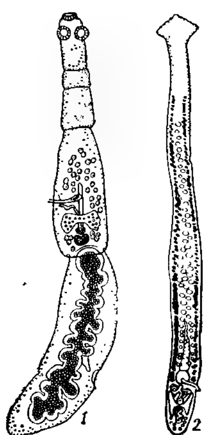
Трёхпалый ленивец (*Bradypus tridactylus*).

ЛЕНКИ́ (*Brachymystax*), род пресноводных рыб сем. лососёвых. Дл. до 70 см, масса до 6 кг. Чешуя мелкая. Рот маленький. На теле чёрные пятна. Единств. вид рода — ленок (*B. lenok*). Иногда выделяют 2 вида. Обитает в реках Сибири и Д. Востока, впадающих в Охотское и Японское моря. Нерест в мае — июле. Во время нереста на боках появляются красные пятна. Плодовитость 3—7 тыс. икринок. Частично гибнет после нереста. Молодь питается донными беспозвоночными, взрослые — беспозвоночными, рыбой, икрой и молодью лососёвых рыб. Объект местного промысла и спортивного лова. См. рис. 24 в табл. 34.

ЛЕ́НТОЧНИКИ (*Ladoga, Limenitis*), род бабочек сем. нимфалид. Крылья сверху чёрные с белым рисунком, снизу ржавокрасные, задние с волнистым краем. В умеренных широтах и субтропиках Сев. полушария. Зимуют гусеницы ранних возрастов в свёрнутом листе на вершине ветви. В СССР — 9 видов. Обычны тополевый Л. (*L. populi*), крылья в размахе 65—80 мм, лёт в июне — июле, гусеница живёт на тополе; Л. Камилла (*L. camilla*), крылья в размахе 50—65 мм, лёт в июне — августе, гусеница шиповатая, обитает на жимолости. См. рис. 12 в табл. 26.

ЛЕ́НТОЧНЫЕ ЧЕ́РВИ, цестоды (Cestoda), класс плоских червей. Паразиты кишечника, реже др. органов животных и человека. Тело лентовидное, дл. от долей мм до 30 м. Состоит из головки (сколекса), несущей органы прикрепления (ботрии, ботридии, присоски, крючья, хоботки), шейки (зона роста) и стробилы, обычно состоящей из члеников (проглоттид), реже внешне нерасчленённой, но со мн. половыми комплексами (исключение — гвоздичники). Кишечника у Л. ч. нет, тело покрыто погружённым эпителием с выростами — микротрихиями. Питание осуществляется через покровы. В каждом членике обычно развивается 1, реже 2 гермафродитных половых комплекса. Стробила продуцирует огромное кол-во яиц (у нек-рых цепней — до 600 млн. в год). В яйцах развивается личинка — *онкосфера*, с 3 парами крючьев на заднем полюсе. Цикл развития со сменой промежуточных хозяев. У низших Л. ч. отр. Pseudophyllidea имеются свободноплавающая личинка — *корацидий* и последующие фазы развития: процеркоид (в полости тела 1-го промежуточного хозяина, беспозвоночного), *плероцеркоид* (во 2-м промежуточном хозяине, позвоночном) и взрослый Л. ч. (в кишечнике позвоночного). У высших Л. ч. (цепней) обычно один промежуточный хозяин — беспозвоночное, реже позвоночное животное. В классе 9—10 отр., св. 3000 видов. Из низших червей наибольшее медиковет. значение имеют

Типы строения сколексов ленточных червей: *А* — род *Tetrarhynchus* (отр. *Trypanorhyncha*); *Б* — род *Hymenolepis* (отр. *Cyclophyllidea*); *В* — род *Diphyllobothrium* (отр. *Pseudophyllidea*); *Г* — род *Phyllobothrium* (отр. *Tetraphyllidea*); *1* — присоски; *2* — присасывательные ямки; *3* — крючья; *4* — хоботки с крючьями; *5* — влагалище, в которое втягивается хоботок.



Ленточные черви: *1* — эхинококк (*Echinococcus granulosus*); *2* — нерасчленённая цестода-гвоздичник (*Caryophyllaeus laticeps*).

широкий лентец, ремнецы, нек-рые гвоздичники, а из высших — цепни, эхинококк, овечий мозговик и др.

ЛЕОПА́РД, барс (*Panthera pardus*), вид больших кошек. Дл. тела до 170 см, хвоста до 102 см; самки неск. меньше самцов. Тело вытянутое, ноги относительно короткие. Мех густой, пушистый. Окраска жёлтая или рыжая с чёрными пятнами. Меланистич. формы Л. наз. чёрными пантерами. Распространён в Африке (исключая Сахару), в Малой, Передней, Ср. и Юж. Азии, в СССР — на Кавказе, на Ю.-З. Туркмении, на Ю. Таджикистана—(подвид *P. p. ciscaucasica*) и Уссурийского края (подвид *P. p. orientalis*). Обитает в глухих тропич., субтропич. и смешанных лесах маньчжурского типа, на горных склонах и равнинах, в саваннах, зарослях по берегам рек. Может лазать по деревьям. Известны случаи размножения в неволе. Численность и ареал сокращаются, в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 8 при ст. *Кошачьи*.

ЛЕПИДОДЕ́НДРОНОВЫЕ, чешуедревы (Lepidodendrales), порядок (иногда выделяют как сем. Lepidodendraceae) вымерших древовидных плауновидных. Выс. до 30 м, диам. у основания до 2 м; гетероспоровые, стробилы однополые или обоеполые. Подземные части Л. (и нек-рых др. древовидных плауновидных) наз. стигмариями. Населяли экваториальный пояс позднего палеозоя (гл. обр. карбона). Чаще встречаются остатки коры Л. с правильными рядами листовых подушек. Руководящие ископаемые. См. рис. 1 в табл. 4А.

ЛЕПИДОЗА́ВРЫ, чешуйчатые ящеры (Lepidosauria), подкласс пресмыкающихся. Известны с поздней перми. Л. пережили два периода расцвета: в триасе и в позднем мелу и период упадка — в юре. В кайнозое Л. составляют большинство всех пресмыкающихся. Древние Л. близки к котилозаврам. Череп у Л., как и у архозавров, первично имел две височные дуги, но с развитием подвижного сочленения костей черепа у ящериц редуцировалась ниж. височная дуга, у змей — обе. Эти преобразования позволили Л. заглатывать более крупную добычу. Парные конечности у змей и нек-рых ящериц исчезли, хотя рудименты поясов конечностей могут сохраняться. У нек-рых водных форм (напр., мозазавров) конечности ластовидные. Бипедализм, характерный для архозавров, у Л. развивается редко. Экологически Л. весьма разнообразны. Среди них есть наземные формы, к-рые обычно связаны с мор. побережьями (напр., клювоголовые), и перешедшие к жизни в морях (напр., мозазавры и морские змеи). Большинство Л.— хищники, но есть и растительноядные. 3 отряда: эозухии, клювоголовые и чешуйчатые.

ЛЕПТОЛИ́ДЫ, морские гидроидные полипы (Leptolida), отр. гидроидных. Включают формы с различно выраженным чередованием полипоидного и медузоидного поколений и хитиновым скелетом. Полипы образуют обычно древовидные колонии; размножаются бесполым путём, новые полипы возникают на стволе и ветвях колонии и остаются прикреплёнными к ней. Часть особей имеет щупальца и ротовое отверстие (кормящие полипы), другие лишены этих органов и служат для почкования особей медузоидного поколения (бластостили). У нек-рых видов развиваются особые защитные полипы. Медузы отпочковываются на теле всех полипов или (при наличии полиморфизма полипов) только на бластостилях. У ряда видов они отрываются от колонии и свободно плавают, вымётывая половые продукты (лептомедузы), но во мн. случаях редуцированы и несут половую функцию, не отделяясь от колонии. 4 подотр. (по др. системе — отряда): атекаты, текафоры, лимномедузы и актинулиды (Actinulida), ок. 2500 видов, во всех морях Мирового ок., неск. видов (из лимномедуз) пресноводные. В СССР — ок. 280 видов.

ЛЕПТОМЕДУ́ЗЫ, свободноплавающие медузы подотр. текафор. Мелкие или ср. величины медузы (диам. зонтика 1—2 см, редко 10—17 см). Обычно имеют 4 радиальных канала гастроваскулярной системы, близ к-рых располагаются половые железы. Зонтик прозрачный, щупальца по краю зонтика; каналы и половые железы могут быть ярко окрашены. Половые продукты выводятся в воду, где из оплодотворённого яйца развивается планула, оседающая на субстрат и дающая начало полипоидному поколению. Планктофаги.

ЛЕПТОСПИ́РЫ (*Leptospira*), род мелких спирохет. Клетки (диам. 0,1—0,25 мкм, дл. 6—20 мкм), свёрнутые в плотную спираль, плохо окрашиваются анилиновыми красками, импрегнируются серебром, хорошо видны в тёмном поле микроскопа. Сохраняются в воде рек, прудов и озёр до 3—10 дней. Паразиты, сапрофиты. *L. interrogans* (124 серотипа, 18 серологич. групп) вызывает лептоспирозы человека и животных.

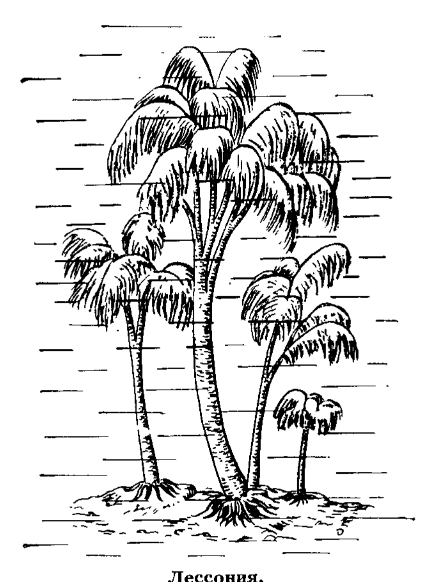
ЛЕС, природная система Земли, в растит. сообществах к-рой гл. роль принадлежит древесным растениям. Совр. Л. покрывают ок. 30% суши и занимают от 4800 до 5290 млн. га; 25% этой площади составляют кр. массивы Л., сосредоточенные в лесной зоне Сев. полушария,— тайга, листопадные широколиств. и хвойно-широколиств. леса (последние сохранились преим. в горах); ок. 1/2 всей лесной площади занимают *тропические леса*. В СССР площадь Л. составляет почти 792 млн. га (более 1/3 терр. страны). В разл. исследованиях Л. рассматривают как тип биома, биогеоценоз, тип растительности и др. Структура Л. в разл. природных зонах имеет свои особенности. В Л. умеренного пояса представлены древесный, кустарниковый, травяно-кустарничковый и лишайниково-моховой ярусы, которые подразделяются на подъярусы. В каждом из ярусов и подъярусов, как правило, встречаются преобладающие виды и группы видов (доминанты), к-рые определяют структуру Л. С севера на юг ярусное сложение Л. видоизменяется и усложняется. Для тропич. Л. (особенно дождевых) характерно большое разнообразие видов деревьев и отсутствие в древостое доминантов; подъярусы древесного яруса не выражены, ярус кустарников часто отсутствует.

Типы Л., приуроченные к определённым почвенно-климатич. условиям, различают по составу и сложению. Л. плакоров в наибольшей мере отвечают гл. особенностям соответствующей природной зоны или подзоны. Выделяют также коренные Л., развивающиеся без влияния человека или таких стихийных воздействий как массовое нападение вредителей, развитие болезней, ветровал и др., и производные (вторичные), сложившиеся в результате влияния названных факторов, но гл. обр. вследствие рубок, пожаров, пастьбы скота и др. Совр. Л., сформированные в результате длит. развития (анализ отложений среднего девона позволяет выделить уже неск. типов лесной растительности, известны Л. каменноугольного периода, нек-рые типы Л. третичного периода сохранились до наших дней), в единстве с окружающей средой играют огромную роль в круговороте веществ и энергии в биосфере. Л. являются важным аккумулятором живого вещества, удерживают в биосфере ряд хим. элементов и воду, активно взаимодействуют с тропосферой и определяют уровень кислородного и углеродного баланса (ок. 50% мировой продукции кислорода, вырабатываемого зелёными растениями, приходится только на тропич. леса Амазонии). Л. выполняют также водоохранную, почвозащитную, рекреационную и др. функции. Биомасса, накапливаемая в Л., составляет ок. 90% всей наземной биомассы (по данным разл. авторов, её величина составляет от $1650 \cdot 10^9$ до $1911 \cdot 10^9$ т сухого вещества, ок. 14—15% её образуют хвойные Л., 55—60% — тропические). Ср. продукция Л. колеблется от 12,9 до 16,6 т/га в год, ежегодный прирост биомассы — от 75 до $85 \cdot 10^9$ т сухого вещества. В прошлом Л. были распространены на бо́льшей терр., часть к-рой впоследствии была занята с.-х. угодьями, пром. комплексами, быстро растущими городами. За последние 10 тыс. лет на Земле уничтожено 2/3 всех Л. Совр. лесной покров Земли преобразован человеком не только количественно, но и качественно. Первоначальный облик коренных Л. сильно изменён, напр., в тайге значительно возросла площадь производных берёзовых и осиновых Л. В связи с исключит. ролью Л. как осн. регулирующего фактора в экологич. равновесии биосферы, хранителя генетич. разнообразия растений и животных, а также как источника разнообразных ресурсов для лесоперерабатывающей, хим., пищ., фармацевтич. пром-сти и др. отраслей х-ва, проблемы его охраны, рационального использования и разведения имеют первостепенное значение для будущего человечества. См. табл. 16.

ЛЕСНА́Я КУНИ́ЦА (*Martes martes*), вид куниц. Дл. тела 33—58 см, самки несколько меньше; длина хвоста составляет около половины длины тела. Зимой подошвы лап густо покрыты жёсткими волосами. Мех зимой буроватый с палевым оттенком, летом тёмно-бурый. Обитает в лесах почти всей Европы и зап. части Сев. Азии; в СССР — от Прибалтики к В. до р. Обь, преим. в лесах с большим числом дуплистых деревьев. Хорошо лазает по деревьям. Гон летом. Детёнышей от 1 до 8, чаще 3—5. Осн. пища — мелкие грызуны, бе́лки, а также ягоды. Ценный объект пушного промысла. См. рис. 2 при ст. *Куньи*.

ЛЕСНЫ́Е АНТИЛО́ПЫ, винторогие антилопы (*Tragelaphus*), род полорогих. Дл. тела 103—345 см, выс. в холке 65—180 см; масса 35—800 кг. Рога у самцов и у самок спиралеобразно скрученные, дл. 30—170 см. На боках и на шее узкие белые поперечные полосы. Детёнышей 1—2. 8 видов: ньяла, большой куду, малый куду, канна, бонго и др., в Африке (к Ю. от Сахары), в лесах, саваннах, по берегам рек и болот. Объект охоты. Иногда бонго и канну выделяют в самостоят. род оленебыков (*Taurotragus*).

ЛЕССО́НИЯ (*Lessonia*), род ламинариевых водорослей. Таллом дл. до 4 м с ризоидами при основании и разветвлённым стволом, несущим на концах ветвей пластины. 5 видов (4 в морях умеренного пояса Юж. полушария, где образуют большие заросли и 1 в Охотском м.). Исполь-



Лессония.

зуют для получения солей альгиновой к-ты.

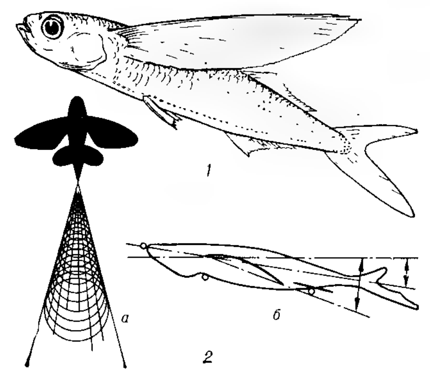
ЛЕ́СТНИЦА СУЩЕ́СТВ, идея о ступенях иерархии объектов природы в соответствии с уровнем сложности организации. Впервые представление о Л. с., или «лестнице природы», — существующем в природе постепенном переходе от неорганических тел ко всё более сложным органическим до высших животных и человека — развил Аристотель. В эпоху средневековья и особенно в 17—18 вв. это представление было одним из ведущих в философии и естествознании. Однако уже во 2-й пол. 18 в. Л. с., построенная Ш. Бонне, подверглась критике за теологич. содержание (высшие ступени иерархии в своей Л. с. Бонне отводил ангелам и архангелам). Впервые Л. с. как отражение прогрессивного развития живой природы, связанного с повышением уровня организации (*градация*), была представлена Ж. Б. Ламарком. С развитием эволюц. учения и систематики живых организмов истолкование накопленных данных об их родстве и строении с позиции Л. с. стало неприемлемым и было оставлено, а для отражения эволюц. отношений между разл. группами организмов стали использовать филогенетическое древо.

ЛЕТА́ЮЩИЕ ЛЯГУ́ШКИ (*Rhacophorus*), род бесхвостых земноводных сем. веслоногих лягушек (Rhacophoridae). Дл. от 6 до 10 см. 18 видов, в Юж. и Юго-Вост. Азии и Японии. Обитают на деревьях, в связи с чем у Л. л. между пальцами конечностей развиты широкие перепонки, поддерживающая поверхность к-рых у отдельных видов достигает 20 см². Прыгая с ветки на ветку и на землю, Л. л. максимально раздвигает пальцы, уплощает тело и, планируя, может перелетать расстояние в 10—12 м. Т. о., адаптация ног этих земноводных к плаванию и лазанию перестроилась в новом направлении. Обычно ярко окрашены, чаще в зелёный цвет. Самки часто значительно крупнее самцов, у нек-рых видов, напр. *R. schlegelii*, они в период размножения носят самцов на спине. Яйца откладывают среди листьев в пенистых комках над водой, нек-рые носят их прикреплёнными на брюхе.

ЛЕТУ́ЧИЕ ЛИСИ́ЦЫ (*Pteropus*), род крыланов. Дл. тела 10—40 см, крылья в размахе до 1,7 м. Самый крупный представитель — калонг (*P. vampyrus*). Хвоста нет. Морда вытянута (напоминает лисью). 48 видов, в Юго-Вост. Азии, на Малайском архипелаге, Марианских о-вах, Фиджи, Самоа, Нов. Гвинее, в Вост. Австралии, на о. Мадагаскар и Коморских о-вах. 4 вида в Красной книге МСОП. Иногда Л. л. наз. всех крыланов.

ЛЕТУ́ЧИЕ МЫ́ШИ (Microchiroptera), подотряд рукокрылых. Известны с олигоцена. В отличие от крыланов меньших размеров (дл. тела от 2,5 до 14 см) и обладают более совершенными приспособлениями к полёту. Большой бугор плечевой кости у большинства Л. м. образует дополнит. сустав с лопаткой, второй палец передней конечности лишён последней фаланги и когтя. У большинства длинный хвост. Зубная система насекомоядного типа. Коренные зубы остробугорчатые. В отличие от крыланов ушные раковины с незамкнутым снизу краем, у многих большие; перед слуховым проходом у большинства имеется кожистый выступ — козелок. Зрение развито плохо. Все Л. м. обладают совершенной эхолокацией — определяют положение окружающих предметов (включая объекты питания), улавливая слуховым аппаратом эхо ультразвуковых сигналов (короткие ультразвуковые импульсы частотой 20—120 кГц и продолжительностью от 0,2 до 100 мс; по своим параметрам сильно отличаются у представителей разных сем.). Локационные сигналы генерируют гортанью и испускают через рот или ноздри. 20 сем., в т. ч. 17 современных: мышехвосты, рыбоядные Л. м., подковоносы, ложные подковоносы, амер. листоносы, десмодовые, гладконосые Л. м., бульдоговые Л. м. и др.; 650—700 совр. видов, распространены всесветно, исключая полярные области и нек-рые океанич. о-ва. В фауне СССР — 41 вид из 3 сем.: подковоносы, гладконосые Л. м., бульдоговые Л. м. Обитают в разл. ландшафтах от экватора до сев. и юж. границ древесной растительности. Убежищами служат пещеры, дупла деревьев, трещины скал, развалины, нередко постройки человека. Большинство — насекомоядные; есть хищные, в т. ч. рыбоядные и кровососущие, а также питающиеся плодами и нектаром. В Красных книгах МСОП (5 видов, 3 подвида) и СССР (5 видов).

ЛЕТУ́ЧИЕ РЫ́БЫ (Exocoetidae), семейство рыб отр. сарганообразных. Дл. 15—50 см. Челюсти короткие. Грудные, а у нек-рых и брюшные плавники длинные. Чешуя крупная. 7 родов, более 60 видов, только в тропич. и субтропич. морях (обычно при темп-ре воды не ниже 20 °С), у берегов и в открытом океане. Иногда образуют значит. скопления. Способны к планирующему полёту над водой (иногда залетают даже на палубы кораблей). Рыба разгоняется в воде до скорости 30 км/ч, резко увеличивая её на поверхности (при отрыве от воды) до 60—65 км/ч, и пролетает над водой до 200, иногда до 400 м. Так Л. р. уходят от хищников. В водах СССР неск. видов, в т. ч. северная летучая рыба (*Cheilopogon doederleinii*), отмечены летом в зал. Петра Великого. Планктофаги. Икринки прикрепляют клейкими нитями к водорослям или иному субстрату, реже икринки пелагические. Плодовитость 1—24 тыс. икринок. Объект промысла во мн. странах Азии.



1 — обыкновенный долгопёр (*Cheilopogon volitans*). 2 — Схема взлёта летучей рыбы; *а* — вид сверху, *б* — вид сбоку.

ЛЕТУ́ЧИЕ СОБА́КИ, ночные крыланы (*Rousettus*), род крыланов. Дл. тела в среднем 13 см, хвоста 1,4 см. 13 видов, в Африке, Юж. Азии, Малайзии и на о-вах к В. до Соломоновых. Связаны с пещерами. Единственные из крыланов, к-рые в условиях полной темноты подземелий ориентируются с помощью эхолокации. Иногда Л. с. наз. всех крыланов.

ЛЕТЯ́ГОВЫЕ (Pteromyidae), семейство грызунов. Иногда включают как подсем. в сем. беличьих. Дл. тела от 7 до 58 см. Приспособлены к древесному образу жизни: хорошо лазают, способны к планирующему полёту с помощью летат. перепонки. 10—13 родов, 33 вида, в лесах умеренной и тропич. Евразии и таёжных лесах Сев. Америки. В СССР 1 вид — летяга (*Pteromys volans*), по всей лесной зоне (на Камчатке отсутствует). Раз в год рождает до 4 детёнышей. Л. всюду немногочисленны. Активны ночью, в сильные морозы активность понижена. Живут в дуплах. Питаются семенами, почками, побегами, ягодами. См. рис. 7 при ст. *Грызуны*.

ЛЕЩИ́ (*Abramis*), род рыб сем. карповых. Полупроходные и жилые формы. За брюшными плавниками киль, не покрытый чешуёй, анальный плавник длинный. 3 вида, в водоёмах Евразии: бентофаги лещ (*A. brama*) и белоглазка (*A. sapa*) и планктофаг синец (*A. ballerus*). Наиб. распространён лещ. Дл. до 50 см, масса до 5 кг. Образует полупроходные и жилые формы в басс. Северного, Балтийского, Белого, Баренцева (р. Печора), Чёрного, Азовского, Каспийского и Аральского морей. Акклиматизирован в нек-рых озёрах Зап. Сибири. Полупроходной Л. достигает половой зрелости в 3—4 года, жилой — в 5—8 лет. Нерест в апреле — мае. Плодовитость 68—390 тыс. икринок. Молодь питается зоопланктоном. Ценный объект промысла. См. рис. 16 в табл. 33.

ЛЕЩИ́НА, орешник (*Corylus*), род растений сем. берёзовых, часто выделяемый в особое сем.— лещиновые (Corylaceae). Кустарники, реже деревья. Тычиночные цветки в повислых серёжках, пестичные — двухцветковые дихазии, в пазухах кроющих чешуй, собранных в общее головчатое соцветие. Ок. 20 видов, в лесной зоне Евразии (особенно Вост. Азии) и Сев. Америки; в СССР — ок. 7 видов. Растут на плодородных, увлажнённых (но не заболоченных) почвах. Л. обыкновенная, или лесной орешник (*C. avellana*), обычна в подлеске и на опушках широколиств. и смешанных лесов, в горах до верх. границы леса. Этот вид, а также Л. крупноплодную, или ломбардский орех (*C. maxima*), и Л. понтийскую (*C. pontica*), культурные сорта к-рых дают орехи (фундук), выращивают 3—

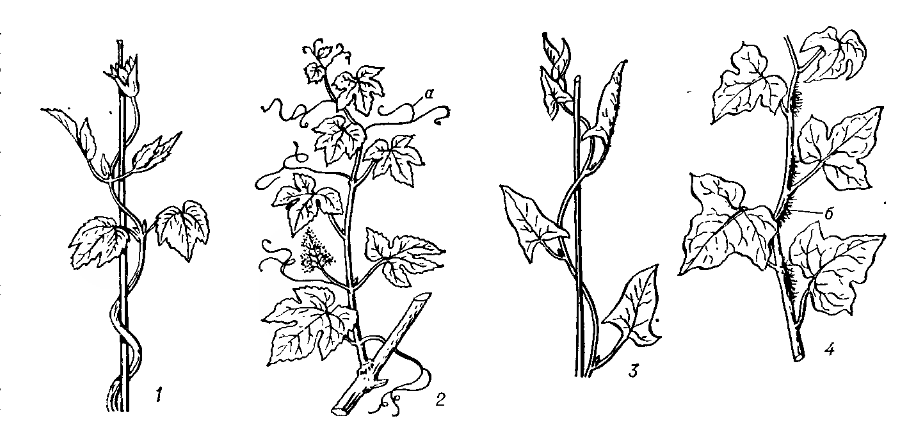
4 тыс. лет. Л. древовидная, или медвежий орех (*C. colurna*), дерево выс. 20—25 м со съедобными орехами, растёт преим. в ср. поясе гор; исчезающий реликтовый вид, в Красной книге СССР.

ЛЖЕКОРОЕ́ДЫ, капюшонники, бострихиды (Bostrychidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. до 15 мм. Внешне похожи на короедов. Голова прикрыта переднеспинкой, как капюшоном (отсюда второе назв.). Ок. 550 видов, распространены преим. в тропиках; в СССР — ок. 30 видов, в т. ч. ряд видов завезён из др. стран. Жуки и личинки живут в древесине больных и мёртвых деревьев, в изделиях из неё, реже в семенах злаков, зерне. Мн. виды повреждают лесоматериалы. В Европ. части СССР обычен капюшонник обыкновенный (*Bostrychus capucinus*), чёрный, с красными надкрыльями и брюшком.

ЛЖЕЛОПАТОНО́СЫ, аральские лопатоносы (*Pseudoscaphirhynchus*), род пресноводных рыб сем. осетровых. В отличие от лопатоносов хвостовой стебель не покрыт сплошь костными щитками. 3 вида, в реках басс. Аральского м. Большой амударьинский Л. (*P. kaufmanni*), дл. до 75 см, масса до 2,5 кг. Питается мелкой рыбой. Половозрелость на 6—7-м году. Нерест в апреле. Плодовитость ок. 2 тыс. икринок (у кр. экземпляров — до 37 тыс.). Малый амударьинский Л. (*P. hermanni*) достигает дл. 27 см, сырдарьинский Л. (*P. fedtschenkoi*) — до 30 см. Все виды Л. редки, в Красной книге СССР. См. рис. 5, 6 в табл. 37 Б.

ЛИА́ЗЫ, класс ферментов, катализирующих реакции негидролитич. отщепления от субстратов определённых групп атомов с образованием двойных связей, а также реакции присоединения атомов и групп атомов по двойным связям. В зависимости от атомов, между к-рыми происходит образование или разрыв двойной связи, Л. делят на подклассы: углерод-углерод-Л. (напр., декарбоксилазы, альдолазы); углерод-кислород-Л. (напр., дегидратазы, отщепляющие молекулу воды); углерод-азот-Л. (напр., нек-рые дезаминазы, отщепляющие аммиак) и т. д. Л., осуществляющие реакции синтеза без участия богатых энергией (макроэргических) соединений, наз. синтазами в отличие от синтетаз. Л. широко распространены в природе, участвуют в процессах гликолиза, брожения, в циклах трикарбоновых к-т, мочевины и др. Известно более 100 Л.

ЛИА́НЫ (франц. liane, от lier — связывать), растения с длинными стеблями, не способные сохранять вертикальное положение и использующие в качестве опоры др. растения, скалы, постройки и пр. По характеру прикрепления различают Л. вьющиеся и лазящие. Это обычно автотрофы, укореняющиеся в почве, но есть среди них эпифиты и даже паразиты (повилика). Стебли большинства Л. быстро растут в длину и незначительно в толщину, имеют сильно вытянутые междоузлия; проводящие пучки в стебле изолированы друг от друга паренхимой, что обеспечивает его гибкость и прочность. Способность к лазанию с помощью усиков, колючек и т. п. и обвиванию выработалась у растений в ходе эволюции как приспособление в борьбе за свет. Больше всего Л. (св. 2 тыс. видов) во влажнотропич. лесах (напр., ротанговые пальмы дл. до 300 м), в СССР — в Зап.



Лианы: *1* — хмель, обвивает ствол по часовой стрелке; *2* — виноград, лазящий при помощи усов (*а*); *3* — вьюнок, вьётся против часовой стрелки; *4* — плющ, лазящий при помощи корней — прицепок (*б*).

Закавказье (виды ломоноса, ежевики, плющ и др.), в Вост. Закавказье, в Уссурийском крае (лимонник, актинидия и др.), в ср. широтах — травянистые Л. (хмель, виды горошка и чины). Иногда к Л. относят только древесные лазящие растения.

● Дарвин Ч., Лазящие растения, Соч., т. 8, М.—Л., 1941; Головач А. Г., Лианы, их биология и использование, Л., 1973.

ЛИ́БИХА ЗАКО́Н, правило минимума, один из принципов, определяющих роль экологич. факторов в распространении и количеств. развитии организмов. Сформулирован Ю. Либихом (1840) в применении к с.-х. культурам. Согласно Л. з., «Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени» (Химия в приложении к земледелию и физиологии, М.—Л., 1936). При этом имелось в виду лимитирующее действие жизненно важных веществ, присутствующих в почве в небольших и непостоянных кол-вах. Впоследствии это обобщение стало трактоваться шире с учётом др. факторов среды (напр., темп-ры, времени и др.). Позднее Э. А. Мичерлихом было сформулировано правило совокупного действия факторов, к-рое может рассматриваться как поправка к Л. з. (см. *Мичерлиха правило*). По существу Л. з. является частным случаем принципа лимитирующих факторов (см. *Шелфорда правило*).

ЛИБРИФО́РМ (от лат. liber, род. падеж libri — луб, лыко и forma — форма, вид), древесные волокна, наиб. специализир. механич. элементы древесины. Клетки лишены живого содержимого. Одревесневшие оболочки их утолщены, обычно с немногочисл. щелевидными порами. Если имеются тонкие поперечные перегородки, разделяющие полость волокон, то последние наз. перегородчатыми или септированными. Обычно в таких волокнах дольше сохраняется протопласт и могут накапливаться запасные вещества.

ЛИГА́ЗЫ, синтетазы, класс ферментов, катализирующих реакции присоединения друг к другу двух разл. молекул за счёт энергии сопряжённой реакции гидролиза нуклеозидтрифосфатов (чаще всего АТФ). В зависимости от характера образующейся связи (C—O, C—S, C—N и C—C-связи) Л. делят на подклассы. В качестве кофермента Л. участвует биотин. Широко распространены в природе и играют важную роль в биосинтезе белков, липидов и углеводов. Известно св. 100 Л.

...ЛИЗ(О)... (от греч. lýsis — разложение, распад, растворение), составная часть сложных слов, означающая разложение, растворение, напр. *лизогения*, *автолиз*.

ЛИЗЕРГИ́НОВАЯ КИСЛОТА́, органич. к-та, производное индола. Входит в состав алкалоидов спорыньи (эргоалкалоидов). Сокращение мускулатуры матки, вызванное Л. к., слабее, чем вызванное эргоалкалоидами. Диэтиламид Л. к. (ЛСД), попадая в организм, является конкурентным антагонистом серотонина — одного из регуляторов ЦНС; сильный галлюциноген.

ЛИЗИКА́РПНЫЕ ПЛОДЫ́ (от *лиз...* и греч. karpós — плод), одногнёздные ценокарпные плоды с центр. плацентой, в к-рой боковые стенки плодолистиков разрушаются (лизируются). См. *Плод*.

ЛИЗИ́Н (сокр. Lys, Лиз), L-α, ξ-диаминокапроновая к-та, незаменимая аминокислота. Входит в состав почти всех белков животного, растит. и микробного происхождения (в большом кол-ве содержится в гистонах и протаминах, в малом — в белках злаков), участвует в синтезе алкалоидов. Ограниченное содержание Л. в белках растит. происхождения снижает их пищ. ценность. Для обогащения пищи и кормов используют Л., получаемый микробиол. синтезом. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

ЛИ́ЗИС (от греч. lýsis — разложение, распад, растворение), разрушение и растворение клеток, в т. ч. микроорганизмов под действием ферментов, содержащихся в лизосомах (см. *Автолиз*), или др. агентов, обладающих растворяющим (литическим) действием.

ЛИЗОГЕНИ́Я (от *лизо...* и греч. -génеia — происхождение, создание), своеобразный симбиоз бактерий с нек-рыми умеренными бактериофагами, присутствующими в клетке в виде особой, неинфекц. формы — профага. Осн. положения теории Л. сформулированы в нач. 50-х гг. А. Львовым. Клетки, содержащие профаг, наз. лизогенными, а свойства популяции лизогенных клеток продуцировать с определённой частотой зрелые фаговые частицы — лизогенностью. Лизогенность — весьма устойчивый признак бактериального штамма (потеря профага происходит лишь у очень небольшой части популяции лизогенных клеток). Лизогенные клетки приобретают ряд новых признаков, опреде-

ляемых присутствием профага, в т. ч. иммунность к повторному заражению гомологичным фагом. Иммунность определяется наличием в лизогенной клетке белка-репрессора, синтезируемого под контролем ДНК профага и препятствующего экспрессии фаговых генов, ответственных за вегетативное размножение фагов. Тип изменчивости бактерий, наблюдающийся только при лизогенизации, в отличие от трансдукции наз. лизогенной конверсией. Л.— удобная модель для изучения мн. вопросов изменчивости и наследственности у бактерий. См. также *Профаг*.

ЛИЗОСО́МА (от *лизо*... и *сома*), органоид клеток животных и грибов, осуществляющий внутриклеточное пищеварение. Представляет собой окружённый одинарной мембраной пузырёк диам. 0,2—0,8 мкм, содержащий как в матриксе, так и в мембране набор гидролитич. ферментов (кислая фосфатаза, нуклеазы, катепсин, коллагеназа, глюкуронидаза, глюкозидаза и др.— всего более 20), активных в слабокислой среде. В клетке содержатся обычно десятки Л. Образуются в комплексе Гольджи и сначала содержат все ферменты в неактивной форме (первичные Л., или запасающие гранулы). После слияния первичных Л. с эндоцитозными пузырьками (фагосомами) ферменты активируются и начинаются процессы переваривания поглощённого материала — возникают вторичные Л. (гетерофагосомы), или пищеварительные вакуоли. В случаях переваривания частей самой клетки — автолизе — их наз. аутофагирующими вакуолями (аутофагосомы, цитолизосомы). Л. могут участвовать в удалении целых клеток и межклеточного вещества: резорбции хвоста у головастика, образовании кости на месте хряща, разжижении тканей в очаге воспаления. В случае неполного переваривания материала во вторичных Л. образуются остаточные тельца, к-рые либо выводятся, либо накапливаются, что указывает на старение клетки. В клетках растений Л. не обнаружены.

Четыре функциональные формы лизосом и их возможная взаимосвязь (схема).

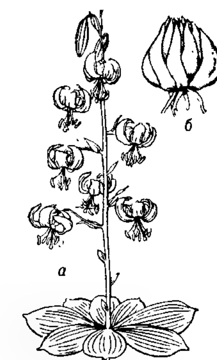
● Покровский А. А., Тутельян В. А., Лизосомы, М., 1976.

ЛИЗОЦИ́М, мурамидаза, фермент класса гидролаз; катализирует гидролиз β-1,4 гликозидных связей между остатками аминосахаров N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой к-ты в полисахаридных цепях муреинов (гетерополисахаридов стенок бактериальных клеток), что ведёт к разрушению оболочки бактериальной клетки. Обнаружен у фагов, бактерий, растений, животных (в слюне, слезах, на слизистой оболочке носа и т. д.). В больших кол-вах содержится в белке куриного яйца. В организме Л. выполняет функцию неспецифич. антибактериального барьера. Наиб. изучен Л. яичного белка, состоящий из одной полипептидной цепи (129 аминокислот) с мол. м. ок. 14 000. Л.— первый фермент, для к-рого методом рентгеноструктурного анализа установлена третичная структура и выявлена связь между пространств. строением фермента и механизмом его действия. Препарат Л. применяют в медицине.

ЛИКОПО́ДИЙ, зрелые сухие споры разных видов растений рода плаун. Содержат до 50% жирного масла, глицерин и др. соединения. Используют в качестве детской присыпки, для обсыпки пилюль, при фасонном литье металла (для обсыпки форм).

ЛИЛЕ́ЙНЫЕ, лилиевые, порядок (Liliales) и семейство (Liliaceae) однодольных растений. Порядок Л. происходит, вероятно, от общих предков с частуховыми и триурисовыми (Triuridales). Многолетние травы с подземными запасающими органами — корневищами, луковицами, клубнелуковицами, реже древовидные формы (напр., драцена). Листья цельные. Цветки обычно обоеполые, 3-членные, с простым, венчиковидным околоцветником; одиночные или в соцветиях. Тычинок обычно 6. Гинецей б. ч. синкарпный, завязь от верхней до нижней. Плод — коробочка или ягода. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Опыление насекомыми, птицами, рукокрылыми (иногда самоопыление). Размножение семенами и вегетативное — корневищами, луковицами-детками, выводковыми почками. Ок. 20 сем., важнейшие из к-рых мелантиевые (Melanthiaceae), лилейные, луковые (Alliaceae), амариллисовые, агавовые, асфоделовые (Asphodelaceae), спаржевые (Asparagaceae), драценовые (Dracaenaceae), ирисовые (Iridaceae). В сем. Л. — многолетние луковичные травы, цветки одиночные или б. ч. в кистях. Ок. 45 родов, ок. 1300 видов, по всему земному шару, но гл. обр. в субтропич. и умеренных поясах; в СССР — 26 родов: гусиный лук, тюльпан, лилия, птицемлечник, рябчик, пролеска и др., ок. 340 видов. Порядок Л. включает мн. лекарственных (ландыш, чемерица, безвременник, сассапариль, морской лук), овощных (лук, чеснок, спаржа), технических (эремурус), декоративных (лилия, тюльпан, гиацинт, рябчик) растений. Среди Л. много медоносных, а также ядовитых для человека и животных видов. 22 вида в Красной книге СССР.

ЛИ́ЛИЯ (*Lilium*), род многолетних луковичных растений сем. лилейных. Луковицы Л. из сочных незамкнутых чешуй, яйцевидные. Стебли олиственные; листья линейные, ланцетные, яйцевидные, сидячие, очередные или в мутовках. Цветки белые, жёлтые, красные, оранжевые, диам. 13—15 см, трубчатые, колокольчатые, или кубковидные, часто ароматные; опыление бабочками, колибри и самоопыление. Плод — коробочка с многочисл. семенами. Св. 90 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, б. ч. в горах, по лесным и открытым склонам, в субальп. высокотравье. В СССР — 21 вид, в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке. Все виды Л.— декор. растения. В культуре св. 2 тыс. сортов. Эндемик СССР Л. кавказская (*L. caucasicum*) — в Красной книге СССР.



Лилия кудреватая, или саранка (*L. martagon*): *а* — соцветие; *б* — луковица.

● Заливский И. Л., Лилии, М.— Л., 1952; Rockwell F. F., Grayson E. C., Graaff J. de, The complete book of Lilies, N. Y., 1961.

ЛИМБИ́ЧЕСКАЯ СИСТЕ́МА (от лат. limbus — кайма), лимбическая доля, совокупность ряда структур головного мозга (конечного, промежуточного и среднего его отделов), объединённых по анатомич. и функц. признакам. Включает филогенетически молодые кортикальные структуры (поясная извилина, пресубикулюм и др.), древние кортикальные (гиппокамп, грушевидная доля — препириформная, энторинальная и периамигдалярная кора и др.) и подкорковые структуры (миндалина, перегородка, ряд ядер таламуса и гипоталамуса и др.). Эти структуры образуют своеобразное кольцо, функции к-рого долгое время связывали с обонят. системой (отсюда второе назв.— обонятельный мозг). По-

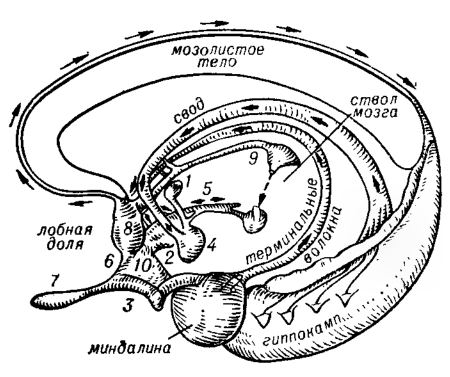


Схема лимбической системы: *1* — переднее таламическое ядро; *2* — диагональная полоса; *3* — латеральная обонятельная полоса; *4* — миндалевидное тело (мамиллярное тело, амигдала); *5* — медиальный переднемозговой пучок; *6* — медиальная обонятельная полоса; *7* — обонятельная луковица; *8* — область перегородки; *9* — медуллярные волокна; *10* — обонятельный бугорок. Стрелками показано направление импульсных потоков.

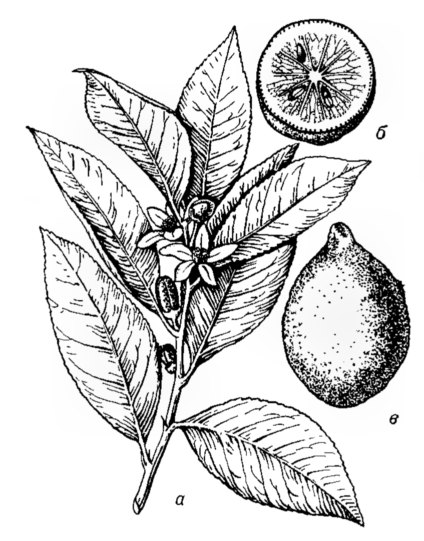
казано, что Л. с. участвует в регуляции вегетативных функций организма (в связи с чем Л. с. иногда наз. висцеральным мозгом), в организации процессов саморегуляции поведения (в т. ч. инстинктивного) и психич. активности (мотиваций и эмоций), в процессах сохранения памяти и регулирования состояний бодрствования и сна.

● Айрапетьянц Э. Ш., Сотниченко Т. С., Лимбика, Л., 1967; Физиология и патофизиология лимбико-ретикулярной системы, М., 1971.

ЛИМНОБИО́НТЫ (от греч. límnē — озеро и *бионт*), организмы, населяющие озёра.

ЛИМНОМЕДУ́ЗЫ (Limnomedusae), подотряд лептолид (по др. системе — отряд гидроидных). Преобладает медузоидное поколение. Есть пресноводные виды. Типична краспедакуста Соверби (*Craspedacusta sowerbii*). Медузы прозрачные, диам. зонтика от 1—2 мм до 2 см, по его краю широкий парус и ок. 400 тонких щупалец со стрекат. клетками. Почкуются Л. от мелких (выс. 0,5—1) бутылковидных бесщупальцевых полипов. Из яиц могут развиваться бесщупальцевые и щупальцевые полипы. Щупальцевые — почкуют подобных себе, а также бесщупальцевых полипов, но не образуют медуз. К Л. относится также опасная для человека медуза гонионема.

ЛИМО́Н (*Citrus limon*), вечнозелёное дерево (выс. 1,5—7 м) рода цитрус. В диком состоянии неизвестен. Родина — Юж. и Юго-Вост. Азия. В 11 в. был завезён в Средиземноморье, где широко культивируется. Возделывают Л. в тропиках и субтропиках (в СССР — на Черномор. побережье Кавказа, в Азербайджане, Таджикистане, Узбекистане). Растения тепло- и влаголюбивые. Цветение и созревание почти ремонтантное. Склонны к партенокарпии. Выращивают и в комнатах.



Лимон (сорт Новогрузинский): *а* — цветущая ветвь; *б* — плод в разрезе; *в* — целый плод.

ЛИМОНЕ́Н, ненасыщенный углеводород из группы терпенов (монотерпен), гл. часть терпеноидных фракций лимонного, укропного, бергамотового и др. эфирных масел. У термитов рода *Drepanotermes* — феромон тревоги.

ЛИМО́ННАЯ КИСЛОТА́, трикарбоновая оксикислота. В свободном виде присутствует в растениях: богаты ею листья и стебли махорки (3—14%), плоды лимона (в соке 5—6%), апельсина и др. В больших кол-вах (до 10%) Л. к. накапливается при лимоннокислом брожении в культуральной жидкости нек-рых грибов родов *Aspergillus* и *Penicillium*. В обмене веществ у животных, растений и микроорганизмов участвует в виде солей — цитратов (образуются путём конденсации ацетилкофермента А и оксалоацетата) в *трикарбоновых кислот цикле* и в *глиоксилатном цикле*.

ЛИМО́ННИК (*Schisandra*), род растений сем. лимонниковых порядка бадьяновых. Ок. 25 видов, в Юго-Вост. и Вост. Азии, в т. ч. 1 вид на Ю.-В. США. В СССР на Д. Востоке встречается один вид — Л. китайский (*S. chinensis*), деревянистая лиана дл. до 15 м (обычно 4—8), диам. 1—1,5 см. Листья и др. части растения при растирании пахнут лимоном (отсюда назв.). Цветки обычно однополые (растения двудомные и однодомные), ароматные; опыляются насекомыми. Плод — сочная многолистовка в виде гроздевидной кисти, состоящей из ягодообразных 1—2-семянных плодиков. Семена Л. разносятся птицами и др. животными. Размножение часто вегетативное. Л. в молодом возрасте теневынослив, но плодоносит лишь при хорошем освещении, зимостоек. Лекарств. и декор. растение.

ЛИ́МФА (от лат. lympha — чистая вода, влага), жидкость, циркулирующая в лимфатич. системе позвоночных. При голодании Л. - прозрачная или слегка опалесцирующая, после приёма пищи становится белой, непрозрачной, с увеличенным содержанием эмульгированного жира. Уд. вес 1,017—1,026. Реакция Л. щелочная (pH 7,4—9). По составу солей близка плазме крови. В ней меньше белков, чем в плазме крови, вязкость её невелика. Может свёртываться, хотя и медленнее, чем кровь. В Л. много лимфоцитов и очень мало эритроцитов. Осн. функции Л. трофическая и защитная. Значит. часть жира из кишечника всасывается в Л. В Л. легко проникают яды и бактериальные токсины, нейтрализующиеся затем в лимфатич. узлах. Образование Л. обеспечивается постоянным поступлением жидкости в ткани из плазмы крови и переходом её из тканевых пространств в лимфатич. сосуды. Движение Л. по лимфатич. сосудам обеспечивается физиол. активностью органов, сокращением мышц тела и отрицат. давлением в венах. Давление Л. равно 20 мм вод. ст., при определённых физиол. условиях оно может возрастать до 60 мм вод. ст. Объём Л. в организме человека 1—2 л.

ЛИМФАТИ́ЧЕСКАЯ СИСТЕ́МА (systema lymphaticum), у позвоночных совокупность сосудов, собирающих лимфу из тканей и органов и отводящих её в венозную систему. Из межклеточных пространств лимфа насасывается слепыми окончаниями лимфатич. капилляров, сливающихся в лимфатич. сосуды, к-рые впадают в сосуды всё большего диаметра и в конечном итоге открываются в вены в местах наименьшего кровяного давления (в области яремных вен, хвостовой, задних полых вен). Т. о., в вены возвращается жидкость, к-рая профильтровалась через стенки кровеносных капилляров в окружающие их ткани. Движению лимфы по Л. с. способствует давление жидкости, к-рая непрерывно поступает в лимфатич. капилляры, сокращения мышц и движения органов, окружающих лимфатич. сосуды, пульсация самих сосудов, а у млекопитающих и присасывающее действие грудной полости при вдохе. У низших позвоночных ритмически пульсируют концевые расширения крупных лимфатич. сосудов — лимфатические сердца, проталкивающие лимфу в вены и препятствующие попаданию крови в лимфатич. сосуды. Обычно число лимфатич. сердец невелико — 1—2 пары (круглоротые, рыбы), у большинства земноводных возрастает и доходит у безногих земноводных до 100 пар. У птиц и особенно у млекопитающих обратному току лимфы препятствуют многочисл. клапаны. По ходу сосудов Л. с. у птиц и млекопитающих располагаются лимфатические узлы, в к-рых образуются лимфоциты, выполняющие защитную функцию (фагоцитоз, образование антител). У человека 460 лимфатич. узлов (диам. от 2 до 30 мм), особенно они многочисленны в шейной, подмышечной и паховой областях. У низших позвоночных из лимфатич. капилляров образуются расширения — лимфатич. мешки, к-рые у бесхвостых земноводных создают полости между кожей и мышцами, заполненные лимфой и способствующие предохранению тела от высыхания. У высших позвоночных расширения лимфатич. сосудов образуют резервуары — толстостенные лимфатич. цистерны. Различают поверхностную Л. с., образованную в значит. степени сетью подкожных капилляров и сосудами, впадающими у низших позвоночных в 4 гл. протока (два боковых, спинной и брюшной), и глубокую Л. с., выводными сосудами к-рой у амниот являются грудные протоки. У млекопитающих левый грудной проток обычно собирает лимфу со всего тела, за исключением правой грудной области и правой передней конечности, откуда она поступает в сильно уменьшенный правый проток. Скопления лимфатич. ткани в слизистой оболочке в области зева наз. *миндалинами*.

Л. с. является производной венозной системы. У круглоротых она ещё соединена с венозной системой мн. отверстиями, а в лимфе присутствуют эритроциты (т. н. гемолимфатич. система). У химер и двоякодышащих рыб Л. с. отсутствует.

● Жданов Д. А., Общая анатомия и физиология лимфатической системы, Л., 1952; Шахламов В. А., Цамерян А. П., Очерки по ультраструктурной организации сосудов лимфатической системы, Новосиб., 1982; Kampmeier O. F., Evolution and comparative morphology of the lymphatic system, Springfield., 1969.

ЛИМФОКИ́НЫ, биологически активные вещества, синтезируемые и выделяемые всеми популяциями лимфоцитов под действием антигена или неспецифич. активатора, напр. лектина. С помощью Л. осуществляются кооперация, координация и регуляция функции клеток, участвующих в иммунном ответе. Под действием Л. происходит активация, супрессия, миграция, пролиферация, хемотаксис или приобретение специфич. реактивности разл. клетками иммунной системы, а также разрушение клеток, несущих чужеродные антигенные детерминанты. По химической природе Л. — гликопротеиды с мол. м. 15 000—80 000; нек-рые обладают ферментативной активностью. Л.— разновидность интерлейкинов, образуемых при межклеточных взаимодействиях. Наиб. полно охарактеризован интерлейкин 2, выделяемый Т лимфоцитами при контакте с антигеном под влиянием интерлейкина 1, к-рый образуется макрофагами и является монокином. Интерлей-

кин 2 стимулирует Т-лимфоциты к пролиферации и поддерживает их рост в пробирке, индуцирует появление Т-киллеров (истребителей опухолевых клеток), стимулирует образование антител В-клетками, заменяя при этом Т-клетки. Количество Л. в плазме крови или в культуральной среде, содержащей лимфоциты, может служить мерой интенсивности реакций клеточного иммунитета. Нек-рые Л., напр. интерферон и трансфер-фактор, применяются для компенсации дефектов клеточного иммунитета при вирусных инфекциях и опухолевых заболеваниях.

ЛИМФОЦИ́ТЫ (от *лимфа* и *...цит*), одна из форм незернистых лейкоцитов (агранулоцитов) у позвоночных. Шарообразные клетки с овальным ядром, окружённым богатой рибосомами цитоплазмой. У человека Л. составляют 19—37% всех лейкоцитов в периферич. крови. Различают малые (диам. 5—6,5 мкм), средние (6,5—10 мкм) и большие (10—13 мкм) Л. Малые составляют 95% общего числа Л., большинство их — долгоживущие формы (срок жизни их 100—200 сут и более), многократно циркулирующие между лимфой и кровью. В отличие от средних и больших они не способны к митозу. При воздействии фитогемагглютинином и др. митогенами малые Л. превращаются в средние и большие, вступают в митотич. цикл и делятся (этим методом пользуются для анализа хромосомного аппарата). Срок жизни короткоживущих форм Л. у человека 3—7 сут. У млекопитающих и птиц Л. происходят из стволовых кроветворных клеток и составляют две группы: Т-лимфоциты (образуются в тимусе) и В-лимфоциты (образуются в фабрициевой сумке или костном мозге). Потомки Т- и В лимфоцитов у взрослых организмов размножаются в селезёнке, лимфатич. узлах, а также в лимфоидных фолликулах по ходу пищеварит. и дыхат. трактов. Л. приписывают в качестве основных функции иммунитета и трофоцитарную. Разрушение Л. приводит к подавлению иммунной реактивности организма, что используется при пересадке тканей, органов (с целью предотвращения отторжения трансплантата) и лечении ряда заболеваний. См. также *Иммунитет*.

ЛИ́НИЯ, группа родств. особей, характеризующаяся определёнными признаками, постоянно воспроизводящимися в ряду поколений. При этом подразумевается генотипич. однородность Л. по генам, контролирующим эти признаки. Термин «Л.» используют в генетике и селекции животных и растений. В генетике и селекции микроорганизмов для Л. принят термин «штамм». По характеру воспроизведения различают инбредные Л. (см. *Инбридинг*), аутбредные Л. (см. *Аутбридинг*) и *чистые линии*. Кроме того, выделяют Л. дикого типа, т. е. Л. с признаками, характерными для особей данного вида, живущих в природных условиях. Как правило, Л. получают из природных и лабораторных популяций, сортов и пород методами инбридинга и отбора. Нередко новые Л. получают на основе уже имеющихся Л., применяя гибридизацию или мутагены с последующим отбором. Л.— исходный материал при решении мн. генетич. проблем и осн. элемент генетич. коллекций. Л. у хозяйственно полезных видов животных и растений часто служат материалом при получении новых сортов и пород, в част ности гетерозисных.

ЛИННЕО́Н (linnaeon), термин, обозначающий совокупность морфологически сходных и близкородств. групп (форм) растений, не обязательно строго равноценных генетически и экологически. Предложен Я. Лотси в 1916. Понятие Л. было введено для того, чтобы передать «широкое» понимание вида, якобы свойственное К. Линнею. Термин «Л.», или «линнеевский вид», часто синонимизируют с понятиями «крупный вид», «сборный вид», «хороший вид» и т. п. Создатель мутационной теории X. Де Фриз считал, что вид в понимании Линнея и его последователей реально не существует и представляет собой «систематический» вид, введённый систематиками в практич. целях; в природе ему скорее соответствует род. Фактически подобный вид состоит из более мелких и уже реально существующих т. н. «элементарных видов», впоследствии названных *жорданонами*. Противопоставление «абстрактных» Л. «реальным» жорданонам неоднократно критиковалось, особенно резко в отечеств. лит-ре. В совр. систематике термин «Л.» представляет преимущественно историч. интерес.

ЛИНО́ЛЕВАЯ КИСЛОТА́, $C_{18}H_{32}O_2$, ненасыщенная (2 двойные связи) жирная к-та. В виде глицеридов в высоких концентрациях (более 50% от содержания жирных к-т) обнаружена во мн. растит. маслах, в животных жирах присутствует в меньших кол-вах. Высшие растения синтезируют её из олеиновой к-ты. Млекопитающие не способны синтезировать Л. к. и должны получать её с пищей (незаменимая жирная к-та). Л. к.— биохим. предшественник арахидоновой и линоленовой к-т.

ЛИНОЛЕ́НОВАЯ КИСЛОТА́, $C_{18}H_{30}O_2$, ненасыщенная (3 двойные связи) жирная к-та. Содержится в составе глицеридов во мн. растит. маслах и животных жирах. В растениях синтезируется из олеиновой к-ты, у млекопитающих — из линолевой. Относится к незаменимым жирным к-там.

ЛИ́НОЧНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, железистые образования у членистоногих, вырабатывающие гормон линьки — экдизон. К Л. ж. относят вентральные (расположены в затылочной области головы; характерны для личинок подёнок, прямокрылых, стрекоз, тараканов, термитов, палочников и богомолов) и *проторакальные железы* (главным образом у высших насекомых), у ракообразных — Y-орган.

ЛИНЬ (*Tinca tinca*), пресноводная рыба сем. карповых. Дл. до 60 см, масса до 7,5 кг. Тело широкое и толстое. Чешуя мелкая, плотная. В углах рта по короткому усику. Наружные лучи брюшных плавников самца сильно утолщены, он легко отличим от самки. Обитает почти во всех водоёмах Европы, кроме басс. Норвежского, Белого и Баренцева морей. Есть в Оби и Енисее. Половая зрелость в 3—4 года. Нерест порционный, в июне — июле. Икру откладывает на растения. Плодовитость 300—400 тыс. икринок. Питается моллюсками и др. беспозвоночными. Объект промысла и разведения. См. рис. 17 в табл. 33.

ЛИ́НЬКА, периодическая смена наружных кожных покровов и разл. их образований (кутикулы, чешуй, шерсти, перьев и др.) у животных. Может быть возрастной (проходит в первые месяцы жизни), сезонной (в определённые сезоны года) и постоянной (на протяжении всего года). Наступление Л. зависит от стадии развития, возраста, гормонального состояния организма, а также от условий внеш. среды — темп-ры, фотопериода и др. факторов.

У беспозвоночных Л. (характерна возрастная Л. в осн. для членистоногих) заключается в периодич. сбрасывании личинкой старого кутикулярного покрова и замене его новым. Регулируется гормонами — экдизонами, ювенильным, мозговым и синусной железы. Л. обеспечивает возможность изменения формы и увеличения размеров тела животного, к-рое растёт до тех пор, пока вновь образованный покров (экзоскелет) не станет тесным и не начнёт тормозить рост, тогда животное снова линяет. У насекомых число Л. варьирует от 3 (мухи) или 4—5 (мн. прямокрылые, клопы, бабочки и др.) до 25—30 (подёнки, веснянки).

У позвоночных Л. связана с приспособлением к определённым сезонам года, восстановлением изнашивающихся покровов. Регулируется гормонами эндокринной системы. У земноводных и пресмыкающихся Л. заключаются в сбрасывании и обновлении верхнего ороговевшего слоя кожи и происходят в течение всего лета, причём частота их (от 2 до 6) зависит от темп-ры среды. У земноводных, ящериц и змей Л. охватывает все части тела одновременно (у змей верхний ороговевший слой кожи — выползок — сходит целиком). У крокодилов и черепах Л. частичные (у черепах линяют части тела, не покрытые панцирем). У птиц линяют перья, а также роговые образования на ногах и клюве. Начало Л. у мн. птиц связано с изменением длины светового дня; причём обычно сроки Л., размножения и миграции разделены во времени. Типы Л. различны. Так, птенец при выходе из яйца одет эмбриональным пухом, к-рый заменяется т. н. гнездовым нарядом из контурных перьев, затем происходит полная или частичная послегнездовая Л. Смена всех перьев обычно проходит к концу лета, когда красивый брачный наряд заменяется на менее яркое зимнее оперение. У нек-рых групп (гусеобразные, пастушки, журавли и др.) одновременно с кроющими перьями выпадают рулевые и маховые, в результате чего птица утрачивает способность к полёту (напр., утка — на 20—35 сут, лебеди — почти на 1,5 мес). У оседлых мелких птиц в зимнем наряде больше перьев, чем в летнем, что обеспечивает лучшую теплоизоляцию зимой (напр., у чижей зимой 2100—2400 перьев, а летом ок. 1500). У млекопитающих возрастная и сезонная Л. сопровождаются сменой волосяного покрова (напр., мягкий волос молодой особи заменяется более грубым взрослого животного), изменением его густоты (увеличивается зимой более чем в два раза) и окраски. У типичных землероев (крот, слепыш), волосяной покров к-рых быстро изнашивается, кроме сезонной, бывает постоянная, т. н. компенсационная, Л., способствующая восстановлению волосяного покрова. Животные, обитающие в условиях с резкой сменой холодной зимы и жаркого лета, линяют быстро, обитатели тропиков и полуводные животные (ондатра, нутрия, калан) — постепенно. Большинство млекопитающих линяет два раза в году — весной и осенью, нек-рые животные (напр., тюлени, сурки, суслики, тушканчики) — один раз.

ЛИ́ПА (*Tilia*), род растений сем. липовых порядка мальвовых. Листопадные деревья выс. 15—26 (до 40) м. Листья

очередные, двурядные, б. ч. зубчатые. Цветки беловатые или желтоватые, протандричные, душистые, опыляются пчёлами, цветочными мухами и др. насекомыми. Соцветие щитковидное, с цветоносом, сросшимся с крупным прицветным листом, к-рый способствует распространению ветром орешковидных плодов. Плоды разносят также бурундуки, белки и нек-рые птицы. Л. живёт до 150 лет (иногда 500 лет и более). Размножается семенами, возобновляется порослью. Ок. 50 видов, в умеренном и отчасти субтропич. поясе Сев. полушария. В СССР — 17 видов. В Европ. части наиб. распространена Л. сердцевидная, или мелколистная (*T. cordata*), на Кавказе — Л. кавказская (*T. caucasica*), на Д. Востоке — Л. амурская (*T. amurensis*); иногда образуют чистые насаждения. Л. дымоустойчивы, декоративны, широко используются в озеленении; ценные медоносы. Цветки Л. («липовый цвет») применяют как лекарств. средство, а также для ароматизации чая, вин. Из древесины делают кадки, посуду, фанеру, муз. инструменты, поделки и др., из луба получают мочало, из коры — лыко для плетения.

ЛИПА́ЗЫ, ферменты класса гидролаз; катализируют гидролиз сложноэфирных связей в триглицеридах с образованием жирной к-ты и глицерина. Обнаружены у животных, в растениях и в микроорганизмах. У млекопитающих содержатся преим. в соке поджелудочной железы (из к-рого в 1956 впервые выделен чистый препарат, т. н. панкреатич. Л.); функционируют в кишечнике и желудке. Действуют только на жиры, предварительно эмульгированные солями желчных к-т. В плазме крови содержится липопротеидлипаза, действующая на триглицериды, связанные с белками.

● Брокерхоф Х., Дженсен Р., Липолитические ферменты, пер. с англ., М., 1978.

ВАЖНЕЙШИЕ КЛАССЫ ЛИПИДОВ
(R=углеводородная цепь)

ПРОСТЫЕ ЛИПИДЫ

1 ВОСКИ

RCOOR

2 ДИОЛЬНЫЕ ЛИПИДЫ

$RCOOCH_2(CH_2)_nCH_2OCOR$ (n=0, 1, 2, 3)

3 ТРИГЛИЦЕРИДЫ

$RCOO-CH_2$
$RCOO-CH$
$RCOO-CH_2$

СЛОЖНЫЕ ЛИПИДЫ

1 ГЛИЦЕРИНФОСФАТИДЫ

$RCOO-CH_2$
$RCOO-CH$
$CH_2-O-P(=O)(OH)-OX$

лецитины (холинфосфатиды) ($X=CH_2CH_2\overset{+}{N}(CH_3)_3$)

кефалины: этаноламинфосфатиды ($X=CH_2CH_2NH_2$); серинфосфатиды ($X=CH_2CH(NH_2)COOH$)

фосфатидовые кислоты (X=H)

полиглицерофосфатиды: фосфатидилглицерин ($X=CH_2CH(OH)CH_2OH$); кардиолипин (X=фосфатидилглицерил)

фосфатидилинозиты (X=инозитил)

2 ГЛИЦЕРИНГЛИКОЛИПИДЫ

$RCOO-CH_2$
$RCOO-CH$
CH_2O-сахар (ди- или трисахарид)

3 СФИНГОГЛИКОЛИПИДЫ

$R-CH-OH$
$RCONH-CH$
CH_2-O-X

цереброзиды (X=моносахарид)

ганглиозиды (X= олигосахарид, содержащий остатки сиаловых кислот)

4 СФИНГОФОСФОЛИПИДЫ

$R-CH-OH$
$RCONH-CH$
$CH_2-O-P(=O)(O)-OX$

сфингомиелины ($X=CH_2CH_2\overset{+}{N}(CH_3)_3$)

фитосфинголипиды (X=инозитилгликозид)

ЛИПИ́ДЫ (от греч. lípos — жир), жироподобные вещества, входящие в состав всех живых клеток и играющие важную роль в жизненных процессах. Будучи одним из осн. компонентов биол. мембран, Л. влияют на проницаемость клеток и активность мн. ферментов, участвуют в передаче нервного импульса, мышечном сокращении, создании межклеточных контактов, в иммунохим. процессах. Др. функции Л.— образование энергетич. резерва и создание защитных водоотталкивающих и термоизоляц. покровов у животных и растений, а также защита разл. органов от механич. воздействий.

Большинство Л.— производные высших жирных к-т, спиртов или альдегидов. Простые Л. включают вещества, молекулы к-рых состоят только из остатков жирных к-т (или альдегидов) и спиртов. К ним относятся жиры, воски и диольные Л. (эфиры жирных к-т и этиленгликоля или др. двухатомных спиртов). Сложные Л.— комплексы Л. с белками (липопротеиды), производные ортофосфорной к-ты (фосфатиды, или фосфолипиды), Л., содержащие остатки сахаров (гликолипиды). Молекулы сложных Л. содержат также остатки многоатомных спиртов — глицерина (глицеринфосфатиды) или сфингозина (сфинголипиды). К Л. относят также нек-рые вещества, не являющиеся производными жирных к т,— стерины, убихиноны, терпены. Хим. и физ. свойства Л. определяются наличием в их молекулах как полярных группировок (—COOH, —OH, —NH_2 и др.), так и неполярных углеводородных цепей. Благодаря такому строению большинство Л.— поверхностно-активные вещества, умеренно растворимые в неполярных растворителях (петролейном эфире, бензоле и др.) и очень малорастворимые в воде. В организме Л. подвергаются ферментативному гидролизу под влиянием липаз. Освобождающиеся при этом *жирные кислоты* активируются взаимодействием с аденозинфосфорными к-тами (гл. обр. с АТФ) и коферментом А. и затем окисляются. Выделяющаяся при этом энергия используется для образования АТФ (см. *Окисление биологическое*).

● Маркман А. Л., Химия липидов, в. 1—2, Таш., 1963—70; Химия биологически активных природных соединений, под ред. Н. А. Преображенского и Р. П. Евстигнеевой, М., 1976.

ЛИПО́ЕВАЯ КИСЛОТА́, тиоктовая кислота, насыщенная жирная серусодержащая к-та. Присутствует в тканях животных, растений и в микроорганизмах. Входит в состав мультиферментного комплекса, катализирующего окислительного декарбоксилирование α-кетокислот (пировиноградной, α-кетоглутаровой). Промежуточный акцептор водорода и ацильных остатков, что связано со способностью Л. к. к обратимому восстановлению до дигидролипоевой к-ты. Незаменимый фактор роста (витамин) для молочнокислых бактерий. Применяют в медицине.

$$\text{(S—S цикл)}-(CH_2)_4COOH \underset{-2H}{\overset{+2H}{\rightleftharpoons}} \text{HS, SH}-(CH_2)_4COOH$$

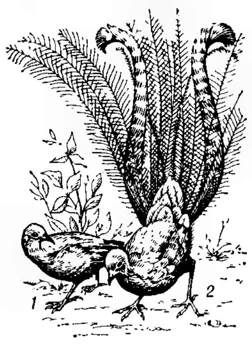
Липоевая кислота (окисленная форма) — Дигидролипоевая кислота (восстановленная форма)

ЛИПОПОЛИСАХАРИ́ДЫ, сложные углеводсодержащие биополимеры, структурные компоненты клеточной стенки грамотрицательных бактерий. Состоят из липида А, олигосахаридного остова и О-специфической полисахаридной цепи. Структура этой цепи, построенной из повторяющихся олигосахаридных блоков, определяет специфичность иммунного ответа высшего организма на инфекцию данным штаммом микроорганизма.

ЛИПОПРОТЕИ́ДЫ, липопротеины, комплексы белков и липидов. Составляют структурную основу всех биол. мембран, в свободном состоянии присутствуют в плазме крови и лимфе. Образуются в печени и стенке толстого кишечника. Занимают ключевое положение в транспорте и метаболизме липидов. По скорости оседания при центрифугировании Л. плазмы крови человека подразделяют на 4 класса: Л. высокой плотности (ок. 52% белка и 50% липидов, в осн. фосфолипидов и холестерина); Л. низкой плотности (ок. 25% белка и 75% липидов, гл. обр. эфиров холестерина); Л. очень низкой плотности (ок. 10% белка и 90% липидов, в осн. триглицеридов); хиломикроны (ок. 2% белка и 98% липидов, в осн. триглицеридов). Л. представ-

ляют собой надмолекулярные образования, ядро к-рых состоит из триглицеридов и эфиров холестерина, а оболочка — из белков, фосфолипидов и свободного холестерина. Белковые компоненты Л. представлены, по крайней мере, 9 разл. индивидуальными белками (т. н. апобелками), характерными для разл. классов; выполняют структурные, а нек-рые апобелки каталитич. функции (активируют реакции липидного обмена).

ЛИРОХВО́СТЫ, птицы-лиры (Menuridae), семейство воробьинообразных. Дл. 75—130 см (включая хвост). Ноги длинные, сильные. 1 род *Menura* с 2 видами, в лесах Ю.-В. Австралии; завезены на Тасманию (1934). Наземные птицы; ночуют на деревьях. Самцы хорошо поют, способны имитировать всевозможные звуки, в частности голоса др. животных. Полигамы. Самцы в период размножения токуют на спец. площадках. Строит гнездо (крытое, на земле под защитой бурелома, реже на деревьях), насиживает единств. яйцо 6—7 недель и выкармливает птенца только самка. Кормятся на земле, разгребая ногами лесную подстилку в поисках червей, насекомых и т. п.



Большой лирохвост (*Menura superba*): 1 — самка, 2 — самец.

ЛИСИ́ЦЫ (*Vulpes*), род волчьих. Дл. тела 40—90 см, хвоста до 60 см. Туловище вытянутое, конечности относительно короткие. Хвост длинный, пышный. Окраска от рыжей до серебристо-бурой, почти чёрной; выражен сезонный и геогр. диморфизм. 6—11 видов, в Евразии, Африке, Сев. Америке, завезены в Австралию; в СССР — 3 вида: обыкновенная Л., корсак и афганская Л. (*V. cana*). Местообитания разнообразны — от лесотундр до пустынь. Живут в норах. Питаются преим. млекопитающими и птицами (от зайца и глухаря до мышевидных грызунов). Детёнышей 4—6, иногда до 17. Обыкновенная лисица (*V. vulpes*) — самая крупная в роде Л., дл. тела до 90 см, хвоста до 60 см; наиб. активна в сумерки. Л.— важный объект пушного промысла и звероводства. Особенно ценится мех тёмных (чернобурых) лисиц. Изредка вредят охотничьему х-ву и птицеводству, но приносят пользу, регулируя численность грызунов. 1 подвид в Красной книге МСОП.

ЛИСИ́ЧКОВЫЕ ГРИБЫ́ (Cantharellaceae), семейство афиллофоровых грибов. Плодовые тела в виде шляпок с центр. ножкой или воронковидные, реже в виде лопатки, диска, мясистые или тонкомясистые, перепончатые. Гименофор на ниж. стороне плодовых тел, гладкий или в виде радиальных жилок, рёбрышек, складок, нисходящий по ножке. Сапротрофы. 4(5) родов, ок. 100 видов, распространены в Сев. полушарии; в СССР — 2 рода, ок. 10 видов, в Европ. части, в Сибири, на Д. Востоке. Наиб. известна лисичка жёлтая (*Cantharellus cibarius*) с яично-жёлтым плодовым телом, диам. до 10 см и выс. до 12 см. Шляпка вначале выпуклая, позднее воронковидно-вогнутая, с волнистым краем. Гименофор в виде кладок. Съедобна, не поражается личинками двукрылых («червями»).

ЛИСОХВО́СТ (*Alopecurus*) род многолетних, реже однолетних трав сем. злаков. Ок. 50 видов, распространённых почти во всех внетропич. поясах и отчасти в высокогорьях тропиков; в СССР — ок. 20 видов. Нек-рые виды, вероятно, произошли путём интрогрессивной гибридизации. Л. луговой, или батлачок (*A. pratensis*),— ценный верховой многолетний злак, возделывают для получения раннего зелёного корма. Перспективны для введения в культуру: Л. тростниковый (*A. arundinaceus*), дающий высокий урожай сена на б. или м. засолённых лугах; Л. альпийский (*A. alpinus*), Л. пёстрый (*A. apiatus*), Л. остроконечный (*A. mucronatus*) — арктич. и высокогорные виды, пастбищные растения. См. рис. 6 в табл. 21.

ЛИСТ (лат. folium, греч. phýllon), один из основных органов высших растений, занимающий боковое положение на стебле (оси побега) и выполняющий функции фотосинтеза, транспирации и газообмена. Как правило, Л.— плоский дорсивентральный орган, форма к-рого способствует созданию макс. фотосинтезирующей поверхности. Размеры Л. чаще находятся в пределах 3—10 см, однако у нек-рых растений подлеска влажнотропич. лесов, напр. у пальм, достигают 20 м. Взрослый Л. состоит из пластинки и основания (иногда в виде трубчатого влагалища, часто с парными выростами — прилистниками). Между пластинкой и основанием часто имеется суженная стеблевидная часть — черешок (если его нет, Л. наз. сидячим). Различают Л. простые (с одной пластинкой) и сложные (с неск. пластинками — листочками, расположенными перисто или пальчато на общей оси — рахисе). Форма Л.— характерный признак вида, однако в пределах особи и даже одного побега Л. могут сильно различаться, образуя 3 формации: низовые Л. (обычно в виде чешуй с недоразвитой пластинкой), срединные (наиб. развитые) и верховые (недоразвитые, в области соцветия — прицветники). Срединные Л. также могут различаться в пределах побега (гетерофиллия), в связи с возрастными изменениями или с жизнью в разных средах (напр., надводные и подводные Л. стрелолиста). Нередко Л. видоизменяются в колючки, усики, запасающие чешуи и т. п. или редуцируются. Типичное анатомич. строение листовой пластинки отражает её приспособленность к выполняемым функциям. С обеих сторон она покрыта эпидермой с кутикулой, нередко опушена разнообразными волосками (трихомами). Под эпидермой находится мякоть Л. (мезофилл), представленная неск. слоями зелёной ткани (хлоренхимы), в к-рой происходят осн. физиол. процессы — фотосинтез и дыхание растений. Листовая пластинка пронизана т. н. жилками, к-рые образуют её «скелет» и имеют характерное расположение. В жилках проходят проводящие пучки, снабжённые обычно и механическими обкладками. Через черешок и основание Л. проводящие пучки (листовые следы) входят в стебель и соединяются с его проводящей системой.

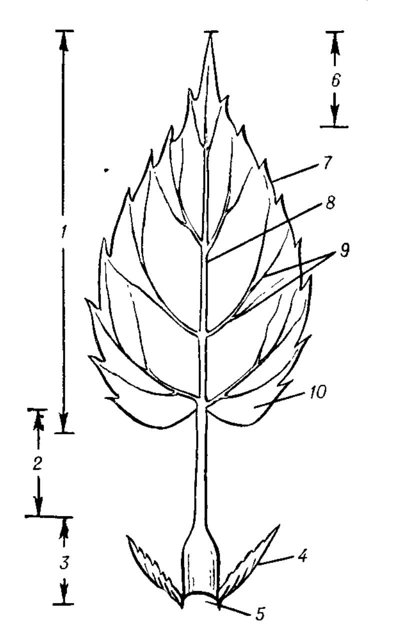


Рис. 1. Схематическое изображение строения полного простого листа: 1 — листовая пластинка; 2 — черешок; 3 — влагалище; 4 — прилистники; 5 — основание листа; 6 — верхушка листовой пластинки; 7 — край листовой пластинки; 8 — средняя жилка; 9 — боковые жилки; 10 — основание листовой пластинки.

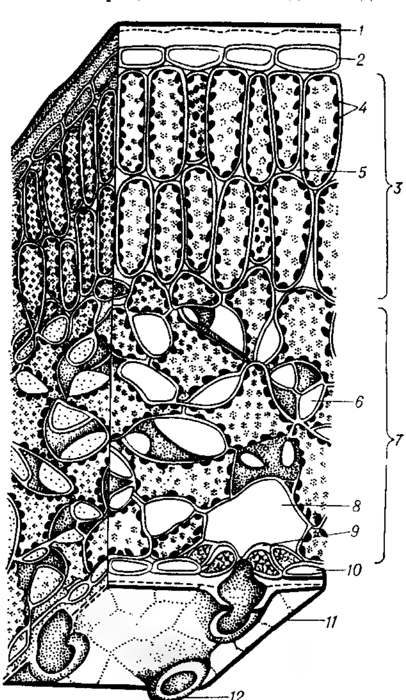


Рис. 2. Схематическое изображение анатомического строения листа: 1 — кутикула, 2 — верхний эпидермис; 3 — палисадная ткань; 4 — хлорофилловые зёрна; 5, 6 — воздухоносные межклетники; 7 — губчатая ткань; 8 — крупный воздухоносный межклетник, или т. н. дыхательная полость устьица; 9 — замыкающая клетка устьица; 10 — нижний эпидермис в разрезе; 11 — нижний эпидермис в плане; 12 — кутикулярный валик.

По ксилеме жилок в Л. поступает от корней вода и растворённые в ней вещества; по флоэме оттекают продукты фотосинтеза в др. органы. Форма, размеры и анатомич. строение Л. необычайно разнообразны и обычно отражают приспособленность к определённым экологич. условиям — влажности, освеще-

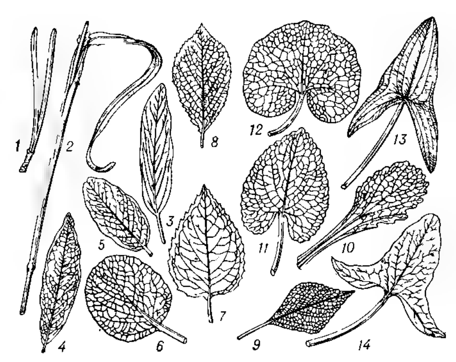


Рис. 3. Простые листья: *1* — игольчатый; *2* — линейный; *3* — продолговатый; *4* — ланцетный; *5* — овальный; *6* — округлый; *7* — яйцевидный; *8* — обратнояйцевидный; *9* — ромбический; *10* — лопатчатый; *11* — сердцевидно-яйцевидный; *12* — почковидный; *13* — стреловидный; *14* — копьевидный.

нию и т. д. (ксероморфные, мезоморфные, гигро- и гидроморфные Л.; световые и теневые Л.).

В онтогенезе Л. возникает из экзогенных боковых выростов (примордиев) в определённом порядке (см. *Листорасположение*) на меристематическом апексе побега, в т. н. периферич. зоне (инициальном кольце). Листовые зачатки в почке растут гл. обр. за счёт краевой меристемы, неравномерно (верхушечный рост прекращается очень рано); при этом создаётся в миниатюре будущая форма пластинок. В отличие от корня и целого

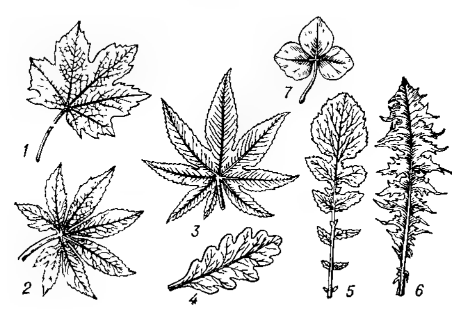


Рис. 4. Листья с расчленённой пластинкой: *1* — пальчатолопастный; *2* — пальчаторассечённый; *3* — пальчатораздельный; *4* — перистолопастный; *5* — лировидный; *6* — струговидный; *7* — тройчатолопастный.

побега Л. — орган с ограниченным ростом. Черешок растёт последним, вставочно, довольно долго сохраняя эту способность, чем обеспечивается возможность поворота пластинок к свету (т. н. листовая мозаика). Продолжительность жизни Л. обычно невелика (в пределах неск. месяцев), хотя у т. н. вечнозелёных растений Л. могут жить больше года (напр., у копытня ок. 15 мес, у лавра 3—4 года, у ели европейской 8—10 лет, у ели Шренка до 30 лет). Листопад может быть постепенным или более или менее одновременным. Относительно быстрое старение и отмирание Л. связано с их активной фотосинтетич. деятельностью и интенсивными метаболическими процессами.

Возникновение Л. в ходе эволюции шло, вероятно, двумя осн. путями. У большинства высших растений (папоротникообразные, голосеменные, покрытосеменные) Л. представляет собой результат дифференцировки, уплощения и срастания систем осей (теломов) ветвящегося вегетативного тела первичных наземных растений (лист — «плосковетка», макрофилльная линия эволюции). Следы такого происхождения сохранились в своеобразном строении и длительном росте Л. папоротников, наз. вайями.

Рис. 5. Сложные листья: *1* — перистосложный; *2, 3* — тройчатые; *4* — пальчатосложный.

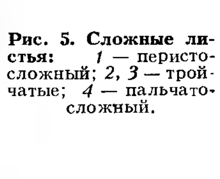


Рис. 6. Листовая мозаика у плюща.

У нек-рых же (напр., плауновидных) Л. возникли как поверхностные выросты на осевом органе (энации, микрофилльная линия). Листовидные образования у моховидных (филлиды) не гомологичны Л. остальных высших растений, т. к. формируются на гаметофите, а не на спорофите, как у остальных.

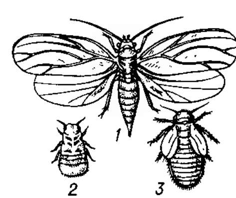
● Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т., Атлас по описательной морфологии высших растений, [1] — Лист, М.— Л., 1956.

ЛИСТВЕННИЦА (*Larix*), род листопадных растений сем. сосновых. Деревья выс. до 35—50 м. Хвоя мягкая, плоская, на удлинённых побегах располагается спирально, на укороченных — пучками. Шишки дл. 2—6 см, на концах укороченных побегов; созревают и раскрываются в тот же год осенью или в начале следующей весны, но остаются на дереве ещё неск. лет. Семена мелкие, крылатые, разносятся ветром. Размножаются Л. семенами. Выносливы, светолюбивы, нетребовательны к почвам. Доживают до 500 и более лет. 10—16 (по др. данным, св. 20) видов, в холодных и умеренных областях Евразии и Сев. Америки; в СССР 4—6 видов; образуют светлохвойные лиственничные леса. Наибольшие площади занимают Л. сибирская (*L. sibirica*) — на С.-В. Европейской части и в Сибири, а также Л. Гмелина, или даурская (*L. gmelinii*),— в Вост. Сибири и на Д. Востоке. Древесина Л. прочная, твёрдая, долговечная, хорошо противостоит гниению, используется для подводных сооружений, в кораблестроении, для изготовления паркета, мебели и др. При подсочке ствол даёт ценную живицу (терпентин), из к-рой получают канифоль и скипидар. Кора используется как дубитель. Разводятся Л. в садах и парках как декоративные. Л. ольгинская (*L. olgensis*), плиоценовый реликт, эндемик Д. Востока, и Л. польская (*L. × polonica*), редкий эндемик Карпат,— в Красной книге СССР. См. рис. 3 в табл. 12.

ЛИСТЕ́РИИ (*Listeria*), род бактерий с неясным систематич. положением. Полиморфные, слегка искривлённые палочки (дл. 0,5—2 мк, шир. 0,4—0,5 мк), одиночные или парные, часто V-образные, подвижные, грамположительные, факультативные аэробы, спор и капсул не образуют. Растут на мясопептонных средах. 4 вида. Нек-рые Л.— возбудители листериоза человека и животных.

ЛИСТОБЛО́ШКОВЫЕ, листоблошки (Psyllinea), подотряд насекомых отр. равнокрылых. Дл. 1,5—4 мм, в Австралии — до 6 мм. Внешне похожи на тлёвых, но с более плотными передними крыльями и прыгательными задними ногами. Крыльев 2 пары, обычно прозрачные, передние более развиты, кожистые или перепончатые: разнообразны по форме, рисунку. Личинки похожи на взрослых. Св. 1300 видов; в СССР — ок. 300 видов (фауна Л. изучена недостаточно). Растительноядные, моно- или олигофаги. Экскременты Л., содержащие сахара, образуют т. н. медвяную росу (отсюда второе назв.— медяницы). Часто живут колониями. Вызывают галлообразование на листьях растений-хозяев, переносят возбудителей вирусных заболеваний. Наиб. опасны яблонная (*Psylla mali*) и грушевая (*P. pyricola*) медяницы.

Яблонная медяница: *1* — имаго; *2* — личинка; *3* — нимфа.



ЛИСТОВЁРТКИ (Tortricidae), семейство бабочек. Крылья в размахе 8—40 мм, обычно 10—25 мм, складываются крышеобразно или плоско, передние часто с рисунком в виде косых полос, задние однотонные, серые. Хоботок плохо развит, но мн. виды сосут воду, сок, вытекающий из повреждённых стволов деревьев. Св. 5000 видов, распространены широко, большинство в тропич. и широколиств. лесах Азии, немногие — в пустынях; в СССР — св. 1200 видов. Гусеницы живут в листьях, свёрнутых при помощи шелковинных нитей, нередко в плодах, стеблях, под корой и на корнях; встречаются галлообразователи. Окукливание в месте питания, иногда в коконе, подстилке или почве. Зимует у большинства видов гусеница. Мн. Л. серьёзно вредят сел. и лесному х-ву, особенно плодожорки, побеговьюны, зелёная дубовая листовёртка, а также гроздевая Л. (*Lobesia botrana*), повреждающая виноград. См. рис. 14 в табл. 27.

ЛИСТОВИ́К (*Phyllitis*), род папоротниковидных сем. асплениевых (Aspleniacae) порядка циатейных; иногда вклю-

чают в род асплениум. Листья цельные, удлинённо-ланцетные, с косо расположенными сорусами, закрытыми индузиями. 4 вида, в Сев. полушарии. В СССР — 2 вида: Л. обыкновенный (*P. scolopendrium*), наз. также папоротник — олений язык за языковидную форму крупных (до 60 см) ярко-зелёных глянцевых листьев,— на Кавказе и в Ср. Азии, и Л. японский (*P. japonica*) — на Д. Востоке. Растут на влажных затенённых скалах, в лесах. Л. обыкновенный выращивают как декоративный в садах; листья используют в нар. медицине, в гомеопатии.

ЛИСТО́ВКА (folliculus), сухой многосемянный плод, образованный из одного плодолистика и вскрывающийся по шву. Семена расположены вдоль шва, реже по всей поверхности плодолистика (сусак). Л. встречаются редко (живокость полевая), более обычна многолистовка. Видоизменением Л. является сочная Л. (воронец). См. рис. при ст. *Плод*.

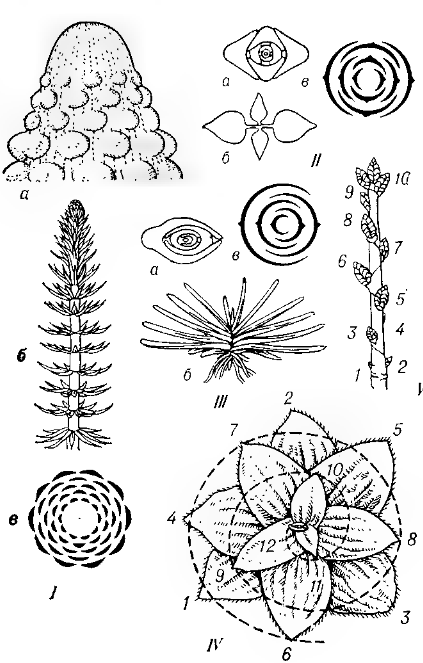
ЛИСТОЕ́ДЫ (Chrysomelidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. обычно до 1 см, реже до 2 см. Окраска часто яркая. Ок. 40 тыс. видов, распространены широко; в СССР — до 1400 видов. Объединяют ряд подсемейств: радужниц, блошаков, щитоносок и др. Личинки удлинённые, мясистые, часто с железистыми сосочками; живут открыто, реже в почве или тканях растений. Жуки и личинки питаются б. ч. листьями, нек-рые обитают внутри стеблей, на корнях, в плодах и т. д. Мн. Л. вредят лесным, полевым, плодовым, овощным культурам, напр. крестоцветные блошки, колорадский картофельный жук, пьявицы. Нек-рые виды (напр., амброзиевые Л., а также зверобойный Л.— *Chrysomela gemellata*) используют для биол. борьбы с сорными растениями. Л. чекиниоля (*Cecchiniola platyscelidina*) — в Красной книге СССР. См. рис. 8—10, 16, 22 в табл. 29.

ЛИСТОКОЛО́СНИК (*Phyllostachys*), род растений сем. злаков из подсем. бамбуковых. Многолетние растения выс. до 10—15 м, с длинными толстыми корневищами, одревесневающими стеблями. На конечных веточках по 2—5 многоцветковых колосков. Цветки обоеполые, анемофильные, образуются редко. После цветения растение обычно погибает. Зерновки распространяются водными потоками. Ок. 40 видов, в Вост. и Юго-Вост. Азии. Образуют заросли на горных склонах, по берегам водоёмов, вдоль водотоков. Мн. Л. введены в культуру как декоративные и технические, в т. ч. в СССР (Крым, Кавказ, Ср. Азия). Лёгкие и прочные стебли — сырьё для плетения, изготовления мебели, лыжных палок, удилищ, строит. материал. Наиб. обычен в культуре Л. бамбуковидный (*P. bambusoides*).

ЛИСТОНО́ГИЕ (Phyllopoda), отряд жаброногих раков. Имеется карапакс (в виде двускатного щита или двустворчатой раковины), фасеточные глаза без стебельков. Грудные ноги листовидные (отсюда назв.). Брюшко обнаруживает тенденцию к редукции. Ок. 560 видов, гл. обр. в пресных водоёмах, есть и мор. формы. 3 подотряда: щитни, раковинные Л. и ветвистоусые.

ЛИСТОПА́Д, опадение листьев обычно у деревьев и кустарников, реже у трав (крапива, недотрога). Листья могут опадать одновременно все в определённый период года (напр., у листопадных деревьев) или постепенно по одному в течение длительного времени (у вечнозелёных растений). Листопадные деревья во влажнотропич. лесах стоят без листьев иногда всего неск. дней, в умеренном поясе — до 8—9 мес. Л.— нормальный физиол. процесс, связанный со старением листьев. Перед Л. в листьях происходят глубокие биохимич., физиол. и структурные изменения. Хлорофилл обычно разрушается, каротиноиды сохраняются дольше и обусловливают осеннюю окраску листьев. Питат. вещества из листьев оттекают в запасающие органы (клубни, корневища и т. п.) к точкам роста, к растущим молодым листьям. Механизм Л. связан с появлением у основания листа (или осн. черешка) отделительного слоя из легко разъединяющихся паренхимных клеток. Проводящие пучки, удерживающие лист на стебле, разрываются под тяжестью листа и порывами ветра. Л.— выработанное в процессе эволюции приспособление к уменьшению в неблагоприятных условиях поверхности наземных органов, что сокращает потерю влаги и предотвращает поломку ветвей под тяжестью снега.

ЛИСТОРАСПОЛОЖЕ́НИЕ, ф и л л о т а к с и с (phyllotaxis), порядок размещения листьев на стебле, отражающий симметрию в структуре побега. Л. зависит в первую очередь от порядка заложения листовых зачатков на конусе нарастания и обычно является систематич. признаком. Различают три осн. типа Л.: с п и р а л ь н о е, или о ч е р е д н о е,— от каждого узла стебля отходит один лист (дуб, берёза, злаки, зонтичные); с у п р о т и в н о е — на каждом узле сидят друг против друга два листа (клён, сирень, губоцветные); м у т о в ч а т о е — каждый узел несёт три и более листьев (олеандр, элодея, уруть). Общая закономерность всех типов Л.— равное угловое расстояние между листьями, сидящими на одном узле или на последоват. узлах осн. генетич. спирали (условная линия, соединяющая основания последоват. листьев). Для супротивного и мутовчатого Л. характерно чередование листьев соседних пар или мутовок; при этом на стебле образуются вертикальные ряды листьев (*ортостихи*). При спиральном Л. также образуются ортостихи из листьев, оказывающихся точно друг над другом через определённое число узлов. Неск. последоват. листьев, попадающих на разные ортостихи, составляют листовой цикл. Спиральное Л. по числу ортостих и величине углов дивергенции (расхождения) между последоват. листьями выражается формулой — дробью, соответствующей значению угла расхождения в долях окружности (см. рис.). Знаменатель дроби показывает число ортостих: чем он больше, тем меньше листья затеняют друг друга. Наиб. часто встречаются двурядное (с формулой $^1/_2$), трёхрядное ($^1/_3$), пятирядное ($^2/_5$) спиральное Л. Любое спиральное Л. можно описывать не только по листовым циклам и ортостихам, но и по парастихам. Причины правильности Л. связаны с размерами конуса нарастания и листовых зачатков и их взаимовлиянием. По одной из гипотез, каждый листовой зачаток образует вокруг себя физиол. поле, тормозящее заложение новых зачатков в непосредств. близости к нему, по другой,— заложение каждого последующего листового зачатка стимулируется предыдущим.



Листорасположение: *I* — мутовчатое (водяная сосенка): *а* — конус нарастания побега с листовыми зачатками, *б* — часть побега, *в* — его диаграмма; *II* — накрест супротивное (сирень): *а* — схема поперечного среза почки, *б* — вид побега сверху, *в* — его диаграмма; *III* — очередное двурядное с формулой $^1/_2$ (гастерия): *а* — поперечный срез почки (схема), *б* — общий вид растения, *в* — его диаграмма; *IV* — спиральное (очередное) с формулой $^3/_8$ (подорожник); *V* — спиральное (очередное) с формулой $^2/_5$ (дуб); ветка в безлистном состоянии, положение почек соответствует листорасположению, проведена основная спираль.

ЛИСТОСТЕ́БЕЛЬНЫЕ МХИ, н а с т о я щ и е м х и (Bryopsida, или Musci), класс моховидных. Стебли гаметофоров радиально, редко двусторонне или спирально облиственные. Листья сидячие, цельные, с жилкой или без неё, разнообразны по анатомич. строению. Спорогоны верхушечные или боковые, различны по форме, строению и окраске, ограничены в росте. Состоят из коробочки, ножки и стопы; в стенках коробочки обычно образуются устьица. Л. м.— самый крупный класс моховидных, включающий 3 подкласса: сфагновые, андреевые и бриевые мхи. Иногда выделяют ещё 2 подкласса — буксбаумиевые (Buxbaumiidae) и политриховые (Polytrichidae) мхи. 700 родов, ок. 15 тыс. (по др. данным, до 25 тыс.) видов; в СССР — ок. 1000 видов. Широко распространены в умеренных и холодных зонах обоих полушарий. Отличаются высокой жизненной устойчивостью. Велика фитоценотич. роль Л. м. в растит. сообществах. Они создают рыхлые или плотные покровы, участвуя тем самым в формировании мощных влагоприёмников — болот и замоховелых лесов, существенно влияющих на общую обеспеченность суши влагой. См. рис. 5—9 в табл. 11.

● С а в и ч - Л ю б и ц к а я Л. И., С м и р н о в З. Н., Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи, Л., 1970.

ЛИСТОТЕ́ЛЫ, л и с т о в и д к и (Phylliidae), семейство насекомых отр. привиденьевых. Широкое, уплощённое тело, жилкование и окраска надкрылий у самок придают им сходство с листом растений. Ноги листовидно расширены. Сходство усиливается благодаря покро-

вительственной окраске и поведению. У самок нет второй пары крыльев, они не летают, неподвижно висят на ветках или черешках листьев. Ок. 20 видов, преим. в тропич. Азии.

ЛИТОРА́ЛЬ (от лат. litoralis — береговой), приливо-отливная зона моря, периодически (1 или 2 раза в сутки) заливаемая водой. Для Л. умеренных широт характерны также сильные суточные и сезонные колебания темп-ры, солёности (вблизи стока материковых вод), освещённости. Поэтому Л. населена в осн. эврибионтными донными организмами, способными переносить такие колебания: разнообразными водорослями — макрофитами, гл. обр. фукусовыми, донными диатомовыми водорослями; мидиями, литторинами и др. моллюсками, баланусами и разнообразными бокоплавами из ракообразных, актиниями, мор. звёздами и др. Зимой в холодных р-нах Л. может промерзать — одни животные мигрируют в сублитораль, другие способны выживать в нежизнедеятельном состоянии и даже переносить вмерзание в лёд (см. *Пагон*). Общая биомасса животных и растений достигает на Л. умеренных широт 5—10 кг/м². В высоких широтах Арктики и на побережье Антарктиды Л. почти безжизненна из-за перетирающего действия льдов. Л. тропич. р-нов в верх. горизонтах бедна жизнью вследствие сильной инсоляции и перегрева во время отлива. В ниж. части Л. (и в сублиторали) в тропиках развиваются богатейшие биоценозы коралловых рифов.

В пресных озёрах Л. наз. занятую зарослями макрофитов наиб. богатую жизнью прибрежную зону до глубины 5—7 м. См. *Экологическая зональность водоёмов.*

ЛИТОТРО́ФНЫЕ МИКРООРГАНИ́ЗМЫ, используют неорганич. вещества в качестве окисляемых субстратов — доноров электронов. Различают фото- и хемолитотрофные микроорганизмы. У ф о т о л и т о т р о ф н ы х м и к р о о р г а н и з м о в окисляемый субстрат — мол. водород, соединения серы (пурпурные и зелёные бактерии, нек-рые цианобактерии) или вода (цианобактерии, микроформы водорослей) — служит источником восстановителя, а энергию они получают в результате поглощения света. У х е м о л и т о т р о ф н ы х м и к р о о р г а н и з м о в окисляемый неорганич. субстрат — источник и энергии, и восстановителя. Ими могут служить мол. водород (водородные бактерии), окись углерода (карбоксидобактерии), восстановленные соединения серы (тионовые бактерии), соединения азота (нитрифицирующие бактерии). Окислитель во всех перечисленных случаях — мол. кислород. В анаэробных условиях окислителем могут быть нитрат, нитрит и окислы азота (денитрифицирующие бактерии), сера и (или) сульфат (сульфатвосстанавливающие бактерии), углекислота (метан- и ацетатобразующие бактерии), фумарат и нек-рые др. соединения. Л. м. играют важнейшую роль в природе, замыкая циклы биогенных элементов. Большое значение Л. м. имеют в геологии. Напр., тионовые бактерии обусловливают выщелачивание металлов из горных пород, сульфатвосстанавливающие бактерии участвуют в формировании осадочных отложений серы.

● З а в а р з и н Г. А., Литотрофные микроорганизмы, М., 1972; К о н д р а т ь е в а Е. Н., Хемолитотрофы и метилотрофы, М., 1983.

ЛИТОФИ́ТЫ (от греч. líthos — камень и ...*фит*), п е т р о ф и т ы, растения, произрастающие на камнях, скалах или в их трещинах. Обычно на камне сначала поселяются бактерии и водоросли, затем корковые, или накипные, лишайники, потом листоватые лишайники и мхи, накапливающие слой гумуса, и, наконец,— высшие растения (мн. виды папоротников, овсяницы, колокольчика, из древесных пород — можжевельник и сосна). Под термином «Л.» часто подразумевают лишь растения, поселяющиеся на поверхности камня (т. н. э п и л и т ы), в отличие от активно внедряющихся в камень и разрушающих его (л и т о ф а г о ф и т ы), а также поселяющихся на детрите и первичной почве в углублениях и трещинах скал (х а з м о ф и т ы).

ЛИТТОРИ́НЫ (Littorinidae), семейство морских переднежаберных моллюсков. Эволюция шла по пути приспособления к условиям обитания на литорали (отсюда назв.). Раковина (выс. до 42 мм) овально-конич. формы, обычно гладкая, реже с грубой спиральной скульптурой; окраска пёстрая с белыми или оранжевыми полосами на тёмном фоне, реже одноцветная. Крышечка роговая, спиральная. Ок. 20 видов, в умеренных, реже в холодных и субтропич. морях Сев. полушария. В СССР — 10 видов, в Чёрном, северных и дальневост. морях. Раздельнополы. Кладки слизистые, пелагические, иногда распадаются на отд. капсулы, прикрепляемые к субстрату. Нек-рые яйцеживородящие. Обитают от супралиторали до глубин ок. 50 м, большинство на литорали, на каменистых грунтах и прибрежной растительности (плотность до 100 000 экз./м², при биомассе до 15,5 кг/м²). Молодь Л.— пища прибрежных животных. Промежуточные хозяева нек-рых паразитов. См. рис. 5 при ст. *Брюхоногие.*

ЛИХЕНОЛО́ГИЯ (от греч. leichḗn — лишайник и ...*логия*), раздел ботаники, изучающий лишайники.

ЛИ́ХИИ (*Lichia*), род рыб сем. ставридовых. Дл. до 1 м, обычно 50—60 см. Боковая линия без щитков. Неск. видов, в водах Сев.-Вост. и Юж. Атлантики и в юго-зап. части Индийского ок. В СССР в Чёрном м. изредка встречается обыкновенная Л. (*L. amia*). Прибрежно-шельфовые, пелагич. и придонно-пелагич. рыбы. Образуют небольшие косяки. Хищники. Объект промысла.

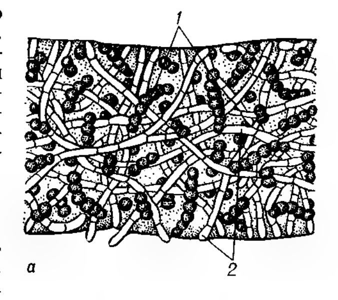
ЛИЦЕВО́Й НЕРВ (nervus facialis), VII пара *черепномозговых нервов*; смешанный нерв.

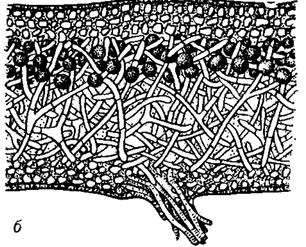
ЛИЧИ́НКА (larva), постэмбриональная стадия индивидуального развития мн. беспозвоночных и нек-рых позвоночных животных (рыб и земноводных), у к-рых запасы питат. веществ в яйце недостаточны для завершения морфогенеза. Л. ведёт самостоят. жизнь, активно питается, растёт и развивается, периодически претерпевая характерную для этой стадии (у членистоногих и нек-рых др. беспозвоночных) линьку, т. е. смену затвердевающей кутикулы, к-рая препятствует росту. Л. обычно имеет провизорные органы, не свойственные взрослой форме, и лишена мн. органов, присущих последней. У мн. животных стадия Л. обусловлена разл. образом жизни на ранних этапах развития и во взрослом состоянии; часто наличие стадии Л. связано со сменой условий обитания во время развития. У морских сидячих или малоподвижных животных плавающая Л. обеспечивает расселение вида (напр., паренхимула, амфибластула губок и планула кишечнополостных, трохофора многощетинковых червей).

Превращение Л. во взрослое животное (метаморфоз) заключается в перестройке организации, тем более глубокой, чем сильнее Л. отличается от взрослого организма. Особенно резкие изменения происходят при метаморфозе Л. ряда беспозвоночных (немертин, иглокожих, насекомых). Напр., у высших насекомых на стадии куколки, следующей за стадией Л., почти все личиночные органы разрушаются, а органы взрослого животного формируются заново из особых зачатков — *имагинальных дисков*. Длительность активной личиночной стадии, напр., у мух и бабочек обычно в пределах 1 мес, у майских жуков 3—4 года, а Л. амбистомы (аксолотль) в обычных условиях вообще не развивается во взрослую форму и способна к размножению (см. *Неотения*). Л. нек-рых групп совр. животных сохраняют черты строения предковых форм. См. табл. на стр. 327.

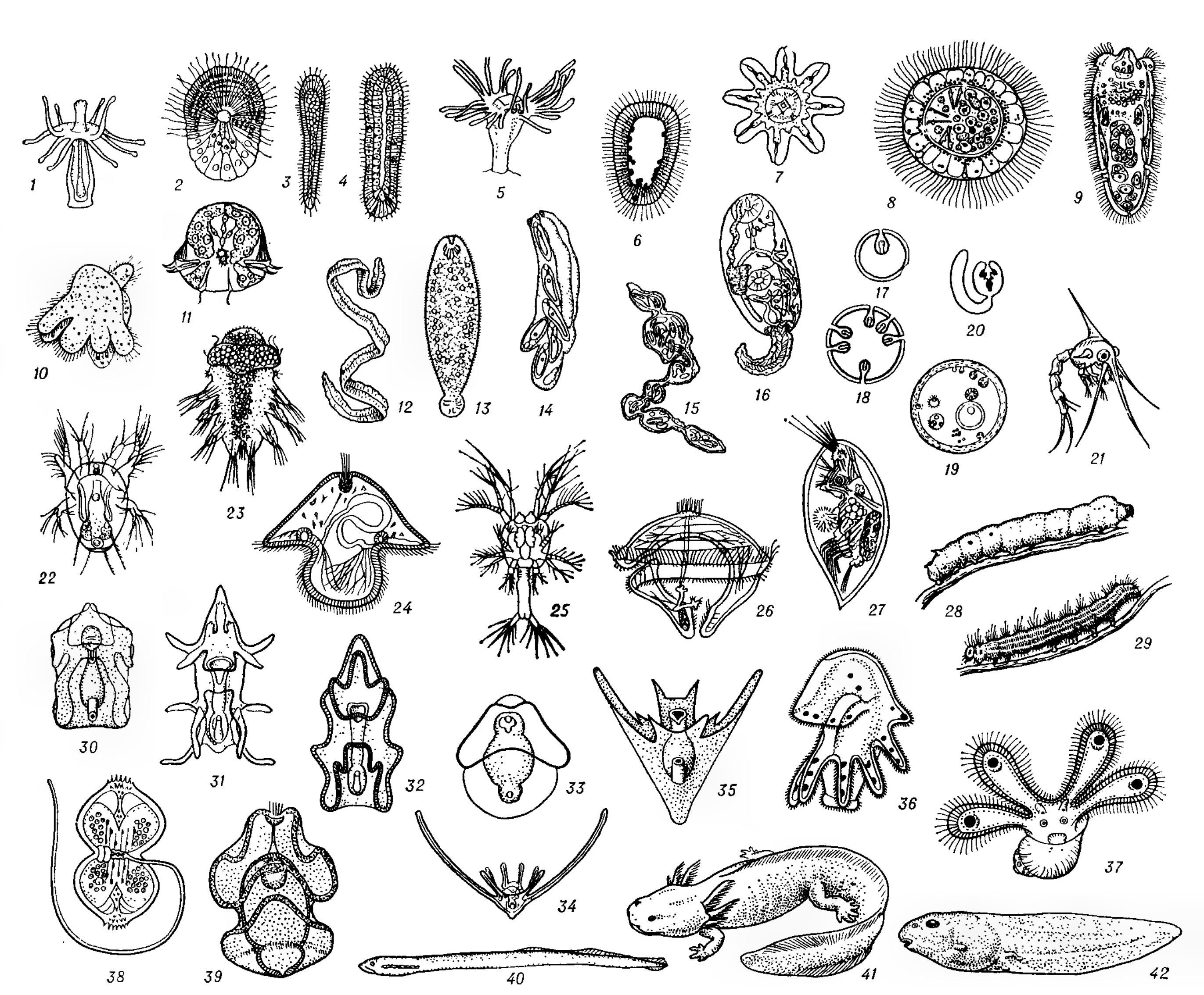
ЛИЧИНКОЕ́ДОВЫЕ (Campephagidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 9—36 см. Клюв у основания расширен и окружён жёсткими щетинками, конец загнут крючком. Ноги короткие, слабые. Крылья острые. Оперение гл. обр. серое, у нек-рых красное или жёлтое. 9 родов с 70 видами, преим. в тропиках Азии, Австралии и Африки; в СССР 1 вид — серый личинкоед (*Pericrocotus roseus*), в Приамурье и Приморье. В осн. лесные, древесные птицы. Гнёзда на деревьях. В кладке 2—5 яиц. Питаются гл. обр. насекомыми, к-рых ловят преим. в воздухе. 2 вида в Красной книге МСОП.

ЛИША́ЙНИКИ (Lichenes), организмы, образованные симбиозом гриба (микобионт) и водоросли (фикобионт); традиционно относятся к низшим растениям. Ранние ископаемые Л. предположительно относят к верх. мелу. Произошли в результате перехода нек-рых представителей разл. групп грибов от гетеротрофного способа питания к использованию продуктов ассимиляции автотрофной водоросли. Долгое время взаимоотношения гриба и водоросли в Л. рассматривали как мутуалистич. симбиоз, в результате к-рого гриб «снабжает» водоросль водой, неорганич. солями, а водоросль «снабжает»





Анатомическое строение таллома лишайников: *а* — поперечный разрез гомеомерного таллома; *б* — поперечный разрез гетеромерного таллома (*1* — клетки водорослей, 2 — гифы гриба).



Личинки и другие стадии индивидуального развития животных: *1* — ползающая актинула гидроида *Tubularia indirisa*; *2* — амфибластула губки *Leucosolenia variabilis*; *3* — паренхимула гидромедузы *Metrocoma annae*; *4* — планула гидроидных; *5* — сцифистома рода *Aurelia*; *6* — целобластула известковой губки рода *Clathrina*; *7* — эфира сцифомедузы; *8* — корацидий рода *Bothriocephalus*; *9* — мирацидий трематод; *10* — мюллеровская личинка турбеллярий; *11* — онкосфера ленточных червей; *12* — плероцеркоид ремнеца *Ligula intestinalis*; *13* — процеркоид широкого лентеца; *14* — редия трематод; *15* — спороциста трематод с развивающимися в ней редиями; *16* — церкария трематод; *17* — цистицерк; *18* — ценур; *19* — эхинококк; *20* — цистицеркоид; *21* — зоеа краба рода *Rhithropanopeus*; *22* — науплиус рачка циклопа; *23* — нектохета многощетинкового червя рода *Nereis*; *24* — пилидий гетеронемертин; *25* — протозоеа креветки рода *Penaeus*; *26* — трохофора многощетинкового червя рода *Polygordius*; *27* — циприсовидная личинка морской уточки; *28* — гусеница тутового шелкопряда (*Bombix mori*); *29* — гусеница кольчатого коконопряда (*Malacosoma neustria*); *30* — аурикулярия голотурий; *31* — бипиннария морской звезды рода *Asterias*; *32* — брахиолярия её же; *33* — диплеурула; *34* — офиоплутеус; *35* — эхиноплутеус; *36* — актинотроха форонид; *37* — велигер; *38* — глохидий; *39* — торнария *Balanoglossus clavigerus*; *40* — пескоройка ручьевой миноги; *41* — аксолотль (личинка тигровой амбистомы); *42* — головастик остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на стадии появления задних конечностей.

гриб органич. веществами. В действительности отношения между грибом и водорослью основаны на паразитизме, особенно сильном со стороны гриба, к-рый использует также отмершие клетки водоросли, являясь в данном случае сапротрофом. Гриб, образующий Л., как правило, не проявляет избирательной способности по отношению к водорослям, но не каждая водоросль может существовать в тесном контакте с грибом и при этом нормально жить и развиваться. Фикобионтами нек-рых Л. являются строго определённые водоросли, иногда у одного и того же вида Л. обнаруживают разные виды водорослей. Форма тела Л. весьма своеобразная, отличающаяся от свободноживущих грибов и водорослей; специфичны и физиолого-биохимич. процессы Л. (напр., водоросли в слоевище Л. способны переносить длительное высушивание). Вегетативное тело Л. — таллом — образовано переплетением грибных гиф и клетками водоросли, либо разбросанными среди гиф по всей толще таллома (гомеомерный таллом), либо образующими дифференцированный слой (гетеромерный таллом). Разнообразна окраска (белый, серый, серо- или жёлто-зелёный, оранжевый, коричневый, чёрный и др.) и форма Л.: в виде тонкой или толстой корочки (накипные, или корковые, — леканора, аспицилия), листовидной пластинки (листоватые — коллема, ксантория, пельтигера), прямостоячего кустика или повисающей бороды (кустистые — сферофорус, уснея). Размножаются Л., подобно грибам, спорами, к-рые образуются на верхушках базидий или в асках, расположенных в плодовых телах — перитециях и апотециях. Апотеции диско- или бокаловидной формы, либо целиком образованы грибными гифами (лецидеевого или биаторового типа), либо в их края заходят водоросли (леканорового типа). Перитеции кувшинообразной формы. Вегетативное размножение соредиями и изидиями. Относительно систематич. положения Л. нет единого мнения. Одни исследователи классифицируют их в единой системе с грибами,

другие — рассматривают их как самостоят. систематич. группу — отдел в царстве растений. При этом классификации Л. строятся на основе признаков микобионта, особенностях строения и развития их плодовых тел. 2 класса — сумчатые Л. (Ascolichenes) и базидиальные Л. (Basidiolichenes). В классе сумчатых Л. 2 подкласса — пиренокарповые Л. (Pyrenocarpeae) с плодовыми телами перитециями и гимнокарповые Л. (Gymnocarpeae) с плодовыми телами апотециями. В первом подклассе 1 порядок — пиренокарповые (Pyrenocarpales); во втором, в зависимости от строения апотециев, 4 порядка: калициевые (Caliciales), артониевые (Arthoniales), графидовые (Graphidales) и круглоплодные (Cyclocarpales). Св. 400 родов, ок. 26 тыс. видов. Распространены Л. широко, особенно велика их роль в растит. покрове тундровых, лесотундровых и лесных экосистем. Л. не являются паразитами деревьев, но могут причинять им косвенный вред, т. к. в талломе Л. часто поселяются насекомые-вредители. Л. богаты химич. веществами, из к-рых ок. 300 специфичны для них (т. н. лишайниковые к-ты, нек-рые из них обладают антимикробными свойствами). Л. участвуют в химич. выветривании пород; используются для получения антибиотиков (алектория, цетрария, кладония, пармелия, уснея, эверния), ароматич. веществ и фиксаторов запахов (лобария, эверния), изредка как красители шерсти. Л. чувствительны к загрязнению атмосферы, погибают при высоком содержании в воздухе двуокиси серы и др. загрязнителей; при этом степень чувствительности варьирует у разных видов, поэтому их используют (мн. виды рода уснея) в качестве биоиндикаторов степени загрязнённости окружающей среды (лихеноиндикация). Л. используют в геологии для определения возраста ледниковых морен, горных обвалов, т. к. возраст их талломов нередко насчитывает неск. сотен и тысяч лет. Л.— осн. корм северных оленей (олений мох, исландский мох, нефрома). 29 видов Л. в Красной книге СССР. Наука о Л. наз. лихенологией. См. табл. 10.

● Определитель лишайников СССР, в. 1—5, Л., 1971—78.

ЛИША́ЙНИЦЫ (Lithosiidae), семейство бабочек; иногда рассматривается как подсем. медведиц. Крылья в размахе 25—55 мм, передние узкие, обычно серые, жёлтые, изредка чёрные, рисунок чаще из точек или продольных полос; задние широкие, однотонные. Активны, как правило, в сумерках и ночью. Гусеницы с волосистыми бородавками; большинство питается лишайниками (отсюда назв.); окукливание в коконе. Зимуют гусеницы, редко — куколки. Ок. 1000 видов, преим. в тропич. лесах. В СССР — до 60 видов, гл. обр. в лесной зоне. Часто встречаются Л. четырёхточечная (*Lithosia quadra*) и Л. тёмная (*Atolmis rubricollis*). См. рис. 20 в табл. 27.

ЛОБА́Н (*Mugil cephalus*), самая крупная рыба из сем. кефалевых. Дл. до 90 см, масса до 6,7 кг. Жировые веки доходят до зрачков. Кишечник длинный, пилорич. придатков 2. По бокам тела 12 буроватых полос. Обитает в тропич. и субтропич. морях всего мира, в СССР — в Чёрном и Азовском, реже в Японском морях, вселён в Каспийское м., есть в оз. Палеостоми (Колхидская низм.). Питается планктоном и обрастаниями. Половая зрелость на 6—8-м году (в тропиках раньше). Нерест в июне — сентябре. Плодовитость 2—7,2 млн. икринок. Икра пелагическая. Ценная промысловая рыба. См. рис. 2 при ст. *Кефалеобразные*.

ЛОБА́РИЯ (*Lobaria*), род лишайников сем. стиктовых (Stictaceae) порядка круглоплодных (Cyclocarpales). Таллом листоватый, диам. 5—30 см, с широкими лопастями, сверху с характерным сетчатым рисунком, снизу с короткими реснитчатыми ризоидами, местами голый. Ок. 70 видов, гл. обр. в тропич., субтропич. и теплоумеренных областях земного шара, особенно в океанич. р-нах; в СССР — 18 видов, гл. обр. на Д. Востоке. Растут на стволах и ветвях деревьев, реже на скалах. Наиб. известна Л. лёгочная (*L. pulmonaria*). Используют в парфюмерной пром-сти как источник ароматич. вещества.

ЛОБЕЛИ́Н, основной алкалоид, содержащийся в растениях рода лобелия сем. колокольчиковых; производное пиперидина. Стимулирует дыхание. Гидрохлорид Л. применяется в медицине.

ЛО́БИЯ, культурное растение из рода долихос; на Кавказе Л. нередко называют фасоль и коровий горох (*Vigna sinensis*). Иногда это растение выделяют в самостоят. род Л. (*Lablab*).

...ЛОГИЯ (от греч. lógos — слово, учение), часть сложных слов, означающая: учение, наука (или её раздел), знание, напр. биология, гистология, цитология.

ЛО́ГОВО, логовище, место долговременного отдыха, спячки или выведения детёнышей у нек-рых млекопитающих. В отличие от норы, расположено на поверхности, обычно в укромном месте. Л. устраивают шакал, лисицы, волки, гиены, тигр, лев, кабаны, нек-рые литофильные тюлени. Л. медведей наз. берлогой.

ЛОДИ́КУЛА (lodicula), плёночка в цветках большинства злаков (располагаются обычно по две, редко по три в цветке). Во время цветения набухают и способствуют раскрыванию цветка. Часто рассматриваются как рудимент околоцветника или его внутр. круга. См. рис. при ст. *Злаки*.

ЛОЖНОНО́ГИЕ, удавовые (Boidae), семейство змей. Самые крупные совр. змеи. Дл. до 10 м (наиб. крупная измеренная анаконда — 11 м 43 см). Сохраняют рудименты таза и бедренной кости и когтевидные остатки задних конечностей. Зубы на верхнечелюстной, зубной, крыловидной, нёбной, а иногда и на межчелюстной костях. 7 подсем., в т. ч. удавы, питоны и удавчики (Erycinae), 25 родов, 80 видов, в тропиках и субтропиках всех континентов. В СССР — 4 вида удавчиков (род *Eryx*), в пустынях и горах Ср. Азии, Казахстане и на Кавказе. Наземные и древесные формы. Питаются гл. обр. млекопитающими. На человека нападают редко. Добычу обвивают кольцами тела и душат (отсюда назв.). Яйцекладущие (питоны), в ср. до 50 яиц, или яйцеживородящие (удавы), рождают от 3 до 64 детёнышей. 7 видов, 4 подвида в Красной книге МСОП, 1 вид в Красной книге СССР. См. рис. 8, 9 в табл. 43.

ЛОЖНОПРО́ВОЛОЧНИКИ, личинки жуков сем. чернотелок и пыльцеедов. Дл. до 50 мм. Тело жёлтое или тёмнобурое, цилиндрическое или с плоской брюшной поверхностью, сильно хитинизированное сверху и в меньшей степени снизу. Внешне похожи на проволочников. Развиваются в почве, гнилой древесине, грибах, а также в пищ. продуктах. Мн. виды сильно повреждают подземные части растений (злаков, сах. свёклы и др.), а также высеянные семена, молодые всходы полевых культур и продукты на складах.

ЛОЖНОСЛО́НИКИ (Anthribidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. от 1,7 до 40 мм. Похожи на долгоносиков, от к-рых отличаются неколенчатыми усиками и короткой плоской головотрубкой. Ок. 2200 видов, распространены широко, но преобладают в тропиках; в СССР — ок. 20 видов. Жуки живут на травянистых растениях и стволах деревьев, личинки большинства видов развиваются в гнилой древесине, напр. беловатого Л. (*Anthribus albinus*) дл. 7—10 мм, а также в завязях и плодах; нек-рые Л. из рода *Brachytarsus* хищничают, поедая яйца червецов и щитовок. См. рис. 14 в табл. 29.

ЛОЖНОЩИТО́ВКИ, несколько родов (*Eulecanium*, *Coccus* и др.) насекомых сем. Coccidae из группы щитовок. Самки бескрылы, часто полушаровидные, с выпуклой, уплотнённой или покрытой неотделимым от тела восковым образованием спиной (отсюда назв.); самцы крылатые. Встречаются на всех континентах. В СССР — ок. 40 видов, многие завезены из юж. областей. Обитают в осн. на деревьях и кустарниках, нек-рые, в т. ч. яблоневая Л. (*E. mali*) и мягкая Л. (*C. hesperidum*), вредят плодовым, декор. и лесным породам, оранжерейным растениям.

ЛО́ЖНЫЕ ВАМПИ́РЫ, вампиры (*Vampyrum*), род амер. листоносов. Единств. вид — *V. spectrum*. Дл. тела 12,5—13,5 см. Хвоста нет. Носовой листок большой, поднят вверх. Распространён в Центр. и Юж. Америке (от Ю. Мексики до 14° ю. ш. в Перу и Боливии), а также на о. Тринидад. Всеядные (плоды, насекомые, мелкие позвоночные).

Вампирами наз. также летучих мышей сем. десмодовых, действительно питающихся кровью теплокровных животных.

ЛО́ЖНЫЕ ПОДКОВОНО́СЫ (Hipposideridae), семейство летучих мышей. Близки к подковоносам, с к-рыми Л. п. иногда объединяют в одно семейство. На конце морды — голые кожистые образования. 8—9 родов, ок. 60 видов, в Юж. Азии, Африке, на Мадагаскаре, в Австралии, на о-вах Океании. 1 вид в Красной книге МСОП.

ЛО́ЖНЫЕ СКОРПИО́НЫ, ложноскорпионы (Pseudoscorpiones, или Chelonethi), отряд паукообразных. Дл. 1—7 мм. Головогрудь покрыта цельным щитом с 1—2 парами боковых глаз. Брюшко широкое. На небольших клешневидных хелицерах открываются протоки грудных паутинных желёз. Педипальпы массивные, клешневидные, как у скорпионов (отсюда назв.), у нек-рых видов — с ядовитыми железами; служат для схватывания добычи. Дыхание трахейное. Осеменение сперматофорами наружно-внутреннее. Яйца развиваются в выводковых камерах. на теле самки. Ок. 2000 видов. Распространены повсеместно, но гл. обр. в тропиках и субтропиках. Живут скрытно в растит. опаде, в почве, гнилой древесине. Ряд видов — постоянные обитатели пещер, жилищ человека и хоз. построек. См. рис. 6 при ст. *Паукообразные*.

ЛОКОМО́ЦИЯ (от лат. locus — место и motio — движение), передвижение, разновидность движений животных и человека, связанная с активным перемещением в пространстве. К Л. относятся плавание, полёт, разл. виды наземного передвижения. В водной среде Л. осуществляются с помощью разнообразных греб-

ных устройств (от волосков и жгутиков до видоизменённых конечностей водных черепах, водоплавающих птиц и ластоногих), изгибаниями всего тела (большинство рыб, хвостатых земноводных и др.), реактивным способом — выталкиванием воды из полостей тела (медузы, головоногие моллюски и др.). Л. в воздухе — полёт — свойственна большинству высших насекомых, птиц и нек-рым млекопитающим (летучие мыши). Передвижение по воздуху летучих рыб, лягушек, нек-рых ящериц, белок-летяг и др. представляет собой удлинённый планирующий прыжок, осуществляемый при помощи таких поддерживающих приспособлений, как удлинённые грудные плавники, межпальцевые перепонки, складки кожи и др. Л. на поверхности твёрдого субстрата включает такие формы, как ходьба, бег, прыжки, ползание, лазание, скольжение. Для мелких форм таким субстратом может служить водная поверхность. Многообразны способы Л. животных, обитающих в почве и в др. плотных средах (ткани растений, грунт водоёмов и др.). Изменение типов Л. связано с совершенствованием двигат. аппарата, сенсорных систем и особенно нервной системы. С развитием жёсткого скелета и поперечнополосатой мускулатуры у позвоночных произошло усложнение нервной системы, возросло разнообразие движений, расширились жизненные возможности организмов. Исключительно важную роль сыграло изменение Л. в процессе превращения обезьяны в человека. Лазание по деревьям способствовало формированию хватательных органов — рук, переход к прямохождению освободил их для использования в качестве органов труда. Овладение новыми формами Л.— сложный процесс формирования новых условнорефлекторных связей и их закрепления. Большое значение имеют проприоцепторы, сигнализирующие о направлении, величине и скорости совершающегося движения и активирующие рефлекторные дуги в разных частях нервной системы, взаимодействие к-рых обеспечивает координацию движения. В осуществлении всех сложных двигат. реакций позвоночных участвует спинной мозг. Большая роль в управлении Л. принадлежит ретикулярной формации, вестибулярным и красным ядрам мозга и мозжечку. У приматов и человека всеми двигат. актами организма управляет кора больших полушарий.

● Бернштейн Н. А., Очерки по физиологии движений и физиологии активности, М., 1966; Гранит Р., Основы регуляции движений, пер. с англ., М., 1973; Суханов В. Б., Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод, М., 1966; Гамбарян П. П., Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения, Л., 1972; Батуев А. С., Таиров О. П., Мозг и организация движений, Л., 1978.

ЛО́КУС (от лат. locus — место), местоположение определённого гена (его аллелей) на генетич. или цитологич. карте хромосомы. Иногда термин «Л.» неоправданно используют как синоним термина «ген».

ЛОПАСТЕПЁРЫЕ РЫ́БЫ (Sarcopterygii), подкласс костных рыб. Известны с нижнего девона. Родственны лучепёрым рыбам. Хорда сохраняется, тела позвонков, если есть, то в виде колец, полуколец, или дисков. Верхнечелюстная дуга сочленяется с черепом (амфистилия) или сливается с ним (аутостилия). Чешуя космоидная. Есть хоаны. Парные плавники с мясистой лопастью, покрытой чешуями, или жгутиковидные, 2 спинных плавника. Хвостовой плавник гетероцеркальный (ископаемые) или дифицеркальный. Есть плават. пузырь и клоака, открывающаяся между основаниями брюшных плавников, спиральный клапан кишечника и артериальный конус сердца. 2 инфракласса (надотряда): кистепёрые рыбы и двоякодышащие рыбы; 7 совр. видов.

ЛОПА́ТКА (scapula), парная кость плечевого пояса позвоночных. Возникает у рыб как окостенение проксимальной части спинного отдела первичного плечевого пояса. У наземных позвоночных обычно сильно разрастается. У высших млекопитающих (сумчатые, плацентарные) Л.— плоская треугольная кость, прилегающая к боковой или задней (у человека) поверхности грудной клетки. Наруж. поверхность Л. несёт высокий гребень (ость), заканчивающийся вентрально-плечевым отростком (акромионом), сочленяющимся с ключицей. Л. вместе с коракоидом, а у высших млекопитающих самостоятельно, образует суставную впадину, служащую для сочленения с плечевой костью.

ЛОПАТОНО́ГИЕ, лад ь е н о г и е (Scaphopoda), класс морских раковинных моллюсков. Известны с ордовикского периода. Дл. от 1,5 мм до 15 см, тело двусторонне-симметричное. Нога (у нек рых редуцирована) обычно снабжена придатками в виде пары боковых лопастей либо зубчатого диска и приспособлена к рытью в грунте. Раковина длинная, трубчатая, слегка изогнута (похожа на бивень слона) или слегка вздутая посредине, с широким круглым устьем на переднем крае и маленьким отверстием на вершине. На голове рот и многочисл. нитевидные придатки (каптакулы), служащие для поиска и захвата пищи. Глотка с челюстью и радулой (5 зубов в каждом сегменте). Глаз нет. Жабры редуцированы. Кровеносная система лакунарного типа, циркуляция крови происходит благодаря ритмич. сокращениям ноги. 2 отряда, 26 родов, ок. 1000 видов. Распространены широко, гл. обр. в тропич. морях; в морях СССР — неск. видов. Обитающий в сев. морях *Antalis entalis* иногда образует на песчаных грунтах значит. скопления. Раздельнополые, оплодотворение наружное. Личинка плавающая (стенокалимма), опускается на грунт через 5—6 дней. Л.— типичные обитатели мор. дна, ведут роющий образ жизни; питаются преим. фораминиферами. См. рис. 15 в табл. 31.

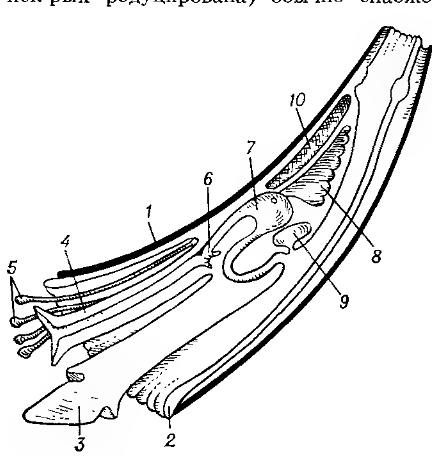


Схема организации лопатоногих: *1* — раковина; *2* — мантия; *3* — нога; *4* — ротовая трубка; *5* — ловчие щупальца; *6* — радула; *7* — желудок; *8* — печень; *9* — почка; *10* — гонада.

ЛОПАТОНО́СЫ (*Scaphirhynchus*), род пресноводных рыб сем. осетровых. Длинный хвостовой стебель одет, как панцирем, костными пластинками. Дл. ок. 60—90 см (редко до 130 см), масса 2—3 кг (редко до 4,4 кг). 2 вида, в Сев. Америке (басс. р. Миссисипи): обыкновенный Л. (*S. platyrhynchus*) и белый Л. (*S. albus*), к-рый населяет гл. обр. низовье р. Миссури. Бентофаги. Белый Л.— в Красной книге МСОП. В СССР близкий род — *лжелопатоносы*.

ЛОПУ́Х (*Arctium*), род трав сем. сложноцветных. Двулетники; в первое лето развивается корень и розетка листьев, на след. год — стебель с листьями и шаровидными корзинками. Жёсткие листочки обёртки оканчиваются крючочком; по созревании плодов корзинки легко отламываются, прицепляются к шерсти животных, одежде людей и т. о. распространяются (поэтому Л. часто наз. репейником, как и др. растения с цепляющимися корзинками). Ок. 10 видов, в умеренном поясе Евразии; в СССР 6—8 видов. Преим. рудеральные и сорные растения. Виды Л.— лекарств. растения. Молодые корни и побеги съедобны. Медоносы.

ЛО́РИ (Loriinae), подсемейство попугаеобразных. Мясистый язык со щёточкой, образованной тонкими щетинками (отсюда назв. щёткоязычные попугаи—Trichoglossinae), к-рая позволяет легко собирать цветочную пыльцу и нектар с цветков, гл. обр. эвкалиптов. 61 вид, от Филиппинских о-вов до Юж. Австралии и Тасмании, а также в Полинезии. Гнездятся в дуплах. См. рис. 6,7 в табл. 47.

ЛО́РИЕВЫЕ (Lorisidae), семейство полуобезьян. Ископаемые (напр., индралори) известны из плиоцена Индии. Дл. тела от 22—26 до 35—40 см. Хвост короткий (скрыт в густом волосяном покрове) или длинный, может отсутствовать. Кисти и стопы хватательные. Глаза очень большие, у нек-рых окаймлены чёрными кругами и разделены белой полосой, отчего мордочки таких Л. напоминают маску клоуна (возможно, отсюда назв. от устаревшего голл. loeris — клоун). 2 подсем.: галаговые и лориевые лемуры, или собственно Л. (Lorisinae), 11 видов. Все 4 рода собственно Л. обитают в тропич. лесах: тонкие лори (*Loris*) — в Юж. Индии и в Шри-Ланке, толстые лори (*Nycticebus*) — в Юго-Вост. Азии (до Филиппин), обыкновенные потто (*Perodicticus*) и калабарские потто (*Arctocebus*) — в Экв. Африке. Образ жизни ночной, гл. обр. древесный. Медленно передвигаются, крепко обхватывая ветви пальцами конечностей то одной, то другой стороны тела (толстые лори), иногда спиной вниз (калабарские потто). Часто висят вниз головой, зацепившись стопами за ветки. Днём спят в дуплах или в густой листве. Всеядные. Живут небольшими группами (тонкие лори), в одиночку или парами (толстые лори). Отличаются тонким слухом. Обмениваются звуковыми сигналами: низкое ворчание, высокое щебетание, чистый свист (особенно у самок в период размножения). Рождают 1—2 детёнышей, к-рые через сутки после рождения могут сами цепляться за ветки. Неволю переносят плохо. См. рис. 9—11 в табл. 55.

ЛОСОСЁВЫЕ (Salmonidae), семейство проходных и пресноводных рыб отр. лососеобразных. В спинном плавнике менее 17 лучей, есть жировой плавник. Яйцеводы недоразвиты, икра по мере созревания выпадает в полость тела. 6 родов: тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*) — чавыча, кета, горбуша, кижуч, нерка, сима; настоящие, или благородные, лососи (*Salmo*) — сёмга, кумжа, ишхан, лосось Кларка; гольцы; таймени; охридские лососи (*Salmothymus*); ленки. Размножаются Л. только в пресных водах (проходные формы периодически входят для нереста в реки). В нерестовый период приобретают брачный наряд, более выраженный у самцов (видовой признак). Тихоокеанские и нек-рые др. лососи нерестятся раз в жизни и после нереста гибнут. Плодовитость Л. относительно невысокая. Мн. Л. строят гнёзда в песчаном, галечном или каменистом грунте. Ряд проходных Л. образует жилые и карликовые пресноводные формы. Есть сезонные формы, различающиеся сроками хода на нерест, размерами, плодовитостью. Л.— важный объект промысла, акклиматизации и разведения. Численность их сокращается. 11 видов и подвидов Л. в Красной книге МСОП; 1 вид и 1 подвид в Красной книге СССР. См. рис. 1—23 в табл. 34.

ЛОСОСЕОБРА́ЗНЫЕ (Salmoniformes), отряд костистых рыб. Известны с мелового периода. Древняя группа, исходная для большинства костистых рыб. Близки к миктофообразным, ранее их сближали с сельдеобразными. Дл. от 2,5 см до 1,5 м. Осевой скелет и череп часто окостеневают не полностью. Край верх. челюсти образован предчелюстными и верхнечелюстными костями. Открытопузырные. Плавники без колючек. Брюшные плавники из 7—15 лучей, спинной плавник один, позади него у многих есть жировой плавник. Чешуя циклоидная. Боковая линия хорошо развита. 27 сем., в т. ч. лососёвые, сиговые, хариусовые, корюшковые, саланксовые (Salangidae), серебрянковые, щуковые, умбровые, даллиевые, галаксиевые (Galaxiidae), гоностомовые (Gonostomatidae), гладкоголовые и др. Пресноводные, проходные, морские прибрежные и глубоководные рыбы. Живут в холодных, умеренных и тропич. водах басс. Мирового ок., в Сев. и Юж. полушариях. В водах СССР — представители 16 сем.: в пресных водах и у берегов — лососёвые, сиговые, хариусовые, корюшковые и саланксовые; в глубоких водах Охотского и Берингова м., в Тихом ок. у Камчатки и Курильских о-вов — виды батилаговых (Bathylagidae), стомиевых (Stomiatidae), гладкоголовых. Мн. Л.— важный объект промысла, искусств. воспроизводства и охраны, акклиматизации, разведения и спортивного лова. См. табл. 34.

ЛО́СО́СЬ КЛА́РКА (*Salmo clarkii*), проходная рыба семейства лососёвых. Дл. до 76 см, масса до 6—8 кг. На голове, теле и плавниках тёмные пятна, на «горле» красное пятно. Обитает по амер. побережью от Аляски до Калифорнии. Дальних миграций не совершает. Половой зрелости достигает на 4—5-м году жизни. Нерест с декабря по май. Молодь живёт в реке 2—3 года, в море — год и более. Образует жилые формы. 7 подвидов в Красной книге МСОП.

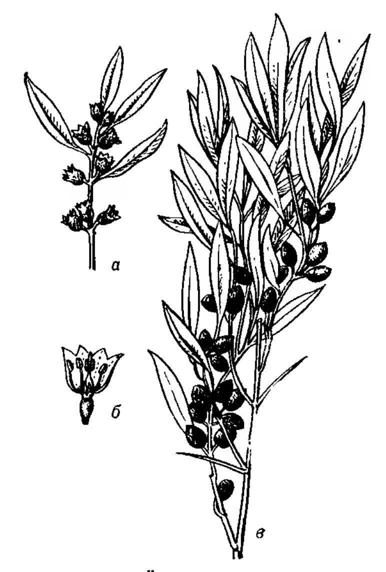
ЛОСЬ, сохатый (*Alces alces*), самый крупный вид оленевых. Голова крупная, с мясистой верх. губой. У самцов на горле свисает покрытый волосами кожный вырост — «серьга», рога граблевидные или лопатообразные. Окраска зимой кофейно-бурая, летом темнее, ноги белые. Дл. тела до 3 м, выс. в холке до 2,3 м, масса до 570 кг. Обитает в лесной зоне Евразии и Сев. Америки. В Зап. Европе истреблён в ср. века. В плейстоцене и голоцене жил на Кавказе и Камчатке, вновь проник туда в 60-х гг. 20 в. В 1-й пол. 19 в. ареал Л. резко сократился, преим. из за промысла. Во 2-й пол. 20 в. численность Л. возросла, ареал восстанавливается. Длинные ноги позволяют Л. передвигаться в глубоком снегу, болотах. Зимой питается побегами и корой ив, осины, рябины, сосны, летом — травами. Держится поодиночке или группами по 5—8 (редко до 20) голов. Спаривается в сентябре, лосят в помёте 1—2. Рога опадают в декабре, новые вырастают к августу. Л.— ценное промысловое животное (отстрел по лицензиям). В СССР проводятся работы по одомашниванию Л. См. рис. 8, 9 при ст. *Оленевые*.

● Филонов К. П., Лось, М., 1983.

ЛО́ТОСОВЫЕ, порядок (Nelumbonales) и единств. семейство (Nelumbonaceae) двудольных растений. Внешне сходны с кувшинковыми, но резко отличаются от них строением пыльцевых зёрен, гинецея и др. Систематич. положение и происхождение Л. не вполне ясны, возможно, Л. и кувшинковые имеют общего предка. В сем. Л. 1 род — лотос (*Nelumbo*), крупные многолетние водные (иногда земноводные) травы с сильно развитым корневищем. Листья надводные (крупные, щитовидные, длинночерешковые, высоко поднимающиеся над водой), плавающие (округлые, плоские) и подводные (сидячие, чешуевидные). Ткани с большими воздухоносными полостями. Цветки крупные, диам. до 30 см, одиночные, обоеполые, на длинных цветоножках. Лепестки и тычинки многочисленные. Плод — многоорешек. 2 вида. Лотос орехоносный (*N. nucifera*) — в Юго Вост. Азии, Сев.-Вост. Австралии и на Ю. Европы; в СССР — на Д. Востоке, в Закавказье и в дельте Волги (где его наз. каспийским лотосом), редкий реликтовый вид, в Красной книге СССР. Семена сохраняют всхожесть до неск. тыс. лет. Лотос жёлтый (*N. lutea*) — на Атлантич. побережье Сев. и Центр. Америки, на Гавайских, Б. и М. Антильских о-вах и на о. Ямайка. Оба вида — пищевые, лекарств. и культовые растения; древняя культура Юж. и Юго Вост. Азии, а также амер. индейцев. В ископаемом состоянии Л. известны с мела, были широко распространены в третичном периоде. Т. н. лотос египетский — растение из рода *кувшинка*. См. табл. 14.

ЛОФОФО́РА (*Lophophora*), род растений сем. кактусовых. Стебли шаровидные, диам. 6—13 см, без колючек, с широкими округлыми рёбрами, несущими небольшие бугорки. Цветки дл. 1,25—2,5 см, розовые, белые, жёлтые. 3—4 вида, на юге США и в Мексике (на выс. 1600—2100 м). Л. Уильямса, или пейот, пейотл (*L. williamsii*), в стебле и реповидном корне содержит алкалоиды (мескалин, лофофорин и др.), вызывающие зрительные и звуковые галлюцинации. См. рис. при ст. *Кактусовые*.

ЛОХ, джида, пшат (*Elaeagnus*), род деревьев или кустарников сем. лоховых. Листья эллиптич. до линейных, серо-зелёные, снизу часто серебристые от покрывающих их чешуек. Цветки с сильным запахом, собраны по три в пазухах листьев, полигамные, энтомофильные. Плод костянковидный, мучнистый. Ок.



Лох узколистный: *а* — ветвь с цветками; *б* — цветок в разрезе; *в* — ветвь с плодами.

50 видов, гл. обр. в Японии, Китае и на Ю. Европы; по одному виду — в Канаде и Австралии. В СССР 8 видов, в Ср. Азии и на Кавказе, в т. ч. Л. остроплодный (*E. oxycarpa*) и Л. восточный (*E. orientalis*); растут по берегам и в долинах рек, в тугаях. Как декоративное и камеденосное растение возделывают Л. узколистный (*E. angustifolia*). Размножаются семенами и корневыми отпрысками, укоренением опавших ветвей, в культуре — отводками и черенками. Газо-, дымо-, соле- и засухоустойчивы. Плоды съедобны; распространяются водой и птицами; служат зимним кормом для фазанов и др. Экстракт из плодов (пшатин) — лекарств. средство; камедь используют при изготовлении таблеток. Медоносы.

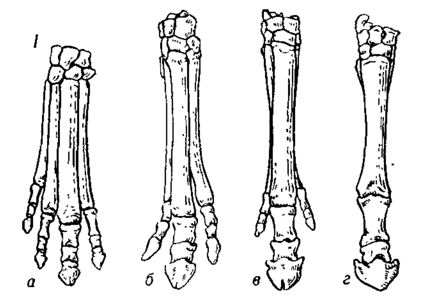
ЛО́ХОВЫЕ, порядок (Elaeagnales) и единств. семейство (Elaeagnaceae) двудольных растений. Кустарники, часто колючие, и небольшие деревья. Молодые побеги, листья и цветки густо покрыты щитовидными чешуйками или звездчатыми волосками. Листья цельные. Цветки б. ч. безлепестные, с гипантием, в коротких колосовидных соцветиях или по 1—3 в пазухах листьев. Характерен нектарный диск в виде железистых выростов. Л.— ветро- или насекомоопыляемые растения. Плод костянковидный, сочный или сухой и мучнистый. Корень образует корневые клубеньки с азотфиксирующими бактериями. 3 рода, св. 50 видов, гл. обр. в умеренных и субтропич. поясах Сев. полушария, неск. видов в тропич. Азии и в Австралии. В СССР 2 рода — лох и облепиха. Ряд видов разводят как декоративные и ради съедобных плодов.

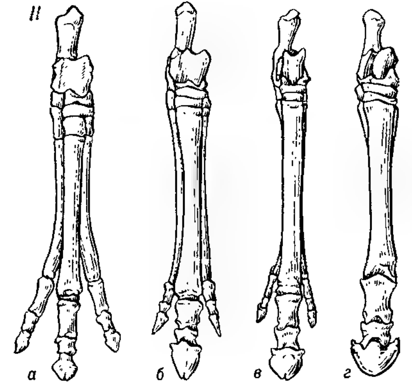
ЛО́ЦМАН (*Naucrates ductor*), рыба сем. ставридовых. Дл. до 70 см. Костных щитков вдоль боковой линии нет. На хвостовом стебле кожистые кили. В тропич. и субтропич. водах всех океанов; в СССР — изредка в Чёрном м. Пелагич. рыба открытых вод. Л. образуют группы, держатся около крупных акул, дельфинов, черепах, совершают с ними далёкие миграции. Нерест в открытом море. Питается мелкой рыбой, ракообразными, возможно, остатками пищи хозяев. См. рис. 4 в табл. 35.

ЛО́ШАДИ, настоящие лошади (*Equus*), род лошадиных. Дл. тела до

2,8 м, выс. в холке до 1,5 м. Конечности длинные; развит только средний (третий) палец с прочным роговым чехлом — копытом — приспособление к быстрому бегу по плотному грунту. Тело покрыто короткими густыми волосами; на верх. стороне шеи и на конце хвоста (у нек-рых — на всём его протяжении) волосы длинные. 8 видов: квагга, горная зебра, бурчеллова зебра, зебра Грэви (подрод зебр), дикий осёл, кулан, лошадь Пржевальского и тарпан; в СССР — 1 вид (кулан). В диком состоянии — в Азии и Африке, в Европе истреблены к кон. 19 в. Обитают в степях, пустынях и полупустынях. Держатся обычно табунами. 5 видов и 2 подвида в Красной книге МСОП и 1 подвид в Красной книге СССР. Домашняя Л. распространена широко (св. 200 пород); родоначальник её — тарпан. См. рис. при ст. *Непарнокопытные*.

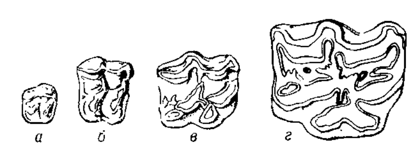
ЛОШАДИ́НЫЕ (Equidae), семейство непарнокопытных. Известны с эоцена Сев. Америки. Древнейший представитель — эогиппус (*Eohippus*), или гиракотерий, был размером с лисицу, с четырёхпалыми передними конечностями; коренные зубы сходны с зубами кондилартр. В палеогене Л. жили в лесных зарослях или среди влажных лугов. В конце олигоцена в связи с развитием лесостепных пространств типа саванн одни Л. перешли





Эволюция конечностей лошадиных: I — передняя конечность, II — задняя конечность; *а* — эогиппус; *б* — миогиппус; *в* — мерикгиппус; *г* — лошадь (*Equus*).

к обитанию на сухих открытых местах, другие (*Anchiterium*) остались в прежних, сохраняя архаичные признаки, и вымерли в неогене, не оставив потомков. У Л., обитавших в саваннах, установлен филогенетич. ряд предков: орогиппус



Эволюция зубов лошадиных (правого верхнего зуба): *а* — эогиппус; *б* — мезогиппус; *в* — мерикгиппус; *г* — лошадь.

(*Orohippus*) → эпигиппус (*Epihippus*) → мезогиппус (*Mesohippus*) → миогиппус (*Miohippus*) → мерикгиппус (*Merychippus*) → плиогиппус (*Pliohippus*) → лошади (единственный современный род). В этом ряду шло увеличение размеров тела, удлинение и выпрямление конечностей, редукция боковых пальцев (у рода лошадей от II и IV пальцев сохранились только рудименты—грифельные косточки), уменьшение клыков, усложнение строения жеват. поверхности коренных зубов, возникновение постоянного роста зубов (гипсодонтия). В верхнем миоцене отделилась боковая ветвь — гиппарионы, вымершая в плейстоцене. В разное геол. время Л. неоднократно проникали в Евразию. Предки настоящих лошадей (*Equus*) проникли в Вост. полушарие в позднем плиоцене и в разных частях обширного ареала дали начало совр. видам лошадей. Ископаемые остатки Л. используют для определения возраста континентальных отложений кайнозоя. Изучение палеонтологии Л., основополагающий вклад в к-рую внёс В. О. Ковалевский,— классич. пример реконструкции конкретных путей эволюции большой группы животных.

● Ковалевский В. О., Собр. науч. трудов, т. 2, М., 1956; Simpson G. G., Horses, N. Y., 1951.

ЛОШАДИ́НЫЕ АНТИЛО́ПЫ (*Hippotragus*), род полорогих. Дл. тела 188—267 см, высота в холке 100—160 см. Рога дл. 50—175 см (у самок на 1/3 короче, чем у самцов). Хвост длинный, с кистью длинных волос на конце; на шее короткая грива. 2 вида, в Африке (в Эфиопии и к Ю. от Сахары), в саваннах и разрежённых лесах. Питаются жёсткой травой (в связи с чем жеват. поверхность коренных зубов большая). Держатся парами и небольшими стадами, в к-рых доминирует крупный самец (вожак). Детёныш в помёте один. 1 подвид в Красной книге МСОП.

ЛО́ШАДЬ ПРЖЕВА́ЛЬСКОГО (*Equus przewalskii*), вид лошадей; иногда считают подвидом тарпана. Длина тела до 230 см, выс. в холке до 130 см, масса до 300 кг; самки мельче. Окраска тела палевая или красновато-жёлтая, вдоль хребта узкая тёмная полоса («ремень»), живот и конец морды светлее, ноги тёмные. Открыта Н. М. Пржевальским (1878) в пустынях Джунгарии (Китай). Держалась табунами по 5—20 особей. К 40-м гг. 20 в. ареал Л. П. сократился почти вдвое; к 70-м гг. Л. П., видимо, исчезла (последние достоверные встречи в природе — в 1967 и 1969). Внесена в Красную книгу МСОП. Разводится в неволе в странах Европы, в США, в СССР — в Аскании-Нова и в зоопарках. Разработана система междунар. мер по увеличению численности Л. П. в неволе и интродукции её в МНР. С домашней лошадью скрещивается и даёт плодовитое потомство. См. рис. 5 при ст. *Непарнокопытные*.

ЛСД, сокращённое назв. диэтиламида *лизергиновой кислоты*.

ЛУБ, вторичная флоэма древесных растений. Совокупность тонкостенных клеток Л. (ситовидные элементы, паренхимные клетки) наз. мягким Л., а совокупность волокон и склереид с толстыми одревесневшими стенками — твёрдым.

ЛУБОЕ́ДЫ, группа видов жуков (ок. 70) сем. короедов. Иногда их выделяют в самостоят. подсем. (Hylesininae). В отличие от настоящих короедов (Ipinae) Л. не имеют «тачки», переднеспинка у них не окаймлённая по бокам. Распространены широко, обильны в лесной зоне умеренного пояса Сев. полушария. Живут в коре и под корой (в области луба) разных пород деревьев, особенно ослабленных. Оплодотворённая самка прокладывает под корой маточный ход и откладывает вдоль него яйца. Личинки выгрызают личиночные ходы в обе стороны от маточного. Л. большинства видов могут повреждать лесные породы, наиб. опасны большой еловый Л. (*Dendroctonus micans*), самый крупный в Европе вид Л. (дл. 5—7 мм), и живущие на соснах садовники (*Blastophagus*): большой лесной (*B. piniperda*) и малый лесной (*B. minor*). См. рис. 36 в табл. 29.

ЛУБЯНЫ́Е ВОЛО́КНА, прозенхимные волокна, сильно вытянутые в длину клетки луба (флоэмы) с заострёнными концами. Имеют утолщённую, часто одревесневшую оболочку с щелевидными, реже округлыми простыми порами и узкую полость. Живое содержимое Л. в. после завершения его формирования отмирает. Л. в. защищают элементы мягкого луба от деформации при увеличении диаметра центр. цилиндра стебля и корня, а также служат частью всей опорной системы органа. Л. в. ряда растений широко используют в текст. пром-сти. Особенно ценным сырьём для выработки тканей являются длинные неодревесневшие волокна [напр., льна — дл. до 60 мм, китайской крапивы (рами) — дл. до 300—500 мм и др.]. Иногда Л. в. наз. любые волокна, не входящие в состав древесины.

ЛУГ, биогеоценоз, растительный компонент к-рого представлен сообществами мезофильных и гигрофильных трав. Большинство Л. возникло на месте лесов, болот, в результате деятельности человека, напр. орошения степей. Занимают ок. 150—200 млн. га, в осн. участки низменных, хорошо увлажнённых земель в умеренном поясе Сев. полушария (гл. обр. в Европе) и в Нов. Зеландии. Различают пойменные (на заливаемых террасах речных долин) и материковые (суходольные и низменные), а также горные, в т. ч. высокогорные, Л. Совр. Л.— ценные сенокосы и пастбища, среди к-рых всё большее значение приобретают сеяные луга.

● Работнов Т. А., Луговедение, 2 изд., М., 1984.

ЛУГОВИ́К (*Deschampsia*), род многолетних трав сем. злаков. Колоски с 2—3 анемофильными цветками, в метёлке. Ок. 20 видов (по др. данным, 60—100), во внетропич. областях обоих полушарий, и отчасти в горах тропиков; в СССР — 3 вида (по др. данным, 16). Широко распространён Л. дернистый, или щучка (*D. cespitosa*), — полиморфный вид с многочисл. подвидами; образует плотные кочкообразные дерновины, часто растёт большими зарослями по сырым и болотистым лугам, кустарникам, вырубкам, берегам водоёмов. Луговой сорняк Л. извилистый (*D. flexuosa*) встречается в Европ. части и на Д. Востоке — по сухим лесам и лугам, полянам, верещатникам; пастбищный корм для северных оленей; пестролистную садовую форму разводят на газонах. В наст. время Л. извилистый выделяют в род *Lerchenfel-*

dia. Л. Турчанинова (*D. turczaninowii*), редкий эндемик побережья оз. Байкал,— в Красной книге СССР.

ЛУГОВО́Й МОТЫЛЁК (*Pyrausta sticticalis*; в лит-ре до 50-х гг.— *Loxostege sticticalis*), бабочка сем. ширококрылых огнёвок. Крылья в размахе 18—26 мм. В Евразии (кроме тропиков и севера), завезён в Сев. Америку. Бабочки появляются весной, иногда совершают значит. миграции. Плодовитость до 600 яиц. Гусеницы при недостатке корма могут большими массами переходить с одного посева на другой; зимуют в последнем возрасте в поверхностном слое почвы, в коконе; окукливание весной. В год от 1 (на С. лесостепи) до 4 (Закавказье) поколений. Повреждает растения 35 сем. (в осн. двудольные). В СССР гл. обр. в степной и лесостепной зонах, повреждает сах. свёклу, коноплю, подсолнечник, овощные культуры, кукурузу.

ЛУГОВЫ́Е СОБА́ЧКИ (*Cynomys*), род беличьих. Дл. тела до 37 см, хвоста до 11 см. 5 видов, в прериях Сев. Америки. Живут колониями, в глубоких норах. На зиму впадают в спячку. Издают громкие лающие звуки (отсюда назв.). Раз в год рождают 2—10 детёнышей. Портят сенокосные угодья выбросами земли. Мясо съедобно. Могут быть носителями возбудителя чумы. 2 вида в Красной книге МСОП. См. рис. 5 при ст. *Грызуны*.

ЛУК (*Allium*), род дву- и многолетних травянистых растений семейства луковых. Листья плоские или дудчатые. Цветки мелкие, звездчатые или колокольчатые, б. ч. белые, розовые или лиловые, в шаровидных или полушаровидных соцветиях; энтомофильные. Плод — коробочка. Размножается Л. семенами, а также подземными и воздушными луковицами. Ок. 500 видов, в Сев. полушарии; в СССР — ок. 300 видов, гл. обр. в Ср. Азии, на Кавказе, в Сибири. В культуре 6 видов. Лук репчатый (*A. cepa*) — многолетник, луковицы диам. до 15 см, цветочные стрелки выс. до 1,5 м; происходит из Ср. Азии и Афганистана. В диком виде неизвестен. В культуре св. 4 тыс. лет. В СССР возделывают повсеместно. Лук-батун (*A. fistulosum*) родом из Китая; в пищу используют только листья. Лук-порей (*A. porrum*) родом из Средиземноморья, в СССР возделывают на юге Европ. части и в Закавказье. Кроме того, в культуре шнитт-лук, или лук-резанец (*A. schoenoprasum*), и лук-шалот, или Л. аскалонский (*A. ascalonicum*) (последний иногда считают разновидностью Л. репчатого), а также чеснок. В пищу используют и дикорастущие виды, напр. Л. медвежий, или черемшу (*A. ursinum*). Есть и декор. виды, сорняки. 10 видов Л. в Красной книге СССР.

ЛУ́КОВИЦА (bulbus), подземный (реже надземный) побег с коротким уплощённым стеблем (т. н. донцем) и мясистыми сближенными чешуевидными листьями; запасает воду и питат. вещества (преим. углеводы), служит для вегетативного возобновления и размножения. Свойственна гл. обр. эфемероидам сухих жарких областей (виды тюльпана, лука) и широколиств. лесов (пролеска, подснежник). Чешуи Л. образованы цельными листьями, лишёнными хлорофилла (лилия), основаниями ассимилирующих листьев (лук) или сочетанием тех и других (подснежник). Л. могут быть однолетними (тюльпан, лук, кандык) и многолетними (нарцисс, амариллис), по способу нарастания — моноподиальными (возобновление идёт из верхушечной почки, а цветоносные побеги образуются из пазушных почек, напр. у нарцисса, подснежника), и симподиальными (цветоносный побег развивается из верхушечной почки, а возобновление происходит из пазушной, напр. у тюльпана, рябчика, лука). Если в рост трогаются две или неск. почек, Л. ветвится, образуя Л.-детки. У сложных Л. (чеснок) в пазухе каждой чешуи формируется неск. Л.-деток (т. н. зубков).

ЛУ́КОВЫЕ (Alliaceae), семейство однодольных растений порядка лилейных. Многолетние травы с луковицами, реже клубнелуковицами и корневищами. Листья прикорневые, от линейных (плоские или трубчатые) до эллиптических. Луковицы и листья содержат млечный сок. Цветки обычно мелкие, б. ч. розовые, белые и пурпуровые, собраны в зонтик (редко колос или кисть), на верхушке безлистного цветоноса — стрелки. Опыление насекомыми, иногда колибри. Плод — коробочка. Размножение семенами и вегетативное — луковицами, корневищами, иногда луковичками, образующимися в соцветии. Семена распространяются ветром, животными (в т. ч. муравьями), водой. Все органы Л. содержат чесночное масло, придающее им специфич. луковый или чесночный запах и вкус. 30 родов, ок. 650 видов, по всему земному шару, кроме Австралии, но гл. обр. в Средиземноморье, Зап., Ср. и Центр. Азии. Растут в степях, полупустынях, на лугах и в лесах. В СССР 2 рода — лук и нектароскордум (*Nectaroscordum*), св. 300 видов. В сем. Л. ценные пищевые, кормовые, лекарств. и декор. растения.

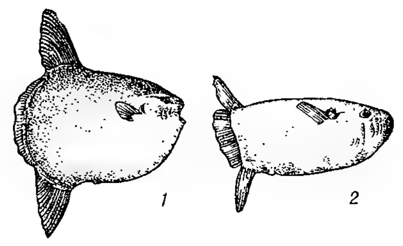
ЛУНИ́ (*Circus*), род ястребиных. Дл. 41—60 см. Длинные крылья и хвост приспособлены для медленного бесшумного полёта низко над землёй, во время к-рого Л. высматривают грызунов, птенцов, ящериц, лягушек и др. добычу. Ноги длинные, что облегчает схватывание добычи в траве. На боках головы подобие лицевого диска, характерного для сов. 9 видов, распространены широко, кроме полярных областей; в СССР — 5 видов, в т. ч. полевой Л. (*C. cyaneus*) и болотный Л. (*C. aeruginosus*). Гнёзда на земле.

ЛУ́ННИК (*Lunaria*), род растений сем. крестоцветных. Многолетние, дву- или однолетние травы с крупными фиолетовыми цветками. Плод — крупный (дл. до 5 см) почти плоский стручочек с остающейся беловатой блестящей эллиптической или почти округлой перегородкой (отсюда назв.). 3 вида, в Европе. В СССР 1 дикорастущий вид — Л. оживающий (*L. rediviva*), изредка встречающийся в тенистых лиственных и смешанных лесах в зап. и центр. р-нах Европ. части. Третичный реликт широколиств. лесов, в Красной книге СССР. Л. однолетний (*L. annua*) разводят как декор. растение.

ЛУ́ННЫЕ РИ́ТМЫ, повторяющиеся изменения интенсивности и характера биол. процессов, соответствующие циклу фаз Луны (29,4 сут) — л у н н о - м е с я ч н ы й р и т м. К Л. р. относят также л у н н о - с у т о ч н ы е р и т м ы (24,8 ч). Л. р. проявляются, напр., в ритмичности выхода из куколок насекомых, выплаживающихся в мор. прибрежной зоне, в цикле размножения червя палоло, нек-рых водорослей и мн. др. мор. животных и растений. Л. р. отражаются также на физиологии и поведении ряда наземных организмов. Чёткие лунно-суточные ритмы наблюдаются у тропич. млекопитающих, напр. у ночной обезьяны (*Aotus trivirgatus*) и у нек-рых видов летучих мышей, и проявляются в определённой активности поведения. Модуляция активности лунным светом возможна и у др. ночных животных, напр. у крысиного кенгуру (*Aepyprymnus rufescens*), у сумеречных и ночных насекомых. Л. р. сохраняются в постоянных лабораторных условиях, что говорит об их эндогенной природе.

● См. лит. при ст. *Биологические ритмы*.

ЛУ́НЫ-РЫ́БЫ (Molidae), семейство рыб отр. иглобрюхообразных. Дл. от 80 см до 3 м, реже более, масса до 1400 кг. Тело сжатое с боков, без хвостовой части и хвостового плавника, функцию к-рого



Луны-рыбы: *1 — Mola mola; 2 — Ranzania laevis.*

выполняют задние части спинного и анального плавников. Зубы слиты в единые пластины. 3 рода, 4 вида, в пелагиали открытого океана. Малоподвижны. Питаются макропланктоном — ракообразными, кальмарами, сальпами и др. Плодовиты, Л.-р. (*Mola mola*) вымётывает до 300 млн. икринок. В водах СССР этот вид изредка встречается в Баренцевом, Японском морях и в Тихом ок. у Курильских о-вов. Мясо несъедобно.

ЛУФА́РЬ (*Pomatomus saltatrix*), единственный вид сем. луфаревых (Pomatomidae) отр. окунеобразных. Дл. до 115 см (обычно 30—70 см), масса до 15 кг. Тело удлинённое, сжатое с боков. Чешуя циклоидная. Обитает в субтропич. водах Сев. и Юж. Атлантики, юж. части Индийского и юго-зап. части Тихого океанов; в СССР — в Чёрном м., заходит в Азовское. Стайная пелагич. рыба. Обычен в открытых участках моря, в тёплое время года подходит к берегам. Нерест порционный, летом, в открытых водах. Ср. плодовитость ок. 550 тыс. икринок. Икра пелагическая. Хищник. Объект промысла.

ЛУЧЕПЁРЫЕ РЫ́БЫ (Actinopterygii, Teleostomi), подкласс костных рыб. Объединяет ок. 97% видов совр. рыб. Известны со среднего девона. Хорда полностью не сохраняется (есть только у осетрообразных). Тела позвонков обычно есть. Верхнечелюстной аппарат подвижно сочленён с черепом (гиостилия или амфистилия). Чешуя ганоидная, циклоидная или ктеноидная, редко кожа голая или покрыта костными пластинками. Хоан нет. Парные плавники без мускулистых лопастей у основания (есть только у многоперообразных). Спинной плавник чаще 1, но вторично могут быть 2 или 3. Хвост гетероцеркальный у древних и гомоцеркальный у более молодых групп. Плават. пузырь обычно есть. Анальное и мочеполовое отверстия обособлены. Спиральный клапан кишечника и артериальный конус сердца характерны только для ганоидных и низших костистых рыб. 2 инфракласса: ганоидные рыбы и костистые рыбы, 37 совр. отр., ок. 430 сем. Система подкласса разработана недостаточно — разные авторы выделяют от 33 до 60 отрядов (10—16 вымерших). Длительная эволюция, сопровождавшаяся широкой адап-

тивной радиацией, обусловила большое разнообразие Л. р. по морфологич. и экологич. особенностям. Живут в мор. и пресных водах. Мн. Л. р.— объект промысла.

L-ФО́РМЫ БАКТЕ́РИЙ, L - в а р и а н т ы, искусственно получаемые формы бактерий, полностью или частично лишённые клеточной стенки и внешне сходные с микоплазмами. Образуются у нек-рых грамотрицательных и грамположительных бактерий, чаще всего под воздействием химич. веществ (напр., пенициллина), нарушающих (иногда частично) биосинтез пептидогликанов клеточной стенки. В отличие от сферопластов и протопластов сохраняют способность к росту и размножению. Сходство между L-формами и микоплазмами не отражает их эволюц. родства.

ЛЫСУ́Н, беломорский *гренладский тюлень.*

ЛЫСУ́ХА (*Fulica atra*), птица сем. пастушковых. Дл. ок. 40 см. На лбу белая голая бляшка (отсюда назв.). На пальцах округлые плават. лопасти. Распространена в Европе, Сев. Африке, Азии и Австралии; в СССР гнездится к Ю. от 62 °с. ш., зимует на Ю. Каспийского м. и в Ср. Азии. Гнёзда в зарослях тростника, на озёрах, прудах и мор. заливах с богатой растительностью. Питается зелёными частями водных растений, семенами, моллюсками, насекомыми. Объект промысла.

ЛЬВИ́НКИ (Stratiomyidae), семейство прямошовных короткоусых. Дл. 4—18 мм. Св. 1500 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках; в СССР — ок. 200 видов, преим. на Ю., гл. обр. в лесах, во влажных местах. Мухи обычно сидят на растениях, посещают цветки, особенно зонтичных. Личинки водные или почвенные — сапрофаги или хищники, немногие из них синантропы, нек-рые Л., напр. рода *Pachygaster*, обитают в ходах короедов, натёках сока.

ЛЬВИ́НЫЕ ИГРУ́НКИ (*Leontideus*, или *Leontopithecus*), род игрунковых обезьян. Дл. тела 23—37 см. Окраска длинных густых волос чёрная с жёлтым или золотистая. На голове и вокруг «лица» грива волос, похожая на львиную. Глаза голубые. 3 вида (иногда их считают подвидами единств. вида): золотистая Л. и., или розалия (*L. rosalia*), золотистоголовая Л. и. (*L. chrysomelas*) и золотистоспинная Л. и. (*L. chrysopygus*). Обитают на В. Бразилии, в лесах, в ср. пологе. Активны днём. Держатся небольшими семейными группами. Розалия относится к тем редким приматам, к-рые делятся с собратьями пищей. Всеядные. Раз в год рождают 1—2 детёнышей (чаще двойню), выхаживает их гл. обр. самец. Неволю переносят тяжело. Находятся на грани исчезновения, все — в Красной книге МСОП. Всемирный фонд дикой природы учредил спец. центр разведения Л. и. близ Рио-де-Жанейро. См. рис. 2 в табл. 56.

ЛЬНЯ́НКА (*Linaria*), род травянистых растений сем. норичниковых. Цветки б. ч. в кистевидном или колосовидном соцветии. Ок. 150 видов, во внетропич. областях Сев. полушария, преим. в Средиземноморье; в СССР — ок. 60 видов, гл. обр. на Кавказе и в Ср. Азии. Многолетняя Л. обыкновенная (*L. vulgaris*) — обычный сорняк в посевах кормовых трав. Размножается корневыми отпрысками и семенами; одно растение способно продуцировать ок. 32 тыс. семян с перепончатой оторочкой, благодаря чему они легко разносятся ветром. Медоносное и лекарственное растение. Л. двураздельную (*L. bipartita*) и нек-рые др. виды разводят как декоративные. Л. пирамидальная (*L. pyramidata*), эндемик Армении,— в Красной книге СССР.

ЛЬЯ́НОС (от исп. llano — равнина), тип высокотравной саванны в сев.-вост. части Юж. Америки (на левобережье Ориноко). Преобладает густой травяной покров, преим. из злаков (гумай и др.), на фоне к-рого встречаются редкие деревья, в осн. маврикиева пальма (*Mauritia flexuosa*). Л. часто приравнивают к пампасам.

ЛЮ́БКА (*Platanthera*), род растений сем. орхидных. Стебли одиночные, с 1—2 сближенными листьями. Цветки в рыхлом соцветии, белые или зеленовато-белые. Более 50 (по др. данным, до 200) видов, в Сев. полушарии; в СССР — 13 видов. Л. двулистная, или ночная фиалка (*P. bifolia*), с беловатыми, душистыми (особенно ночью) цветками, растёт на юге лесной и в лесостепной зонах Европ. части и на юге Зап. Сибири, на лесных лугах, в зарослях кустарников. Цветёт на 6—7-й год, в начале лета, опыляется ночными бабочками, размножается семенами, к-рые распространяются ветром. Декоративное и лекарств. растение (из высушенных клубней получают салеп). Редкий реликтовый вид, нуждается в охране. Л. камчатская (*P. camtschatica*) — в Красной книге СССР. См. рис. 10 в табл. 24.

ЛЮМБА́ЛЬНЫЙ (от лат. lumbus — поясница), поясничный, относящийся к пояснице, к поясничной области (напр., Л. позвонки — поясничные позвонки).

ЛЮПИ́Н (*Lupinus*), род растений сем. бобовых. Травы, полукустарники, редко кустарники. Листья обычно пальчатые. Цветки в конечных кистях, разл. окраски. Ок. 100 (по др. данным, св. 200) видов, в умеренных поясах обоих полушарий, гл. обр. в Юж. и Сев. Америке и в Средиземноморье; в СССР — 5 видов, в культуре, гл. обр. на Украине и в Белоруссии. Осн. хоз. значение (как кормовые и сидеральные) имеют 3 однолетних вида: Л. жёлтый (*L. luteus*), Л. белый (*L. albus*) и Л. узколистный (*L. angustifolius*). Л. был введён в культуру ещё в Др. Риме; в России — с нач. 19 в.

ЛЮ́РИК (*Plautus alle*), птица, сем. чистиковых. Единств. вид рода. Дл. ок. 25 см. Гнездится большими колониями спорадично по побережьям и на о-вах Сев. Ледовитого ок. и на С. Атлантики. Единств. яйцо откладывает в расщелинах скал и камней. См. рис. 10 при ст. *Чистиковые.*

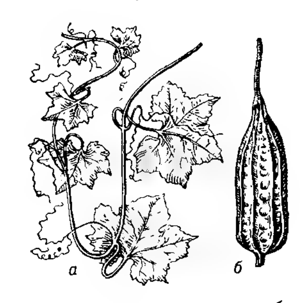
ЛЮТЕИ́НОВЫЕ КЛЕ́ТКИ, л ю т е о ц и т ы (от лат. luteus—жёлтый и ...*цит*), эпителиальные железистые клетки, образующие наруж. слой *жёлтого тела.*

ЛЮ́ТИК (*Ranunculus*), род растений сем. лютиковых. Многолетние или однолетние травы б. ч. с пальчатораздельными, рассечёнными или лопастными листьями. Цветки правильные, обычно жёлтые, протандричные; опыление короткохоботковыми насекомыми, иногда дождём, а также самоопыление. Плод — многоорешек; распространяются водой и животными. Размножаются семенами, реже ползучими побегами или выводковыми почками на клубневидных корнях или в пазухах листьев. Ок. 600 видов, по всему земному шару, но преим. в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — св. 200 видов, растущих повсеместно по влажным местам, иногда в воде. Наиб. распространены Л. едкий, или куриная слепота (*R. acris*), Л. ползучий (*R. repens*). Листья и стебли мн. Л. содержат ядовитые гликозиды, вызывающие раздражение кожи и слизистых оболочек. Нек-рые виды разводят как декоративные. Л. саянский (*R. sajanensis*), эндемик Вост. Саяна,— в Красной книге СССР. Водные Л. часто относят к роду шелковник, или водяной лютик (*Batrachium*). В род Л. нередко включают чистяк (*Ficaria*). См. рис. 1 в табл. 22.

ЛЮ́ТИКОВЫЕ, порядок (Ranunculales) и семейство (Ranunculaceae) двудольных растений. Преим. травы, реже кустарники или лианы, иногда небольшие деревья. Листья простые или сложные, б. ч. без прилистников. Цветки обоеполые (реже однополые), чаще правильные, с околоцветником. Тычинки, как правило, многочисленные. Гинецей б. ч. апокарпный. Семена обычно с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. 7 сем.: луносемянниковые (Menispermaceae), барбарисовые (Berberidaceae) и др. Самое большое семейство в порядке — Л. Многолетние, редко однолетние травы, иногда полукустарники или древесные лианы. Листья б. ч. очередные, часто многораздельные или рассечённые. Околоцветник обычно простой, лепестковидный; цветки протандричные, протогиничные и гомогамные; опыление насекомыми, редко птицами, иногда ветром или самоопыление. Плод б. ч. многолистовка или многоорешек. Почти у всех видов образуются подземные корневища или столоны, иногда запасающую функцию выполняют утолщённые корни или ниж. часть стебля. Мн. Л.— ранневесенние растения, напр. ветреница, печёночница (*Hepatica*). Ок. 50 родов, св. 2 тыс. видов, повсеместно, но преобладают в умеренном и холодном поясах Сев. полушария; растут б. ч. по сырым и избыточно влажным местам, иногда в воде. В СССР — ок. 35 родов, в т. ч. лютик, живокость, аконит, купальница, ветреница, адонис, водосбор, морозник и др., св. 500 видов. Мн. Л. ядовиты, нек-рые — адонис, аконит, цимицифуга (*Cimicifuga*) и др.— лекарственные. Среди Л. много декор. растений — аконит, живокость, водосбор, ломонос (*Clematis*) и др. См. табл. 22.

ЛЮТРОПИ́Н, л ю т е и н и з и р у ю щ и й г о р м о н, гонадотропный гормон позвоночных, вырабатываемый базофильными клетками передней части аденогипофиза; стимулирует развитие интерстициальной ткани в половых железах, биосинтез половых гормонов у особей обоего пола, овуляцию и развитие жёлтого тела. По химич. природе — гликопротеид. Биосинтез и выделение Л. находятся под контролем гипоталамич. рилизинг гормона — люлиберина. Уровень секреции регулируется половыми гормонами (эстрогенами, тестостероном и др.).

ЛЮ́ФФА (*Luffa*), род растений сем. тыквенных. Однолетние травы с лазящими при помощи усиков стеблями. Листья б. ч. 5—7-лопастные. Цветки однополые, однодомные, крупные, жёлтые или



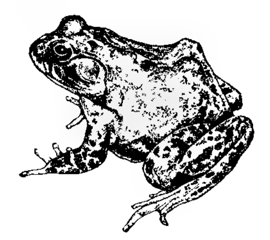
Люффа гранистая: *а* — часть побега; *б* — плод.

белые; тычиночные цветки в кистях, женские — одиночные. Плод удлинённо-цилиндрический, дл. 15—50 см (до 1 м), сухой, волокнистый. 5—8 видов, в тропиках. Л. цилиндрическая, или мочальная тыква (*L. cylindrica*), и Л. гранистая, или остроребристая (*L. acutangula*), культивируются в тёплых странах (в СССР изредка в Ср. Азии и на Кавказе). Молодые плоды их используют в пищу, зрелые — как мочалки, для изготовления туфель, шляп, корзин, как изоляц. материал и пр. Из семян получают технич. масло; лекарств. растение. Древняя культура (в Китае возделывалась в 6 в. до н. э.).

ЛЮЦЕ́РНА (*Medicago*), род однолетних и многолетних трав или полукустарников сем. бобовых. Ок. 100 видов, на Ю. Европы, в умеренном поясе Азии, в Сев. Африке; в СССР — ок. 50 видов, на Ю. Европ. части, Кавказе, в Ср. Азии, Сибири, на Д. Востоке. Растут на лугах, опушках, травянистых склонах, в степях и т. п. Возделывают на всех континентах Л. изменчивую, или среднюю (*M. varia*), Л. посевную, или синюю (*M. sativa*), Л. серповидную, или жёлтую (*M. falcata*), и др. как кормовые растения; в СССР — гл. обр. в Поволжье, на Ю. Украины, на Кубани, Ю. Сибири. Нек-рые виды используют как декоративные. В культуре Л. известна ок. 8 тыс. лет.

ЛЮЦИФЕРА́ЗЫ, ферменты класса оксидоредуктаз; катализируют аэробное окисление люциферинов в процессе биолюминесценции. Л. находятся в фотогенных клетках или специализир. органах светящихся живых организмов. Изученные Л. различны по строению (у бактерий *Achromobacter* Л.— флавопротеиды, у рачков *Cypridina* — белки типа альбумина) и оптим. условиям действия на субстраты.

ЛЯГУ́ШКА-БЫК, лягушка-вол (*Rana catesbeiana*), бесхвостое земноводное сем. лягушек. Один из наиб. крупных видов бесхвостых: дл. до 20 см, масса до 600 г. Окраска сверху оливково-бурая или оливково-зелёная с тёмными пятна-



Лягушка-бык.

ми. Широко распространена в Сев. Америке, в кустарниковых зарослях по берегам рек с чистой водой. Хорошо плавает. Задние конечности мощные (дл. до 25 см), с плават. перепонками. Питается беспозвоночными, рыбами, лягушками, нападает на птенцов (в т. ч. и домашних уток), мелких млекопитающих. Самка откладывает в воде до 20 тыс. яиц. Самцы издают громкие звуки, напоминающие мычание быка (отсюда назв.), особенно сильные в период размножения. Развитие головастиков длится до 2 лет. Л. б. употребляют в пищу, в связи с чем её промышляют и разводят в питомниках; завозят в нек-рые страны Юж. Америки и в Японию.

ЛЯГУ́ШКИ, лягушковые (Ranidae), семейство бесхвостых земноводных. Дл. от 3 до 20 и даже 32 см. Зубы на верх. челюсти, конечные фаланги пальцев без вставочных хрящей. Тело обычно стройное, с длинными (прыгательными) задними конечностями. 46 родов, 555 видов, распространены широко, за исключением Юж. Америки, Юж. Австралии и Нов. Зеландии. Адаптивная радиация в ходе эволюции обусловила разделение этого сем. на неск. филогенетич. групп. 8 подсем., основное из к-рых — настоящие Л. (Raninae) с родом собственно Л. (*Rana*), включающим ок. 200 видов, в т. ч. самых крупных совр. Л.: лягушку-голиафа

Последовательные стадии движения языка зелёной лягушки при ловле добычи.

(*R. goliaph*), дл. 32 см, масса 3,5 кг, а также лягушку-быка. У представителей этого рода хорошо развиты плават. перепонки между пальцами задних конечностей, есть вырезка на заднем (свободном) конце языка, способном выбрасываться при ловле добычи; зрачок горизонтальный. В СССР — 10 видов, из них наиб. широко распространены травяная Л. (*R. temporaria*) и прудовая Л. (*R. lessonae*, или *R. esculenta*) — оба вида преим. в Европ. части; остромордая Л. (*R. arvalis*, или *R. terrestris*) заходит, кроме того, на восток до Забайкалья, озёрная Л. (*R. ridibunda*) встречается, кроме Европ. части, на Кавказе, в Казахстане и Ср. Азии. Наземные формы окрашены в коричневые или бурые тона, водные — в зелёные. Одни Л. обитают во влажных местах, поблизости от водоёмов, и в воду идут только для размножения (напр., остромордая и травяная Л.), другие ведут преим. водный образ жизни, населяя водоёмы лесной, лесостепной и степной зон (напр., озёрная и прудовая Л.). Л. обычно отличаются высокой подвижностью и активностью. Питаются гл. обр. летающими насекомыми, крупные особи — мелкими позвоночными. Нек-рые Л. зимуют в водоёмах, другие — на суше. Размножаются преим. в водоёмах, самка откладывает от 500 до 11 тыс. яиц. В период размножения мн. Л. свойственна разнообразная звуковая сигнализация («концерты»), характеризующаяся видовой и половой специфичностью. Нек-рые виды Л. (напр., озёрную) во мн. странах употребляют в пищу. Л.— классич. объект лабораторных исследований. Леопардовая Л. (*R. pipiens*), из Сев. Америки, — в Красной книге МСОП. См. рис. 30, 31 в табл. 41.

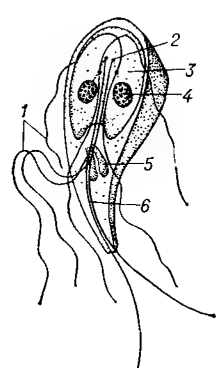
ЛЯГУШКОЗУ́БЫ (*Ranodon*), род хвостатых земноводных сем. углозубых. Дл. до 25 см, окраска зеленовато-серая или бурая. Нёбные зубы расположены короткими поперечными рядами, как у лягушек (отсюда назв.). На передних ногах по 4, на задних по 5 пальцев. 2 вида. Сычуаньский Л. (*R. wushanensis*) — в Китае. В СССР 1 вид — семиреченский Л. (*R. sibiricus*), дл. 20 см,— эндемик гор Джунгарского Алатау (Тянь-Шань). Л. обитают в мелких горных ручьях с каменистым дном, на выс. до 2500 м. Питаются насекомыми, паукообразными, червями. Самка откладывает 50—100 яиц. Семиреченский Л.— в Красной книге СССР. См. рис. 8 в табл. 41.

ЛЯ́ДВЕНЕЦ (*Lotus*), род растений сем. бобовых. Многолетние, реже дву- и однолетние травы или полукустарники. Листья непарноперистые, с 2 парами боковых листочков, из к-рых нижние сдвинуты к основанию листа. Цветки одиночные или в зонтиковидных соцветиях. Боб линейно цилиндрический. Св. 100 видов, в Евразии, Африке и Америке; в СССР — ок. 20 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Зап. Сибири, Ср. Азии. Растут на склонах, осыпях, альп. и субальп. лугах, в полях, сырых песчаных местах, поймах рек. Л. рогатый (*L. corniculatus*) часто образует заросли; кормовое (как и многие др. виды) растение. Возделывают в Европе с 17 в., в России — с нач. 19 в. Цветки в свежем виде ядовиты, в сене и в силосе ядовитые свойства исчезают. Медонос, красильное (цветки дают жёлтую краску для шерсти) растение. См. рис. 15 в табл. 20.

ЛЯ́ЛИУС (*Colisa lalia*), рыба группы нитеносцев. Дл. до 6 см. Спинной и анальный плавники длинные, почти достигают хвостового, па́рные брюшные плавники в виде длинных нитей. Туловище самцов в чередующихся голубых и красных поперечных полосах; горло и части плавников с металлич. отливом, брюхо и жаберные крышки тёмно синие. Самки менее яркие. Обитает в заросших водоёмах Юж. Азии. Обычен в аквариумах. Даёт бесплодные гибриды с лябиозой (*C. labiosa*).

ЛЯЛЛЕМА́НЦИЯ (*Lallemantia*), род однолетних травянистых растений сем. губоцветных. 6 видов, в Зап., Ср. и Центр. Азии, Гималаях; в СССР — все виды, на Кавказе и в Ср. Азии. В культуре как масличное растение (в Турции, Иране, в СССР — в Закавказье, Крыму и на Сев. Кавказе) Л. иберийская (*L. iberica*) — ветвистое растение с четырёхгранным стеблем выс. до 70 см. Из семян получают масло, пригодное в пищу и для технич. целей. Древняя культура Армении.

ЛЯ́МБЛИИ, жиардии (*Lamblia*, или *Giardia*), род жгутиконосцев класса зоомастигин. Узкоспецифичные паразиты кишечника млекопитающих (человек, кролик, мыши), земноводных, нек-рых беспозвоночных. Тело грушевидное, двусторонне-симметричное. Дл. 8—30 мкм.



Лямблия *Lamblia intestinalis* (вид сбоку): 1 — жгутики; 2 — базальное тельце; 3 — присоска; 4 — ядро; 5 — парабазальное тело; 6 — аксостиль.

Вогнутая брюшная сторона образует присоску для прикрепления к эпителиальным клеткам кишечника хозяина. Электронной микроскопией у Л. выявлена сложная система опорных волоконец — фибриллий, обеспечивающих их своеобразную структуру. Размножаются продольным делением. Попадая в ниж. отделы кишечника, образуют цисты, к-рые выводятся во внеш. среду и служат источником заражения новых хозяев. Св. 100 видов. В тонком кишечнике и жёлчных протоках человека (преим. детей) паразитирует *L. intestinalis*, вызывающая лямблиоз.

МАБУ́И (*Mabuja*), род ящериц сем. сцинковых. Дл. до 22 см. Тело стройное, с хорошо развитыми конечностями. Окраска бурая, со светлыми продольными полосами и тёмными пятнами, у тропич. видов — с металлич. блеском. У ряда видов в подвижном ниж. веке — прозрачное окошко. Ок. 90 видов, в Африке, на о. Мадагаскар, в Азии (гл. обр. в Южной), Центр. и Юж. Америке. Проворны, хорошо лазают по скалам и деревьям. Питаются насекомыми и др. мелкими беспозвоночными. Большинство яйцеживородящие, нек-рые откладывают до 20 и более яиц. В СССР 1 вид — золотистая М. (*M. aurata*), в Вост. Закавказье и на Ю. Ср. Азии, обычно в местах с кустарниковой и высокой травянистой растительностью. Яйцеживородящая, рождает 3—5 детёнышей.

МАГНО́ЛИЕВЫЕ, порядок (Magnoliales) и семейство (Magnoliaceae) двудольных растений. Обладают многими архаич. признаками, поэтому их часто рассматривают как наиб. примитивные из ныне живущих цветковых растений. Деревья и кустарники. Цветки спиральные, спироциклические, реже циклические, часто с длинной осью, б. ч. обоеполые, одиночные или в соцветиях. Околоцветник простой или дифференцирован на чашечку и венчик. Тычинки обычно многочисленные, б. ч. свободные, часто лентовидные и не расчленённые на нить и связник. Гинецей обычно апокарпный, редко паракарпный или синкарпный. К порядку М., кроме сем. М., обычно относят сем. винтеровых, дегенериевых (Degeneriaceae), эвпоматиевых (Eupomatiaceae), гимантандровых (Himantandraceae), а также относительно тесно связанные между собой анноновые, канелловые (Canellaceae) и мускатниковые (Myristicaceae). Сем. М. имеет много общего с сем. дегенериевых, но эволюционно более продвинуто. Деревья, реже кустарники. Листья с прилистниками. Цветки часто крупные, обычно верхушечные. Околоцветник 3—6-членный. Плод — спиральная многолистовка, реже — многоорешек, коробочка или ягодообразный. 12 родов (в т. ч. магнолия, тюльпанное дерево), 220—230 видов, преим. в субтропиках Сев. полушария. Ареал совр. М. разорван: одни виды (большинство) — в Вост. и Юго-Вост. Азии, другие — на Ю.-В. Сев. Америки и в Центр. Америке, а также в Вест-Индии, немногие — в Юж. полушарии (Бразилия, о-ва Малайского архипелага), преим. в горных лесах. Особенно широко М. были распространены в третичный период. Мн. виды — лекарств. и декор. растения.

Магнолиевые: *1* — магнолия Кемпбелла (*Magnolia campbellii*): *а* — цветок, *б* — репродуктивный побег, *в* — семя (справа продольный разрез); *2* — тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*); *3* — дегенерия (*Degeneria*): *а* — цветущая ветвь, *б* — цветок.

МАГНО́ЛИЯ (*Magnolia*), род растений сем. магнолиевых. Деревья или кустарники с листьями, иногда крупными (у М. крупнолистной — *M. macrophylla* дл. до 1 м). Цветки опыляются преим. жуками. Плод — спиральная многолистовка, состоящая из множества 1—2-семянных листовок, после раскрытия к-рых семена повисают на длинных нитях. Ок. 80 видов, в пределах ареала сем. В СССР 1 редкий вид — М. обратнояйцевидная (*M. obovata*), растёт на Курильских о-вах, в Красной книге СССР. Ок. 15 видов в культуре как декоративные: листопадные — вплоть до Прибалтики, вечнозелёные — преим. на Ю. Крыма, в Закавказье, а также в Ср. Азии, в т. ч. североамериканский вид М. крупноцветковая (*M. grandiflora*), дерево выс. до 30 м с блестящими листьями и крупными белыми ароматными цветками. Из листьев М. готовят лекарств. препараты.

МАГО́НИЯ (*Mahonia*), род растений сем. барбарисовых порядка лютиковых. Вечнозелёные кустарники или небольшие деревья с крупными непарноперистыми колючими листьями. Цветки в кистях, обоеполые, правильные, жёлтые. Ок. 110 видов, в субтропиках и тропиках Азии, в Сев. и Центр. Америке. М. падуболистную (*M. aquifolium*) родом из Сев. Америки часто выращивают в садах и парках мн. стран, в т. ч. СССР. Плоды нек-рых видов используют в пищ. пром сти для приготовления соков, джемов, вина и т. п.

МАДАГАСКА́РСКИЕ ПАСТУШКИ́, пастушковые куропатки (Mesitornithidae, или Mesoenatidae), семейство птиц, одна из древних ветвей отр. журавлеобразных. Небольшие (дл. 25—26 см), короткокрылые, длиннохвостые птицы. 2 рода: *Monias* (с единственным видом) и *Mesitornis* (2 вида). Эндемики о. Мадагаскар. Хорошо ходят и бегают, практически не летают (ключица рудиментарна). Населяют саванновые леса. Гнёзда на земле или на кустах. В кладке 1—3 яйца. Насиживает самка или (у *Monias*) самец. Питаются семенами, плодами, насекомыми. Все в Красной книге МСОП.

Мадагаскарский пастушок
(*Monias benschi*).

МАДРЕПО́РОВЫЕ КОРА́ЛЛЫ, каменистые кораллы (Madreporaria), отряд шестилучевых кораллов. Преим. колониальные, реже одиночные, прикреплённые ко дну полипы с развитым наруж. известковым скелетом. Одиночные полипы — до 40 см в поперечнике, особи колониальных форм — от 1 мм до 3 см. Колонии разнообразной формы, до неск. м в высоту. Ок. 2500 совр. видов (ископаемые ещё многочисленнее), по всему Мировому ок. (кроме Арктики), но преим. в тропич. зоне, на мелководье (до глуб. 50 м). Образуют вместе с другими мор. организмами мощные коралловые рифы. Для обитающих в тёплых водах М. к. характерен симбиоз с одноклеточными водорослями — зооксантеллами. На больших глубинах (до 6000 м) обитают обычно мелкие одиночные формы, у берегов встречаются крупные полипы, а также ветвистые колонии (выс. до 1 м), образующие заросли — коралловые банки. Отмершие М. к. создают залежи известняков.

МАЗА́МЫ (*Mazama*), род оленевых. Дл. тела 72—90 см, масса 8—25 кг. Хвост относительно длинный. Рога у самцов короткие, в виде шпилек. На голове пучок удлинённых волос. 4 вида, в Центр. Америке и тропич. части Юж. Америки, на о вах Тринидад и Тобаго. Живут в зарослях кустарников, в горах до выс. 3000 м. Местами приспособились к культурному ландшафту. Объект охоты. См. рис. 6 при ст. *Оленевые*.

МА́ЙКИ (*Meloë*), род жуков сем. нарывников. Дл. 7—42 мм, окраска тёмно-синяя, надкрылья укорочены, крыльев нет, брюшко вздутое, особенно у самки. Ок. 130 видов, распространены широко (кроме Австралии и Юж. Америки); в СССР — св. 40 видов. Жуки ползают весной на открытых местах, могут повреждать всходы полевых культур. Откладывают яйца (до неск. тысяч) на землю. Отродившиеся личинки (триунгулины) взбираются на цветы и прицепляются к пчёлам, затем, попав в гнездо, линяют и питаются мёдом в ячейках, предварительно уничтожив яйцо хозяина; иногда вызывают гибель домашних пчёл. В Европ. части и Сибири обычна фиолетовая М. (*M. violaceus*), дл. 10—32 мм. См. рис. 4 в табл. 29.

МА́ЙНА, индийский скворец (*Acridotheres tristis*), птица сем. скворцовых. Дл. в среднем 25 см. Оперение коричневое с чёрно-сизым и белым; клюв и ноги жёлтые. Распространена преим. в Юж. Азии. С 30-х гг. 20 в. стала интенсивно расселяться в Ср. Азии по долинам рек и вновь осваиваемым р нам пустыни, достигнув низовьев Сырдарьи и Зап. Туркмении; завезена в Ташкент, Алма-Ату и др. города. Живёт оседло, чаще в населённых пунктах. Гнёзда под крышами, в стенах зданий, реже в дуплах и обрывах. Летом в большом кол-ве поедает саранчу (отсюда одно из назв.— саранчовый скворец). М. часто держат в

клетках, т. к. молодые птицы легко обучаются произносить слова и целые фразы.

МАЙОРА́Н (*Majorana*), род трав и полукустарничков сем. губоцветных; близок к роду душица, с к-рым его часто объединяют. 4—6 видов, преим. в Вост. Средиземноморье; в СССР — только в культуре. М. садовый (*M. hortensis*, или *Origanum majorana*) — древняя культура, возделывается в Юж. Европе, Сев. Африке, Передней Азии, Индии, Сев. и Юж. Америке; в СССР — на небольших площадях в Прибалтике, Крыму и др. р-нах. Зелень, срезанная до цветения, используется как пряность. Медонос.

МА́ЙСКИЕ ЖУКИ́, майские хрущи (*Melolontha*), род жуков сем. пластинчатоусых. 36 видов, в СССР — 9 (в Европ. части — 2 вида). М. ж. восточный (*M. hippocastani*), дл. 20—29 мм, чёрно-бурый с буро-рыжими надкрыльями или всем верхом, булава усиков у самца значительно больше, чем у самки. Распространён в Евразии, в СССР — в Европ. части (кроме Крайнего Севера) и Сибири. Лёт в мае, обычно в сумерках. Жуки питаются на листв. породах (преим. дуб, берёза, клён), сильно объедая листья; нередко совсем оголяют деревья. Личинки развиваются в почве в течение 3—4 лет, обгрызают корни, сильно повреждая деревья, особенно молодые, к-рые часто погибают. Массовый вылет жуков — каждые 3—5 лет. М. ж. западный (*M. melolontha*), дл. 22—32 мм, встречается только в Европе; в СССР — на З. и Ю. Европ. части. По образу жизни сходен с восточным М. ж., но более тепло- и светолюбив. См. рис. 38 в табл. 28.

МАК (*Papaver*), род растений сем. маковых. Многолетние или однолетние травы с млечным соком. Листья б. ч. перисторассечённые или перистораздельные. Цветки крупные, б. ч. красные, белые или жёлтые, одиночные, на длинных цветоносах; опыляются насекомыми, у мн. видов возможно самоопыление. Плод — коробочка. Св. 100 видов, в умеренных, субтропич. и отчасти холодных поясах; в СССР — ок. 75 видов, преим. на Кавказе, в Ср. Азии и Арктике, растут б. ч. по сухим каменистым склонам. Наиб. известны М. самосейка (*P. rhoeas*), растущий как сорняк на полях, у дорог на Ю. Европ. части, и М. восточный (*P. orientale*), в лесном и субальп. поясах гор Юж. Закавказья. С древности культивируют М. снотворный, или опийный (*P. somniferum*). Из его незрелых коробочек получают опиум (загустевший млечный сок), к-рый используется для изготовления мед. препаратов (папаверин и др.) и наркотиков, а из семян — высыхающее технич. масло. М. снотворный возделывают гл. обр. в Китае, Индии, М. Азии, в СССР — в Ср. Азии. М. восточный, М. альпийский (*P. alpinum*) и др. разводят как декоративные. М. прицветниковый (*P. bracteatum*), М. лапландский (*P. lapponicum*) и М. Вальполя (Уэлпола) (*P. walpolei*) — в Красной книге СССР. См. рис. 1, 2 при ст. *Маковые*.

МАКА́КИ (*Macaca*), род мартышкообразных. Дл. тела 40—75 см, дл. хвоста меньше, равна или больше длины тела; у магота хвоста нет. Конечности короткие, сильные. Волосяной покров желтоватых и рыжеватых тонов, у нек-рых вдоль спины тёмная полоса, на голове «шапочка», на лице бакенбарды, усы, борода. Уши оголённые, с заострённой верхушкой. 12 видов (по др. данным, 19, 20), широко распространены в Юж. и Вост. Азии, на о-вах Малайского архипелага (напр., на о. Сулавеси — хохлатый павиан), Филиппинских о-вах. Один вид (магот) — в Сев. Африке (Тунис, Алжир, Марокко) и Европе (Гибралтар). Обитают в тропич. дождевых и горных лесах, в лесах умеренного пояса (Китай, Япония), в кустарниковых зарослях, среди скал; самый северный из приматов — японский М. (*M. fuscata*), зимой встречается даже среди снежных сугробов на п-ове Симокита. Ведут полудревесный образ жизни. Живут стадами (от десятков до сотен особей). Краснолицый, или медвежий, М. (*M. speciosa*) делится добычей с др. особями семейной группы. Всеядные. В общении пользуются жестами, мимикой, отмечено до 30 звуковых сигналов. Часто совершают набеги на плантации. Половая зрелость в 2—3 года, беременность ок. 180 сут. Классич. лабораторные животные, особенно резус и лапундер, или свинохвостый М. (*M. nemestrinus*), — смышлёное, легко приручаемое животное. Силен, или львинохвостый М. (*M. silenus*), имеющий необычную для М. внешность (вокруг лица мантия из длинных серо-коричневых волос, переходящая в светлую бороду, хвост с пушистой кистью), а также магот и лапундер — в Красной книге МСОП. См. рис. 12 в табл. 57.

МА́КВИС (франц. maquis — чаща), густые, часто непроходимые заросли вечнозелёных толстолистных, колючих кустарников и невысоких деревьев (мирт, олеандр, можжевельник, земляничное дерево, дикая фисташка). Распространены почти по всему Средиземноморью, особенно в его зап. части и на о. Корсика, в осн. в ниж. поясе гор. М. — вторичные формации, возникающие на месте сведённых жестколистных лесов; в сохранившихся лесах типичные для М. виды образуют подлесок. Растительность, подобную М., в др. р-нах Земли со средиземномор. типом климата называют китайским М. (Вост. Азия), чапараль (Сев. Америка), скрэб (Австралия), эспиналь (Юж. Америка).

МА́КОВЫЕ, порядок (Papaverales) двудольных растений и его единств. семейство (Papaveraceae), из к-рого нередко выделяют сем. дымянковых (Fumariaceae). М. близки к порядку лютиковых. Травы, иногда кустарники или небольшие деревья. У мн. М. хорошо развита система секреторных каналов, заполненных млечным соком. Листья б. ч. очередные. Цветки 2- или 3-членные, обоеполые, обычно крупные, одиночные или в кистевидных соцветиях, как правило, протандричные; опыление насекомыми, иногда ветром, возможно и самоопыление. Плод — б. ч. коробочка. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Ок. 700 видов (45 родов), преим. в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария, а также в Арктике, Южной и тропич. Африке, Вост. Австралии; в СССР — ок. 180 видов, 13 родов, в т. ч. мак, чистотел, дымянка, хохлатка, гл. обр. в юж. р-нах. М. содержат алкалоиды, применяемые в медицине. Из семян мака, мачка жёлтого (*Glaucium flavum*) и аргемоны мексиканской (*Argemone mexicana*) получают технич. высыхающее масло. Мн. М. разводят как декоративные (виды мака, эшольции — *Eschscholzia*, хохлатки и др.). 3 вида из рода мак, а также мачок жёлтый и дымяночка туркестанская (*Fumariola turkestanica*) — в Красной книге СССР.

Маковые: *1* — мак-самосейка (*Papaver rhoeas*): *а* — побег с бутоном, *б* — цветок, *в* — плод; *2* — мак снотворный (*P. somniferum*): *а* — побег с бутоном, цветком и коробочкой, *б* — семя в разрезе (виден зародыш и эндосперм); *3* — чистотел (*Chelidonium*); *4* — хохлатка (*Corydalis*): *а* — цветущий побег, *б* — цветок, *в* — нектарный шпорец и пестик.

МАКО́МЫ (*Macoma*), род морских двустворчатых моллюсков сем. Tellinidae. Раковина дл. до 5 см, округло треугольная или овальная, тонкостенная, светлая, слегка неравностворчатая. Ок. 20 видов, в холодных и умеренных водах Сев. полушария; в СССР — 13 видов, в северных, Балтийском и дальневост. морях. Обитают от уреза воды до глуб. 1600 м, на мягких грунтах, зарываясь в верх. слой. Образуют (напр., балтийская макома — *M. balthica*) массовые скопления. Служат пищей рыбам, крабам и др. См. рис. 7 при ст. *Двустворчатые моллюски*.

МАКРЕЛЕЩУ́КОВЫЕ (Scomberesocidae), семейство рыб отр. сарганообразных. Дл. до 45 см. Челюсти тонкие, значительно удлинённые или короткие, без клыковидных зубов. Чешуя мелкая. 3 рода, неск. видов, в эпипелагиали открытого океана, гл. обр. в субтропич. и умеренно тёплых водах. В СССР 2 вида — сайра и макрелещука (*Scomberesox saurus*), изредка заходящая в Баренцево м., обычная в Сев. Атлантике и Юж. полушарии между 20—40° ю. ш. Карликовая сайра (*Elassichthys adocetus*), распространённая в вост. части Тихого ок., самая мелкая из эпипелагич. рыб (дл. до 5 см). Все М. — планктофаги. Икра пелагическая (кроме сайры). Объект промысла.

МАКРО́... (от греч. makrós — длинный, большой), часть сложных слов, указывающая (в противоположность микро...) на большую величину чего-либо, напр. *макрофаги*, *макронуклеус*.

МАКРОГЛИ́Я (от *макро*... и глия), основная форма нейроглии, часто с ней отождествляемая. Представлена тремя формами: астроглия и эпендима (в составе ЦНС) и олигодендроглия (в периферич. нервной системе). Клетки М. в отличие от нейронов сохраняют способность к пролиферации у взрослого организма, поэтому их относит. число возрастает при старении. См. рис. при ст. *Нейроглия*.

МАКРОНУ́КЛЕУС (от *макро*... и лат. nucleus — ядро), большое соматическое ядро у инфузорий в отличие от малого генеративного — микронуклеуса. М. — физиологически активное ядро, связанное почти со всеми процессами жизнедеятельности инфузорий. М. обычно очень

богат ДНК, имеет крупные размеры (дл. до 1—2 мм) и часто сложную форму. По совр. представлениям, у нек-рых инфузорий М. полиплоиден, у других, напр. у стилонихий, в М. резко умножена лишь малая часть генома («геноамплифицированный» М.), а остальные его элементы исчезли. М. делится путём перешнуровки, иногда почкуется. При половом процессе (конъюгации) М. разрушается и заменяется новым, развивающимся из продуктов деления микронуклеуса. В М. обычно формируются многочисл. ядрышки. В хроматине М. активно синтезируются все виды РНК. У ряда низших инфузорий М. не обогащён ДНК, не способен делиться, но активно синтезирует РНК; в процессе развития он также теряет нек-рую часть генома.

МАКРОПО́ДЫ (*Macropodus*), род рыб сем. лабиринтовых. Дл. до 7—9 см. Тело продолговатое. Спинной, брюшные, анальный и особенно хвостовой плавники у самцов удлинённые, хвостовой плавник вуалевидный, с сильно вытянутыми краями. Окраска пёстрая, из чередующихся красновато-коричневых и сине-зелёных поперечных полос с металлич. отливом. 3 вида, в пресных водоёмах Вост., Юж. и Юго-Вост. Азии. Обитают на рисовых полях и в др. мелких водоёмах. Поедают личинок малярийного комара. В аквариумах часто разводят *M. opercularis*. М. переносят снижение темп-ры воды до 15°С. Самцы агрессивны по отношению к особям своего и др. видов.

МАКРОФА́ГИ (от *макро*... и ...*фаг*), клетки мезенхимного происхождения в животном организме, способные к активному захвату и перевариванию бактерий, остатков погибших клеток и др. чужеродных и токсичных для организма частиц. Термин «М.» введён И. И. Мечниковым (1892). Представляют собой крупные клетки изменчивой формы, с псевдоподиями, содержат множество лизосом. М. имеются в крови (моноциты), соединит. ткани (гистиоциты), кроветворных органах, печени (купферовские клетки), стенке альвеол лёгкого (лёгочные М.), брюшной и плевральной полостях (перитонеальные и плевральные М.). У млекопитающих М. образуются в красном костном мозге из стволовой кроветворной клетки, проходя стадии монобласта, промоноцита, моноцита. Все эти разновидности М. объединяют в систему одноядерных фагоцитов. См. *Фагоцитоз*, *Ретикулоэндотелиальная система*.

МАКРОЦИ́СТИС (*Macrocystis*), род ламинариевых водорослей. Таллом дл. до 60 м, прикрепляемый к грунту ризоидами, с неск. гибкими ветвями, несущими пластины с одиночными возд. пузырями в основании, благодаря к-рым часть таллома плавает у поверхности воды. 3 вида, в морях умеренных поясов Юж. и Сев. полушарий. Образуют большие заросли, имеющие важное значение в экологии связанных с ними организмов. М. грушевидный (*M. pyrifera*) выращивают на мор. фермах (в Калифорнии) как пищ. продукт, на удобрение и гл. обр. как энергетич. сырьё (для получения газа и др. видов горючего). М. используют также для получения солей альгиновой к-ты.

МАКРОЭВОЛЮ́ЦИЯ (от *макро*... и *эволюция*), эволюционные преобразования, ведущие к формированию таксонов более высокого ранга, чем вид (родов, семейств, отрядов, классов и т. д.). Термин «М.» введён Ю. А. Филипченко (1927), вслед за к-рым нек-рые учёные полагали, что М. — качественно особый процесс. Однако по представлениям большинства совр. эволюционистов, М. не имеет специфич. механизмов и осуществляется только посредством процессов *микроэволюции*, являясь их интегрированным выражением. Накапливаясь, микроэволюц. процессы получают внеш. выражение в макроэволюц. явлениях. М. представляет собой обобщённую картину эволюц. изменений, наблюдаемую в широкой историч. перспективе. Поэтому только на уровне М. обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органич. мира, к-рые не поддаются наблюдению на уровне микроэволюции.

МАКРОЭРГИ́ЧЕСКИЕ СОЕДИНЕ́НИЯ, высокоэнергетические соединения, природные соединения, содержащие богатые энергией, или макроэргические, связи; присутствуют во всех живых клетках, участвуют в накоплении и превращении энергии. К М. с. относят гл. обр. АТФ и вещества, способные образовывать АТФ в ферментативных реакциях переноса преим. фосфатных групп. Все известные М. с. содержат фосфорильную ($—PO_3^{2-}$) или ацильную ($R — \overset{\underset{\|}{O}}{C} —$) группы и описываются формулой $x — y$, где x — атом N, O, S или C, а y — атом P или C. Реакц. способность М. с. связана с повышенным сродством к электрону атома y, что обусловливает, напр., высокую свободную энергию гидролиза М. с., равную 25,1—58,6 кдж/моль (6—14 ккал/моль). К М. с. относятся также нуклеозидтри-(или ди)-фосфорные к-ты, пирофосфорная и полифосфорная к-ты, креатинфосфорная, фосфопировиноградная, 1,3-дифосфоглицериновая к-ты, ацетил- и сукцинилкофермент А, аминоацильные производные адениловой и рибонуклеиновых к-т и др. М. с. связаны между собой ферментативными реакциями переноса фосфорильных групп, причём промежуточным продуктом обычно служит АТФ — кофермент мн. ферментативных реакций. В целом биол. значение АТФ и связанных с ним М. с. обусловлено их центр. положением на пересечении путей обмена веществ и энергии: они обеспечивают осуществление разл. видов работы, играют ответств. роль в фотосинтезе, биолюминесценции, в биосинтезе природных соединений.

От М. с. следует отличать фосфорильные, ацильные и др. соединения, не имеющие макроэргич. связей и потому не способные образовывать АТФ в реакциях переноса фосфорильных и ацильных групп: нуклеозидмонофосфорные к-ты, нуклеиновые к-ты, фосфосахара, фосфолипиды и др. Однако окисление нек-рых из этих соединений может вести к образованию М. с. См. также *Биоэнергетика*, *Окислительное фосфорилирование*.

МАКСИ́ЛЛЫ (от лат. maxilla — челюсть), нижние челюсти, вторая пара челюстей у многоножек и насекомых, вторая и третья пары — у ракообразных; видоизменённые конечности, осуществляющие перетирание, фильтрацию пищи и подачу её к ротовому отверстию. У ракообразных М. имеют вид листообразных ножек, у к-рых хорошо развито основание (протоподит) с жеват. отростком, ветви частично редуцированы. У многоножек и насекомых М. состоят из неск. склеритов, у нек-рых из них срастаются с ниж. губой, образуя единый комплекс. У высших двукрылых М. преобразованы в колющие органы либо редуцированы. В грызуще-лижущем ротовом аппарате (пчёлы) М. образуют трубку для всасывания нектара, в колюще-сосущем (клопы) и сосущем (чешуекрылые) — хоботок.

МАКСИЛЛЯ́РНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae maxillares), парные выделит. железы у низших ракообразных, мокриц и личинок высших раков. Выводное отверстие открывается у основания 2-й пары максилл (отсюда назв.). По происхождению, строению и функции М. ж. подобны *антеннальным железам*.

МА́КУЛА (от лат. macula — пятно), слуховое пятно, группа чувствит. клеток внутр. уха позвоночных. Нередко в одном отделе лабиринта (овальном, округлом мешочках и лагене) может развиваться по нескольку слуховых пятен. М. овального мешочка (утрикулюса) — рецептор гравитации (воспринимает положение организма по отношению к гравитац. полю), М. круглого мешочка (саккулюса) — рецептор вибрации.

МАЛА́ЙСКИЙ МЕДВЕ́ДЬ, бируанг (*Helarctos malayanus*), млекопитающее сем. медвежьих. Единств. вид рода. Наиб. примитивный из совр. медведей. Дл. тела до 1,4 м, выс. в холке 0,5—0,7 м; масса до 60 кг. Череп короткий, широкий, клыки небольшие. Шерсть короткая, жёсткая, чёрного цвета. Морда желтоватая, на груди белое или оранжевое подковообразное пятно. Населяет равнинные и горные леса Индокитая, Суматры, Калимантана. Активен ночью. Хорошо лазает по деревьям. Всеяден. Детёнышей обычно 2. См. рис. 5 при ст. *Медвежьи*.

МАЛАКОЛО́ГИЯ (от греч. malákion — моллюск и ...*логия*), раздел зоологии, изучающий моллюсков.

МАЛА́Т, анион или соль яблочной к-ты.

МА́ЛАЯ ПА́НДА (*Ailurus fulgens*), млекопитающее сем. енотовых. Единств. вид рода. Иногда относят к сем. медвежьих или вместе с большой пандой выделяют в сем. пандовых (Ailuropodidae). Дл. тела 51—63, хвоста 28—48 см. Голова округлая, с укороченным лицевым отделом. Окраска рыжая, низ и ноги тёмные, «лицо» беловатое. Распространена в Азии (Ю.-З. Китая, Непал, С. Бирмы, С.-В. Индии), живёт в горных бамбуковых лесах. Питается проростками бамбука, травой, плодами, изредка поедает яйца и самих птиц или мелких млекопитающих. Детёнышей 1—4 (обычно 1—2).

МАЛИ́НА, полукустарники из рода рубус. Ок. 120 видов, гл. обр. в умеренном и субтропич. поясах Евразии; в СССР — неск. видов в Европ. части, Ср. Азии, Зап. и Вост. Сибири, на Д. Востоке. Размножаются корневыми отпрысками. Плоды (образуются на побегах второго года) красные, пурпуровые, розоватые, кремовые. Культурные сорта получены на основе М. обыкновенной, или красной (*Rubus idaeus*), М. черноволосистой (*R. melanolasius*) и др. В культуре с 4 в., возделывается во мн. странах, в т. ч. в СССР.

МАЛИ́ННЫЕ ЖУКИ́, малинники (Byturidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 3—5 мм. Тело удлинённое, густо покрыто мелкими волосками. В СССР — 1 род, 2 вида. Жуки питаются бутонами и молодыми листочками, личинки живут в цветках или плодах малины, ежевики и др. розовых. В Евразии, в т. ч. в СССР, обычен малинник обыкновенный (*Byturus tomentosus*). См. рис. 46 в табл. 28.

МАЛО́НОВАЯ КИСЛОТА́, $CH_2(COOH)_2$, метандикарбоновая к-та. В свободном виде присутствует во многих растениях: в листьях бобовых (0,5—

2 мг/г сырого веса), зеленых частях злаков и зонтичных, плодах лимона. В обмене веществ у растений и животных участвует в форме солей — малонатов. Производное М. к.— малонилкофермент А.— важный промежуточный продукт в биосинтезе жирных к-т, может декарбоксилироваться с образованием ацетилкофермента А, участвующего в цикле трикарбоновых к-т. Малонаты конкурентно тормозят фермент сукцинатдегидрогеназу, катализирующую в цикле трикарбоновых кислот обратимое окисление янтарной к-ты до фумаровой к-ты, и поэтому являются ингибиторами клеточного дыхания.

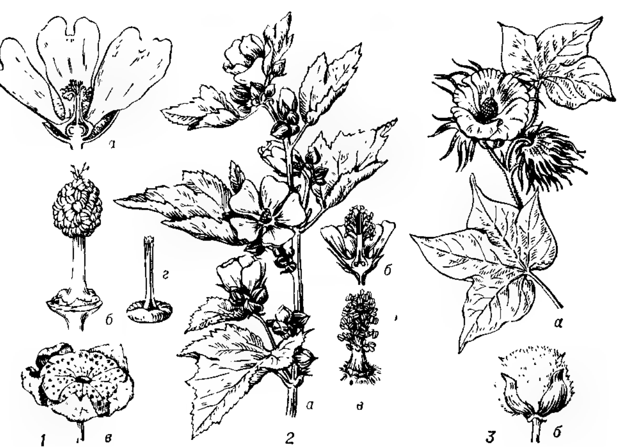
МАЛОЩЕТИ́НКОВЫЕ ЧЕ́РВИ, олигохеты (Oligochaeta), класс кольчатых червей. Дл. от долей мм до 2,5 м (нек-рые дождевые черви). Число сегментов от 5—7 до 600. Параподии и щупальца отсутствуют. Щетинок значительно меньше, чем у многощетинковых червей (отсюда назв.), расположены они обычно пучками (по два пучка по бокам каждого сегмента, кроме ротового). Органы чувств обычно отсутствуют; у немногих водных форм на переднем конце имеются глаза. В классе 25—27 сем. (дождевые черви, наидиды, трубочники, рачьи пиявки и др.), ок. 5 тыс. видов (по др. данным, ок. 3800 видов), распространены всесветно. Большинство — почвенные или пресноводные, ок. 200 видов — морские. В СССР — ок. 100 почвенных и св. 300 водных видов. Гл. обр. детритофаги, неск. видов — хищники, есть паразиты (рачьи пиявки) и комменсалы. Гермафродиты. Половые органы расположены в неск. сегментах тела. Оплодотворение яйца происходит в коконе, образованном выделениями железистых клеток определённого участка тела, т. н. пояска. Нередко размножение происходит без оплодотворения (партеногенез). Развитие прямое; у нек-рых видов отмечено бесполое размножение (поперечным делением). Почвенные формы М. ч. влияют на гумусообразование, улучшают структуру почв и повышают их плодородие, водные — составляют иногда бо́льшую часть общей массы бентоса, способствуют самоочищению загрязнённых водоёмов, служат пищей для рыб.

● Чекановская О. В., Водные малощетинковые черви фауны СССР, М.— Л., 1962.

МА́ЛЫЙ ПОЛОСА́ТИК, минке (*Balaenoptera acutorostrata*), млекопитающее сем. полосатиков. Дл. до 10 м. Тело сверху тёмное, снизу белое. Пластины китового уса (270—330 пар) желтовато-белые, выс. до 25 см. Распространён широко; в Сев. полушарии держится ближе к берегам, часто заходит в бухты и заливы. Беременность ок. 10 мес. Новорождённый дл. до 2,7 м. Лактация 4—5 мес. Объект промысла в сев. частях Тихого и Атлантич. океанов, в Антарктике. См. рис. 4 в табл. 39.

МА́ЛЬВА, просвирник (*Malva*), род растений сем. мальвовых. Одно-, дву- или многолетние травы с длинночерешчатыми, часто лопастными или пальчатораздельными листьями. Цветки пурпуровые, лиловые, розовые или белые, по нескольку в пазухах листьев. Плод распадается при созревании на односемянные доли. Ок. 40 видов, в умеренных, реже субтропич. поясах Сев. полушария. В СССР — ок. 20 видов; растут преим. у жилья, как сорные в посевах, на пустырях, в кустарниках и светлых лесах. М. лесная, или занзивер (*M. sylvestris*), М. незамеченная (*M. neglecta*), М. курчавая (*M. crispa*) и др. содержат каротин и витамин С; их листья и молодые побеги используют в пищу. Богатые слизью цветки и листья М. лесной применяют как обволакивающее и противовоспалит. средство. Нек-рые однолетние виды М., напр. М. курчавая, М. мутовчатая (*M. verticillata*) и др., известные под общим назв. М. кормовая,— ценные кормовые травы. Нек-рые виды — медоносы. М. мускусную (*M. moschata*), М. штокрозовую (*M. alcea*) и др. разводят как декоративные. Иногда мальвой наз. штокрозу розовую.

МА́ЛЬВОВЫЕ, просвирниковые, порядок (Malvales) и семейство (Malvaceae) двудольных растений. Порядок М. происходит, вероятно, от примитивных фиалковых. Деревья, кустарники и травы с очередными, б. ч. простыми листьями с прилистниками. Цветки обычно обоеполые и правильные, с двойным околоцветником. Тычинки внутр. круга многочисленные, часто сросшиеся в трубку. Гинецей ценокарпный, завязь верхняя. Семена с прямым или согнутым зародышем, часто с эндоспермом. 10 сем.: липовые (Tiliaceae), стеркулиевые, диптерокарповые (Dipterocarpaceae), бомбаксовые и др. Сем. М. — эволюционно самое продвинутое в порядке. Травы, кустарники или деревья; характерно опушение из звездчатых волосков. Цветки часто с подчашием, в соцветии или одиночные, обычно протандричные, опыляются преим. насекомыми (возможно и самоопыление). Плод — коробочка или распадающийся на односемянные доли (мерикарпии). Ок. 1000 видов из 80 родов; распространены широко (кроме холодных поясов), гл. обр. в тропиках, особенно Юж. Америки. В СССР — ок. 90 видов из 12 родов: мальва, алтей (*Althaea*), штокроза, гибискус и др. Среди М.— волокнистые растения: хлопчатник, канатник (из рода абутилон), кенаф, бамия, а также лекарственные, напр. алтей лекарственный (*A. officinalis*), и много декор. растений: штокроза, виды мальвы, гибискуса, малопе (*Malope*), павонии (*Pavonia*) и др.



Мальвовые: 1 — мальва лесная (*Malva sylvestris*): а — цветок в разрезе, б — тычинки, сросшиеся в трубку, в — плод, состоящий из долей — мерикарпиев; 2 — алтей лекарственный (*Althaea officinalis*): а — цветущий побег, б — цветок в разрезе, в — тычинки, сросшиеся в трубку, г — пестик; 3 — хлопчатник шершавый (*Gossypium hirsutum*): а — цветущий побег, б — раскрывшаяся коробочка.

МАЛЬПИ́ГИЕВО ТЕ́ЛЬЦЕ (по имени М. Мальпиги), 1) часть нефрона в почках позвоночных (за исключением нек-рых рыб). Представлено клубочком артериальных капилляров, окружённым боуменовой капсулой. В М. т. происходит фильтрация жидкости из крови в мочевые канальцы. Общее число М. т. у человека до 40 млн. 2) В ретикулярной ткани селезёнки позвоночных — лимфоидный узелок (похож на фолликул лимфатич. узла), в к-ром образуются лимфоциты. М. т. располагаются вокруг мелких ответвлений селезёночной артерии.

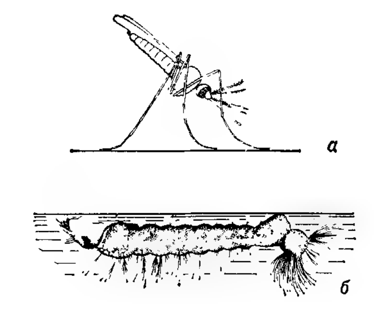
МАЛЬПИ́ГИЕВЫ СОСУ́ДЫ (по имени М. Мальпиги), выделительные и осморегулирующие органы у паукообразных, многоножек и насекомых. М. с. личинок сетчатокрылых и нек-рых жуков выделяют шелковистые нити, идущие на образование кокона. М. с. — трубчатые канальцы, являющиеся слепыми выростами кишечника на границе средней и задней кишок. У паукообразных возникают из энтодермы средней кишки, у многоножек и насекомых — из эктодермы задней кишки. Образованы клетками, апикальная часть плазматич. мембраны к-рых имеет многочисл. микроворсинки (щёточная каёмка), для базальной части плазматич. мембраны характерна складчатость. Мускулатура стенок М. с. обеспечивает их сокращение. Число М. с. у разных животных значительно варьирует: у паукообразных и многоножек 1 пара, у прямокрылых насекомых до 120 пар, у перепончатокрылых до 150 (у тлей и нек-рых первичнобескрылых отсутствуют). Клетки М. с. секретируют в просвет канальцев жидкость с высокой концентрацией K^+ (скорость мочеотделения коррелирует с концентрацией K^+ в гемолимфе, омывающей М. с.). В мочу поступают и др. электролиты, продукты азотистого обмена. Из мочи, поступающей в заднюю и прямую кишки, реабсорбируется вода и нек-рые электролиты. Обезвоженные конечные продукты обмена вместе с непереваренными остатками пищи удаляются через анальное отверстие. См. рис. при ст. *Выделительная система.*

МАЛЬПИ́ГИЯ (*Malpighia*), род растений сем. мальпигиевых порядка истодовых. Невысокие деревья и кустарники тропич. лесов и саванн. Плод — костянка. 30—35 видов, в тропиках Америки и Вест-Индии. На чашелистиках М. 6—10 желёзок, выделяющих масло, к-рое в смеси с пыльцой используют опылители (пчелиные) для выкармливания своих личинок. Плоды культивируемой М. голой (*M. glabra*), известной под назв. барбадосская вишня, употребляют в пищу. Ряд видов разводят как декоративные.

МАЛЬТО́ЗА, солодовый сахар, дисахарид, состоящий из двух остатков глюкозы. Основной структурный элемент крахмала и гликогена. В свободном виде присутствует в прорастающих семенах злаков. Расщепление М. происходит под действием фермента α-глюкозидазы, или

мальтазы, к-рая содержится в пищеварит. соках позвоночных животных, в проросшем зерне, в плесневых грибах и дрожжах. Генетически обусловленное отсутствие этого фермента в слизистой оболочке кишечника человека приводит к врождённой непереносимости М.

МАЛЯРИЙНЫЕ КОМАРЫ, анофелесы (*Anopheles*), род кровососущих комаров. Ок. 300 видов, распространены широко; в СССР — 7 видов. Наибольшее эпидемиол. значение имеет обыкновенный М. к. (*A. maculipennis*). Дл. 6—8 мм. В СССР — не менее шести его подвидов, к-рые иногда считают самостоят. видами. Днём комары мало подвижны, прячутся в убежищах, держат тело под углом к субстрату, вниз головой (ср. *Кулексы*). В поисках добычи самки могут лететь даже против ветра иногда на расстояния св. 3 км. М. к. специализированы на питании кровью крупных стадных животных и человека. Самка выпивает крови по массе немного больше массы своего тела. Зимуют самки. Личинки держатся горизонтально под поверхностью воды, прикрепившись к поверхностной плёнке. По типу питания — фильтраторы, могут соскрёбывать пищу, разгрызать нитчатые водоросли. Все виды М. к. могут переносить малярийных плазмодиев; *A. maculipennis*, кроме того,— промежуточный хозяин паразитирующих у собак филяриид.



Характерные позы имаго (*а*) и личинок (*б*) анофелесов.

МА́МБЫ (*Dendroaspis*), род змей сем. аспидовых. Дл. 2—4 м (чёрная М.— *D. polylepis*). Окраска зелёная, иногда с пятнами, или тёмная. 5 видов, в Африке к Ю. от Сахары, во влажных лесах. Приспособлены к жизни на деревьях; встречаются в кустарниках и на открытых местах. Иногда заползают в селения. Питаются птицами, ящерицами, грызунами. Яйцекладущие. Ядовиты (человек погибает от укуса в течение получаса).

МАМИЛЛЯ́РИЯ (*Mammillaria*), род растений сем. кактусовых. Стебли шаровидные или короткоцилиндрические, покрытые сосочками, несущими на верхушке пучок волосков и колючек. Цветки б. ч. некрупные, развиваются в пазухах сосочков (аксиллах) на верхушке стебля в виде венка. Плоды ягодообразные, вначале погружены в ткань стебля, затем выходят на поверхность (б. ч. на второй год после созревания). Более 350 (по др. данным, ок. 200) видов, от Мексики и Юж. штатов США через Центр. Америку до Венесуэлы и Колумбии; растут в аридных областях, иногда на выс. до 2800 м. среди кустарников, в расщелинах скал на известняковых, глинистых и гранитных почвах. Нек-рые виды образуют подушки. Мн. виды выращивают в оранжереях и комнатах. См. рис. 8 при ст. *Кактусовые*.

МА́МОНТ (*Mammuthus primigenius*), вымерший вид слонов. Известен со 2-й половины плейстоцена Евразии и Сев. Америки. По размерам несколько превосходил совр. слонов, обладал более массивным туловищем, более короткими ногами и хвостом, длинной шерстью и более изогнутыми бивнями. Обитал в условиях открытого ландшафта — арктич. луговой степи и тундры. Питался травянистой и кустарниковой растительностью. М.— современник человека палеолита и объект его охоты. Об этом свидетельствуют находки костей М. на стоянках, а также изображения, сделанные доисторич. человеком. Вымер в конце плейстоцена — начале голоцена, очевидно в связи с изменением климатич. и ландшафтных условий (потепление сопровождалось повышением влажности, и как следствие этого увеличивалась толщина снежного покрова, что затрудняло добывание пищи в зимнее время). На С. Сибири и на Аляске в слоях многолетней мерзлоты найдены М. с сохранившимися мягкими тканями, кожей и шерстью. Наиб. значит. находки таких трупов сделаны в басс. р. Колыма на р. Берёзовка (1901), а также на ручье Киргилях (Магаданская обл.), где в 1977 найден хорошо сохранившийся мумифицированный труп детёныша М. с остатками пищи в желудке и кишечнике (жил ок. 40 тыс. лет назад). См. рис. 1 в табл. 7Б.

● Илларионов В. Т., Мамонт. К истории его изучения в СССР, Горький, 1940; Аугуста Й., Буриан З., Книга о мамонтах, Прага, 1962; Мамонтовая фауна Азиатской части СССР, Л., 1982; Garutt W. E., Das Mammut, Wittenberg, 1964.

МАНАКИ́НОВЫЕ (Pipridae), семейство тиранновых. Дл. 8,5—16 см. Клюв у основания довольно широкий. Крылья и хвост, как правило, короткие. Оперение самцов яркое, сочетание чёрного с жёлтым, красным, белым, реже с голубым; оперение самок зеленоватое. 21 род, 61 вид, в тропич. лесах Центр. и Юж. Америки. В период размножения самцы одиночками, парами или группами (от 5 до 70) устраивают токовые игры на земле или на ветвях. В кладке 2 яйца. Питаются ягодами, плодами, насекомыми.

МА́НГО (*Mangifera*), род растений сем. анакардиевых. Вечнозелёные деревья выс. 10—45 м с цельными листьями. Цветки обоеполые и тычиночные, мелкие, белые, в метельчатых соцветиях. Плод — костянка, зелёная, жёлтая или красная, с крупным семенем в сочном околоплоднике. Ок. 40 видов, в Юго-Вост. Азии. Важное плодовое дерево тропиков — М. индийское (*M. indica*), с древних времён культивируемое в Индии. Кисловато-сладкие, душистые крупные плоды (дл. до 25 см, диам. 10 см) съедобны, широко экспортируются из Индии и др. стран. Выращивают также М. сизое (*M. caesia*), М. пахучее (*M. foetida*) и др., более мелкие плоды к-рых используются местным населением.

МАНГОБЕ́И, мангабеи (*Cercocebus*), род мартышкообразных обезьян. Дл. тела 40—80 см, хвост значительно длиннее. Передние конечности короче задних, между пальцами кожные перепонки. У нек-рых видов (напр., у гривистого М.— *C. albigena*) имеется горловой мешок-резонатор. Защёчные мешки большие. Седалищные мозоли соединены. Окраска от тёмно-серой до каштановой и светло-коричневой; на шее и плечах волосы удлинённые, на голове — «шапочка», хохолок. 4—5 видов, в экв. лесах Центр. и Зап. Африки. Ведут древесный и полудревесный образ жизни. Растительноядные. Живут семейными группами (20—40 особей). Развита мимика. В естеств. условиях изучены недостаточно. В неволе размножаются. Подвид чубастого М. (*C. galeritus galeritus*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 1—3 в табл. 57.

МА́НГРЫ, мангровы (от англ. mangrove), древесно-кустарниковые растит. сообщества, развитые на периодически затопляемых участках мор. побережий и устьев рек, защищённых от прибоя и штормов коралловыми рифами или прибрежными о-вами. Преим. во влажных тропиках — участки побережий Вост. Африки, Юж. Азии, Австралии и Океании. Зап. побережье Африки и тропич. берега Америки бедны М. В зависимости от частоты и продолжительности затопления, характера субстрата (илистый или песчаный), соотношения пресной и мор. воды (в устьях рек) растения в М. расположены поясами, в каждом из к-рых доминируют один-два (иногда несколько) видов. Древесные породы, слагающие М., — настоящие галофиты с пневматофорами и ходульными корнями, плоды — с воздухоносной тканью, могут длит. время плавать в воде. Видовой состав М. небогат (немногим более 20 видов растений): чаще всего они состоят из представителей родов ризофора, соннератия, *Bruguiera*, *Avicennia* и др. В М. встречаются эпифиты, гл. обр. луизианский мох и др. Среди обитателей М. характерны рыбы сем. прыгуновых (*Periophthalmus koelreuteri* и др.), многочисленны крабы, а также нек-рые виды устриц.

МАНГУ́СТЫ (*Herpestes*), род виверровых. Дл. тела 23—64 см, хвоста 23—51 см. Туловище удлинённое, конечности короткие, морда острая. Шерсть короткая, грубоватая. Окраска бурая, разных оттенков, иногда со светлыми пятнами. 14 видов, в Африке, на Ю.-З. Европы, в Малой, Передней и Юж. Азии. Акклиматизированы в Вест-Индии, на Гавайских о-вах и о-вах Фиджи, нек-рых о-вах Адриатич. моря. Обитают в разл. биотопах (от лесов до пустынь). Питаются мелкими животными, преим. грызунами и змеями, в т. ч. ядовитыми; иммунитета к яду змей не имеют, справляются с ними благодаря быстрой реакции. Иногда наносят ущерб птицеводству. Легко приручаются. Наиб. известен самый крупный в роде египетский М., ихневмон, или фараонова крыса (*H. ichneumon*), в Африке, на Ю.-З. Европы и в Передней Азии. Часто содержится в домах (для истребления грызунов и змей). М. наз. также ряд др. родов сем. виверровых — полосатых М. (*Mungos*), карликовых М. (*Helogale*), жёлтых М. (*Cynictis*) и т. п. См. рис. 1 при ст. *Виверровые*.

МАНДАРИ́Н (*Citrus reticulata*), небольшое вечнозелёное деревце (выс. 2—3 м) рода цитрус. Плод — гесперидий, слегка сплюснутый, оранжевый; благодаря слабому развитию ср. слоя околоплодника кожура легко отделяется от мякоти. В диком состоянии неизвестен. Возделывается в Японии, Китае, странах Юж. Европы (завезён в 19 в. из Юго-Вост. Азии) и Юж. Америки. В СССР — осн. цитрусовая культура, гл. обр. в условиях влажных субтропиков Грузии, реже в Азербайджане. Для М. характерны партенокарпия, муж. стерильность, апомиксис. М. используется в селекции (напр., скрещивание с апельсином) как материнская форма, передающая потомству морозостойкость и раннеспелость. Известны отдалённые гибриды: танжело (мандарин × грейпфрут), тангор (мандарин ×

апельсин), цитрандарин (мандарин × трифолиата) и др.

МАНДАРИ́НКА (*Aix galericulata*), птица сем. утиных. Дл. ок. 40 см. У самца в брачном наряде на голове хохол, пурпур по зелёный сверху и рыжий с белым с боков; внутренние второстепенные маховые перья подняты как паруса. Распространена в Юго Вост. Азии, в СССР — в Приамурье, Приморье и на Юж. Курильских о вах. Селится по берегам лесных речек; гнёзда в дуплах. Питается моллюсками, червями, икрой рыб, семенами водных растений. М. разводят как декор. птицу. В Красной книге СССР. См. рис. 1 при ст. *Утиные*.

МАНДИ́БУЛЫ (лат. mandibula — челюсть, от mando — жую, грызу), жвалы, верхние челюсти, первая пара челюстей у ракообразных, многоножек и насекомых; видоизменённые головные конечности, осуществляющие размельчение пищи (грызущий ротовой аппарат) или прокалывание добычи и всасывание жидкой пищи (колюще-сосущий аппарат). У ракообразных основание М. образует твёрдую жеват. пластинку, у нек рых сохраняется внутр. ветвь конечности (эндоподит) в виде щупика. У многоножек М. состоят из двух-трёх подвижно сочленённых склеритов, подразделены на коксоподит и подвижную жеват. лопасть — лацинию. У большинства насекомых М. цельные, без щупика, обычно с режущими краями. У форм с грызуще-лижущим ротовым аппаратом (пчёлы) М. модифицированы и имеют вид шипиков, у бабочек редуцированы.

МАНДРАГО́РА (*Mandragora*), род растений сем. паслёновых. Многолетние травы с толстым корнем. 5—6 видов, в Средиземноморье, Зап. Азии и Гималаях. В СССР 1 вид — М. туркменская (*M. turcomanica*), эндемик Зап. Копетдага. Многолетнее травянистое бесстебельное растение с крупными широкоовальными листьями, собранными в прикорневую розетку диам. до 1,6 м. Корни достигают глубины 2 м. Подземные стебли-каудексы своеобразно ветвятся, образуют толстые (до 25 см) крахмаловместилища. Плод — оранжевая ароматная многосемянная ягода диам. 5–6 см; съедобна. Редкий, исчезающий вид, в Красной книге СССР. Виды М. известны с глубокой древности в странах Юго-Вост. Европы и Ближнего Востока как растения, обладающие магической силой и приносящие счастье (особенно корень М., часто напоминающий фигуру мужчины или женщины). Содержат алкалоиды гиосциамин, скополамин, атропин и др.; используются как лекарств. растения.

Мандрагора туркменская.

МАНДРИ́ЛЫ (*Mandrillus*), род мартышкообразных обезьян. Самые крупные в подсем. мартышковых: дл. тела самца св. 1 м, масса более 40 кг; дл. хвоста 7—12 см. Плотные, сильные животные с мощными конечностями. Самцы ярко окрашены: на вытянутой вперёд лицевой части головы, по бокам от рыже-красного носа имеются мозолистые гребни с продольными желобками синего и красного цвета; окружающие лицо бакенбарды и борода жёлтые, волосы на голове ярко-каштановые, на спине — тёмные, на ниж. поверхности тела — светлые, желтоватые. Самки тёмно окрашены. 2 вида — мандрил (*M. sphinx*) и дрил (*M. leucophaeus*), в дождевых лесах Экв. Африки. Большую часть дня проводят на земле, кормятся и спят на деревьях. Всеядные. Живут небольшими семейными группами. Драчливы и агрессивны. В неволе размножаются. Известны гибриды между мандрилом и дрилом и между ними и павианами. Иногда М. включают в род павианов. См. рис. 7—8 в табл. 57.

МАНЖЕ́ТКА (*Alchemilla*), род многолетних, редко однолетних трав сем. розовых. Листья пальчато-лопастные, округлые, складчатые, нижние — в розетке. Цветки мелкие, зеленоватые или желтоватые, безлепестные, в клубочках, собранных в щитковидно-метельчатое соцветие. Плоды орешковидные, распространяются ветром. Характерен апомиксис. Ок. 300 видов (по др. данным, значительно больше), преим. в Европе, а также в Азии, Африке и Америке; в СССР — 260 видов, гл. обр. в лесной зоне и лесном, субальп. и альп. поясах гор; растут по лугам, кустарникам, опушкам, полянам, светлым лесам, у дорог. См. рис. 3 в табл. 23.

МАНИЛКА́РА (*Manilkara*), род растений сем. сапотовых. Б. ч. крупные вечнозелёные или листопадные деревья с млечным соком (латексом), иногда кустарники. Цветки б. ч. обоеполые, 6-членные, обычно в пучках в пазухах листьев или на старых ветвях. Плод — крупная желтовато-зелёная, красная или чёрная ягода с 1—6 семенами. Ок. 70 видов, в тропиках, б. ч. в дождевых лесах. Плоды мн. видов, в т. ч. саподиллы, съедобны. Нек рые М. дают ценную тёмноокрашенную древесину (напр., *M. elata*); из млечного сока ряда видов получают балату — продукт, близкий к гуттаперче; самую лучшую балату даёт *M. bidentata* (прежде *M. balata*) из Центр. и Юж. Америки.

МАНИО́К, маниот (*Manihot*), род растений сем. молочайных. Травы или кустарники, редко деревья. Цветки однополые, растения однодомные. Св. 160 видов, в тропич. Америке. Кустарник М. съедобный, или кассава (*M. esculenta*),— важное пищ. растение тропиков обоих полушарий, гл. обр. в Африке и Юж. Америке (особенно в Бразилии). Растение с мощным, слабо ветвящимся, одревесневающим стеблем выс. до 3 м. Цветки мелкие, в длинных метельчатых соцветиях (муж. цветки — в верхних частях, женские — в нижних). Плод — коробочка. Из клубневидно утолщённых корней (дл. до 50 см, иногда до 1 м, масса до 15 кг), содержащих до 40% крахмала, получают муку и крупу (тапиока, или маниоковое саго). Все части растения содержат горький гликозид, к рый под действием ферментов расщепляется с образованием синильной к-ты (употребление в пищу сырых клубней или их неправильное приготовление может привести к отравлению). Древняя культура Бразилии, Мексики и Вест-Индии. В Старый Свет М. завезён португальцами. В Центр. и Юж. Америке возделывается также М. сладкий (*M. dulcis*).

МАННА́НЫ, запасные и опорные полисахариды растений, состоящие гл. обр. из остатков маннозы. Разнообразные по структуре М. содержатся в клеточных стенках, где они связаны с белком; в клеточных стенках водорослей и высших растений присутствуют труднорастворимые линейные β-(1,4)-маннаны. К резервным полисахаридам (слизям) относятся галактоманнаны бобовых и глюкоманнаны однодольных.

МАННИ́Т, шестиатомный алифатич. спирт. В большом кол ве содержится в лишайнике аспицилия съедобная (т. н. манна), а также в бурых водорослях (морская капуста), маслинах и др. растениях, в грибах. При окислении даёт маннозу и фруктозу. Применяется в пищ. и фармацевтич. пром-сти, а также при произ-ве поверхностно-активных веществ, олиф, смол, лаков и др.

МАННО́ЗА, моносахарид из группы гексоз, изомер глюкозы. Структурный компонент мн. полисахаридов и смешанных биополимеров растительного, животного и бактериального происхождения. В природе встречается в виде D-формы. В свободном виде обнаружена в плодах цитрусовых, анакардиевых. Активированная форма М. — гуанозиндифосфат-D манноза (ГДФМ), по видимому, участвует в биосинтезе маннозосодержащих биополимеров. Из ГДФМ осуществляется биосинтез D маннуроновой к-ты, L фукозы, L галактозы, D-рамнозы и др.

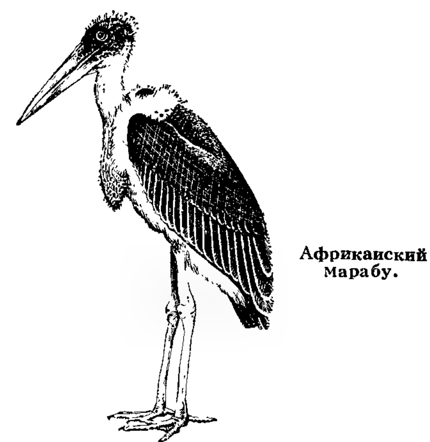
МА́НТА, морской дьявол (*Manta birostris*), рыба сем. мантовых, или рогачёвых (Mobulidae), отр. хвостоколообразных (Dasyatiformes). Туловище в передней части плоское, шир. до 6,6 м (диск), масса до 1,5 т, иногда более. Хлыстовидный хвост сравнительно короткий, глаза по краям головы. Грудные плавники заострены, передние части их обособлены и образуют головные плавнички, напоминающие рога. Рот широкий, с многочисл. мелкими бугорковидными зубами на ниж. челюсти. Цедильный аппарат образован жаберными пластинками, хорошо развит. Спина чёрная, брюхо ярко-белое. Обитает в верх. слоях тропич. океанич. вод. Выпрыгивает из воды, производя при падении шум, слышный за неск. километров. Питается планктоном и мелкой рыбой. Самка рождает лишь 1 детёныша дл. до 125 см и массой ок. 10 кг. Мясо съедобное, печень богата жиром. Объект спортивного лова. См. рис. 5 в табл. 38 Б.

МА́НТИЯ (от среднегреч. mantíon — покрывало, плащ), наружная складка кожи у моллюсков, плеченогих и усоногих ракообразных, покрывающая всё тело животного или его часть. Как правило, спец. железистые клетки М. выделяют наруж. скелет (раковину). М. водных форм обычно выстлана мерцат. эпителием, движение ресничек к-рого создаёт ток воды через мантийную полость. М. оболочников наз. чаще *туникой*. У позвоночных М., или плащом (pallium), наз. кору головного мозга.

МАНУ́Л (*Felis manul*), млекопитающее рода кошек. Дл. тела ок. 50 см, хвоста 21—31 см. Уши закруглённые, «баки» хорошо развиты. Ноги короткие. Шерсть длинная, пушистая, желтовато-серая; на задней половине спины и на хвосте поперечные чёрные полосы. Распространён в Малой, Передней, Южной и Центр. Азии; в СССР — в Ср. Азии, на Ю. Казахстана, на Алтае, в Туве и Забайкалье, изредка на Ю. Закавказья. Обитает в степях и пустынях. Живёт в норах тарбаганов, расселинах скал. Питается грызунами. В Красной книге СССР. См. рис. 3 при ст. *Кошачьи*.

МАРАБУ́ (*Leptoptilos*), род аистовых. Крупные птицы (выс. 110—150 см) с массивным клювом. Голова и шея покрыты редким пухом; на шее голый горловой ме-

шок. 3 вида: африканский М. (*L. crumeniferus*) — в тропич. Африке, индийский М. (*L. dubius*) и яванский М. (*L. javanicus*) — в Юго-Вост. Азии. Индийский и африканский М. гнездятся колониями на деревьях или скалах. После



Африканский марабу.

периода гнездования откочёвывают к населённым пунктам, где вместе с грифами питаются отбросами и падалью. Африканский М. часто сопровождает львов и др. хищников, поедая остатки их добычи. Яванский М. селится отд. парами и держится вдали от человека.

МАРА́Л, две географич. расы (подвида) благородного оленя: алтайский (*Cervus elaphus sibiricus*) и тянь-шанский (*C. e. songaricus*) олени. Разводят в оленеводч. х-вах ради пантов.

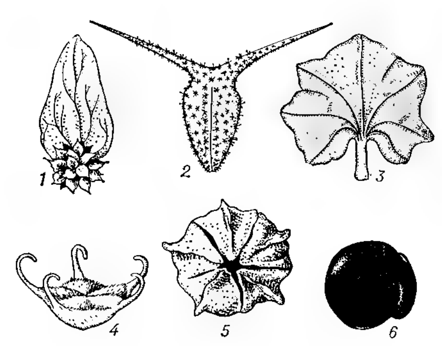
● Федосенко А. К., Марал. Экология; поведение, хозяйственное значение, А.-А., 1980.

МАРА́ЛИЙ КО́РЕНЬ, растение из рода *левзея*; служит пастбищным кормом для маралов (отсюда назв.).

МАРГАРИ́ТКА (*Bellis*), род одно- или многолетних растений сем. сложноцветных. Листья в прикорневой розетке. Корзинки одиночные. Семянки без хохолка или только с колечком коротеньких щетинок. Св. 10 видов, в Европе и странах Средиземноморья; в СССР — 3 вида. М. многолетняя (*B. perennis*) произрастает в Крыму, Закарпатье и Зап. Европе; с древности культивируется (обычно двулетник) как декоративное.

МА́РЕВЫЕ (Chenopodiaceae), семейство растений порядка гвоздичных. Преим. многолетние травы, полукустарники и полукустарнички, часто с членистыми суккулентными стеблями и ветвями, реже кустарники и небольшие деревья, иногда лианы. Листья б. ч. очередные и цельные, нередко они полностью редуцированы и функцию фотосинтеза несут стебли. Цветки мелкие, обоеполые, полигамные или однополые (одно- или двудомные), безлепестные, б. ч. протогиничные, в мелких густых клубочках, собранных в соцветия. Ветро- или насекомоопыляемые растения; часто самоопыление. Семена распространяются ветром или животными. Ок. 1500 видов из более чем 100 родов, по всему земному шару, преим. на засолённых местообитаниях умеренных и субтропич. поясов. Большинство М.— ксерофиты, характерные обитатели пустынь и полупустынь, солончаков. Нек-рые М. (особенно виды лебеды и мари) засоряют поля, огороды и сады. В СССР св. 400 видов из 58 родов, гл. обр. на Кавказе и в Ср. Азии. Среди М.— пищевые (свёкла, шпинат), кормовые (виды лебеды и др.), пастбищные (виды солянки, ежовника, кохии, кумарчика, верблюдки, терескена и др.), лекарственные (марь), красильные (марь, лебеда), инсектицидные (ежовник) растения, закрепители песков (саксаул, виды солянки и др.). 2 вида сем. М. в Красной книге СССР.

Маревые: *1* — марь белая (*Chenopodium album*): *а* — обоеполый цветок; *2* — лебеда татарская (*Atriplex tatarica*); *3* — солянка Рихтера (*Salsola richteri*): *а* — цветок; *4* — кумарчик растопыренный (*Agriophyllum squarrosum*): *а* — плод; *5* — солерос европейский (*Salcornia europaea*): *а* — цветок.



Плоды и семена маревых: *1* — соплодие шпината огородного (*Spinacea oleracea*); *2* — плод рогача песчаного (*Ceratocarpus arenarius*); *3* — лебеды веероплодной (*Atriplex flabellum*); *4* — бассии иссополистной (*Bassia hyssopifolia*); *5*, *6* — плод и семя мари белой (*Chenopodium album*).

МАРЕ́НА (*Rubia*), род растений сем. мареновых. Многолетние травы, полукустарники, невысокие кустарники. Ок. 55 видов, в умеренных поясах; в СССР — ок. 20 видов, преим. в Ср. Азии. Подземные органы неск. видов М. содержат красящие вещества. М. красильная, или крапп (*R. tinctoria*), с древности возделывалась ради яркой (красной, фиолетовой и др.) стойкой краски для тканей. С открытием синтетич. красителей культура М. красильной сохранилась лишь в нек рых странах Азии, где её используют для окраски ковров. М. меловая (*R. cretacea*), М. гладкая (*R. laevissima*) и М. Резниченко (*R. rezniczenkoana*) — в Красной книге СССР.

МАРЕ́НОВЫЕ (Rubiaceae), семейство растений порядка горечавковых; иногда выделяют в самостоят. порядок, к рый считают связующим звеном между горечавковыми и ворсянковыми. Ок. 500 родов, ок. 6500 видов, распространены широко, но гл. обр. в тропиках и субтропиках; в СССР — 13 родов (ок. 200 видов), из к рых наиб. крупные подмаренник и психотрия (*Psychotria*); последний род включает ок. 800 видов, почти целиком тропических. К М. относятся кофейное дерево, лекарственные (хинное дерево, ипекакуана), красильные (марена, моринда — *Morinda*), декоративные (гардения, ясменник и др.) растения.

МАРИ́НКИ (*Schizothorax*), род пресноводных рыб семейства карповых. Дл. до 50—70 см (обычно 25—45), масса до 8 кг, но, как правило, меньше. 2 пары усиков. В спинном плавнике слегка зазубренная колючка, перед анальным плавником ряд увеличенных чешуй («расщеп»). Много видов, в водоёмах Азии от Вост. Ирана до верховьев р. Меконг; в СССР — 5 видов, в горных водоёмах Ср. Азии и Закавказья. Нерест с мая по август, у балхашской М. (*S. argentatus*) — в апреле — мае, на каменистом грунте, часто на течении. Плодовитость 13,5—28 тыс. икринок.

В период нереста икра, а возможно, молоки и плёнка брюшины ядовиты. Молодь питается бентосом и растениями, взрослые — хищники. Объект промысла и спортивного лова. См. рис. 18 в табл. 33.

МАРЛИ́НЫ (*Makaira*), род рыб сем. парусниковых. Дл. до 5 м (иногда неск. более), масса до 900 кг. Рыло удлинённое. Первый спинной плавник длинный, невысокий. 2—3 вида, в тропич. и субтропич. водах всех океанов. Прибрежные или океанич. пелагич. рыбы. Хорошие пловцы. Хищники. Питаются крупными рыбами и кальмарами. Объект промысла и спортивного лова.

МАРМОЗЕ́ТКИ, собственно игрунки (*Callithrix*), род игрунковых обезьян. Дл. тела от 15 до 25 см, хвоста 25—40 см. У разл. видов М. мягкий волосяной покров серый, серебристый, коричневый, почти чёрный; на лице бакенбарды, около ушей длинные пучки белых волос, часто — грива, на хвосте — светлые и тёмные поперечные полосы. 8 видов, в тропич. и субтропич. лесах Юж. Америки (Бразилия, Перу, Эквадор). Живут в кронах высоких деревьев, на землю спускаются крайне редко. Всеядные. Держатся семейными группами по 3—12 особей. Хорошо изучена уистити, или обыкновенная игрунка (*C. jacchus*),— лабораторное животное (выведены гнотобиоты). Белоухая (*C. aurita*) и желтоголовая (*C. flaviceps*) игрунки находятся на грани вымирания, эти виды, а также серебристая (*C. argentata*) и белоплечая (*C. humeralifer*) игрунки — в Красной книге МСОП. См. рис. 1 в табл. 56.

Отд. род игрунковых обезьян — карликовые М. (*Cebuella*) с единств. видом *C. pygmaea*. Самые мелкие среди приматов — дл. тела 13—15 см, хвоста 20 см. Обитают в верховьях Амазонки. Дневные животные, на ночь забираются в дупла. Могут совершать прыжки дл. до 2 м. Насекомоядные и растительноядные. Общаясь между собой, быстро, по-птичьи щебечут. Объединяются в семейные группы. Обычно рождают 2—3 детёнышей. Нередко встречаются на засеянных полях и пастбищах.

МАРО́ККСКАЯ САРАНЧА́ (*Dociostaurus maroccanus*), прямокрылое насекомое сем. настоящих саранчовых (Acrididae). Дл. 20—38 мм. Распространена от Сев. Африки и Юж. Европы до Центр. Азии (сев. Афганистан); в СССР — в предгорных лёссовых полупустынях и пустынях Юж. Казахстана, Ср. Азии, Закавказья и в степях Ю. Европ. части. Обычно заселяет только целинные земли с мятликом луковичным и осокой узколистной. Отрождение личинок — ранней весной, развитие 30—40 сут, яйцекладка в начале — середине июня. При массовом размножении может серьёзно вредить хлопчатнику и др. технич., а также огородным, бахчевым и плодовым культурам, хлебным злакам, виноградникам, посевам кормовых трав, лугам и пастбищам.

МАРСИ́ЛЕЯ, марсилия (*Marsilea*), род водных папоротников сем. марсилеевых (Marsileaceae) одноимённого порядка. Невысокие травы с ползучим корневищем. Листья длинночерешчатые, погружённые или плавающие. Ок. 60 видов, в тропич., субтропич. и умеренных поясах; в СССР — 3 вида, на ниж. Волге, Кавказе и в Ср. Азии. Растут в водоёмах, на болотах, периодически затапливаемых и пересыхающих местах. Богатые крахмалом спорокарпии М. в тропиках употребляются в пищу. Мн. М.— аквариумные растения.

МАРТЫ́ШКИ (*Cercopithecus*), род мартышкообразных обезьян, самый многочисленный в отр. приматов. Стройные, изящные животные. дл. тела от 20 до 70 см. У большинства М. хвост длиннее тела. Защёчные мешки большие. Седалищные мозоли раздельные. Волосяной покров на спине густой, мягкий, тёмносерый, оливковый, зеленоватый, на груди и животе — более редкий, светлый до белого. От 15 до 19 видов с мн. подвидами. Наиб. известна зелёная М. (*C. aethiops*, *C. sabaeus*) с ярко-зелёной «шапочкой» на голове, белыми бакенбардами и хвостом в 1,5 раза длиннее тела. Широко распространены в Африке к Ю. от Сахары. Обитают в дождевых, сезонных, горных тропич. и саванновых лесах. Большую часть времени проводят на деревьях, могут совершать прыжки на 10—15 м. По земле передвигаются быстро, опираясь на ладони и подошвы. Всеядные. Живут стадами, обычно группируются вокруг самца-вожака. В одном стаде могут объединяться разные виды М., напр. усатые М. (*C. cephus*) и белоносые М. (*C. nictitans*), М. мона (*C. mona*) и карликовые М., или талапойны (*C. talapoin*). Молчаливы, неагрессивны. Средства общения развиты беднее, чем у др. представителей подсем. мартышковых. Совершают набеги на сады, посевы, забираются в хижины. Издавна содержались в неволе. Лабораторные животные (почки зелёных М. используют при культивировании вируса полиомиелита для получения вакцины). См. рис. 4, 5 в табл. 57.

МАРТЫШКООБРА́ЗНЫЕ, церкопитековые, низшие узконосые обезьяны (Cercopithecidae), семейство узконосых обезьян. Размеры мелкие или средние — дл. тела 20—100 см, хвоста от неск. см до 100 см и более (у одного вида отсутствует). Самцы крупнее самок и нередко более ярко окрашены. Плотность телосложения варьирует. Передние конечности равны задним или короче их. При передвижении по деревьям пользуются всеми четырьмя конечностями. Волосяной покров без подшёрстка, почти полностью покрывает тело и хвост, более редкий на груди и животе. Лицо, ладони, подошвы, седалищная область оголены. Череп от округлого, со сглаженным рельефом и небольшим лицевым отделом, до удлинённого, с большим надглазничным валиком и вытянутым вперёд лицом. Зубов 32, клыки большие. Головной мозг с бороздами и извилинами, но небольшой (100—170 см³). В систематике семейства много неясного. Чаще выделяют 2 подсем.: тонкотелые обезьяны и мартышковые (Cercopithecinae). Последние весьма разнородны по внеш. виду и объединяют 7 родов: макаки, мангобеи, павианы, мандрилы, гелады, мартышки и гусары. Распространены в Африке, Юго-Вост. Азии и на нек-рых о-вах Малайского архипелага. Обитатели преим. лесов и саванн тропич. и субтропич. поясов, нек-рые виды — в умеренном поясе — до 40° с. ш. (Китай, Япония). Образ жизни общественный. Стада б. или м. сложной структуры с иерархич. системой доминирования. Продолжительность жизни в естеств. условиях неизвестна (в неволе макаки доживали до 35, павианы до 35—40 лет). Мн. виды М. малочисленны. 18 видов и подвидов в Красной книге МСОП. См. рис. 10—14 в табл. 56 и табл. 57.

МАРША́НЦИЕВЫЕ МХИ (Marchantiidae), подкласс печёночных мхов. Известны с карбона. Талломные формы, обычно в виде дихотомически ветвящихся розеток или стелющихся лентовидных пластинок, прикрепляющихся к почве ризоидами. Дл. ветвей таллома от неск. мм до неск. см, толщина 1—3 мм. Муж. и жен. гаметангии погружены в ткань таллома или приподняты на особых подставках. Распространены широко, особенно богато представлены в тропиках. Преим. напочвенные растения, редко скальные или водные. 3 порядка: сферокарповые (Sphaerocarpales), маршанциевые (Marchantiales), моноклеевые (Monocleales); 16 семейств, 35 родов, ок. 420 видов. У маршанциевых таллом разделён на осн. и ассимиляц. ткани, с масляными тельцами в особых клетках и со склеренхимными волокнами (у нек-рых видов). Талломы часто с воздушными камерами и устьицами, с ниж. стороны — с брюшными чешуйками и ризоидами. См. рис. 3 в табл. 11.

МАРЬ (*Chenopodium*), род растений сем. маревых. Одно-, дву-, редко многолетние травы, иногда полукустарники и кустарники. Листья очередные, иногда с мучнистым налётом. Цветки обычно обоеполые. Св. 200 видов, гл. обр. в умеренных поясах; в СССР — ок. 30 видов. М. белая (*C. album*) — космополитный сорняк. Молодые листья и побеги М. белой, М. красной (*C. rubrum*) и др. используют для салатов и супов. 2 тропич. амер. вида (*C. anthelminticum* и *C. ambrosioides*) содержат в семенах эфирное масло — аскаридол, используемое как глистогонное средство; оба вида культивируют во мн. странах, в СССР — на Украине и Кавказе. Квиноа (*C. quinoa*) — высокогорная хлебная культура в Юж. Америке (гл. обр. в Перу и Чили). Нередко М. ошибочно наз. лебедой. См. рис. 1 при ст. *Маревые*.

МАРЬЯ́ННИК (*Melampyrum*), род однолетних трав сем. норичниковых. Цветки в пазухах крупных, часто ярко окрашенных прицветников, собраны в кистевидные или колосовидные соцветия. Ок. 30 видов, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — 16 видов. М. (как и нек-рым другим норичниковым) свойствен сезонный диморфизм. Несмотря на наличие зелёных листьев, корни у М. образуют гаустории, к-рыми они прикрепляются к корням др. растений, высасывая из них цитат. вещества. У большинства видов М. паразитизм обязателен для осуществления полного жизненного цикла. Растут по лесам, кустарникам, полянам, на лугах, нек-рые — сорные. Размножаются только семенами, снабжёнными мясистым придатком (ариллоидом), привлекающим муравьёв, к-рые, поедая его, растаскивают семена (мирмекохория). Часто встречающийся М. дубравный, или иван-да-марья (*M. nemorosum*), — лекарств. растение. Семена мн. видов М. ядовиты.

МАСКИРО́ВКА животных, окраска и форма, делающие животных в сочетании с поведением менее заметными на фоне окружающей среды; тип *покровительственной окраски и формы.*

Криптическая окраска (К. о.) животного обеспечивает сходство особи с окружающим фоном. Животные, обитающие в траве, имеют зелёную окраску (ящерицы, кузнечики, гусеницы), обитатели пустынь — жёлтую или бурую (пустынная саранча, ушастая круглоголовка, сайгак). Мн. виды животных меняют К. о. в течение онтогенеза (детёныши и взрослые особи тюленей), в разл. сезоны года (заяц-беляк, белка). Нек-рые животные способны изменять окраску в соответствии с фоном, что достигается пере-

распределением пигментов в хроматофорах покровов тела (каракатицы, камбалы, агамы и др.). К. о. обычно сочетается с позой покоя.

Дизруптивная, или расчленяющаяся, окраска (Д. о.) характеризуется наличием контрастных пятен и полос, нарушающих зрит. впечатление о контурах тела, вследствие чего животное становится незаметным на фоне с чередующимися пятнами света и тени. Д. о. часто сочетается с криптической, т. е. пятна в окраске животного гармонируют с фоном. Д. о. свойственна мн. животным (саранчовым, бабочкам, жукам-усачам, ящерицам, бурундукам, зебрам).

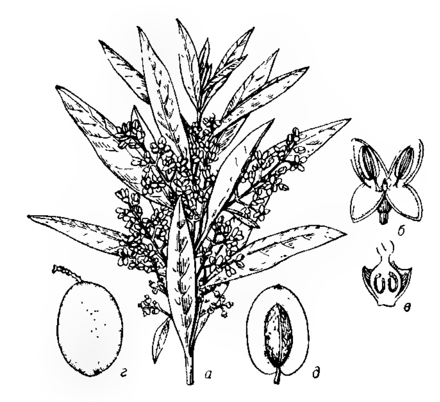
Скрадывающая окраска основана на эффекте противотени: наиболее ярко освещаемые участки тела окрашены темнее менее освещаемых; при этом окраска кажется более монотонной, а очертания животного сливаются с фоном. Такая окраска («тёмная спина — светлое брюхо») характерна для большинства рыб и др. обитателей толщи воды, для мн. птиц и нек-рых млекопитающих (олени, зайцы).

Экспериментально доказано, что преимущества в М. способствуют успеху в борьбе за существование. См. табл. 50 и 51.

МАСКУЛИНИЗА́ЦИЯ (от лат. masculinus — мужской, мужского пола), развитие у самки муж. вторичных половых признаков. Наблюдается у самок рыб, земноводных, птиц, млекопитающих как следствие нарушения гормонального баланса. В эксперименте введение муж. половых гормонов (андрогенов) беременным самкам млекопитающих (крысам, мышам, морским свинкам) или в яйца птиц приводит к появлению у зародышей жен. особей муж. половых признаков. Пересадка семенника кастрированной курице сопровождается развитием у неё петушиного головного убора, появлением способности петь по-петушиному и муж. полового инстинкта. М. у человека наз. вирилизмом. Ср. *Феминизация*.

МАСЛЁНОК (*Suillus*), род грибов сем. болетовых. Шляпка диам. 5—10 см, слизистая, клейкая, беловатая, сероватая, бурая, жёлтая, жёлто-бурая. Гименофор трубчатый, разл. оттенков жёлтого и бурого цвета. Ножка сплошная, с клейким или слизистым кольцом или с бородавочками. Ок. 50 видов, все — ценные съедобные грибы. Распространены в Евразии, Америке, Австралии; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке. Растут летом и осенью, чаще в хвойных, редко в листв. лесах. Наиб. известны М. жёлтый (*S. luteus*), М. желтоватый (*S. flavidus*) и М. жёлто-бурый (*S. variegatus*).

МАСЛИ́НА, олива (*Olea*), род растений сем. маслиновых. Вечнозелёные деревья или кустарники выс. до 10—15 м. Листья супротивные, ланцетные, кожистые. Цветки мелкие, беловатые, чаще обоеполые, душистые, в пазушных соцветиях. Плод — костянка. Ок. 60 видов, в тропиках и субтропиках. М.— характерный элемент жестколистных кустарников и редкостойных лесов. В культуре как масличное растение — М. культурная, или оливковое дерево (*O. europaea*). Долговечные (живут до 1000 лет), ветроопыляемые растения. Мякоть плодов содержит 25—80% невысыхающего масла (лучшие сорта его известны как прованское). Культура М. известна с 3—2-го тыс. до н. э. Крупные плантации гл. обр. в странах Средиземноморья. В СССР её выращивают в Туркмении, Грузии, Азербайджане, Крыму.



Маслина: *а* — цветущая ветвь; *б* — цветок; *в* — завязь (продольный разрез); *г* — плод; *д* — он же в разрезе.

МАСЛИ́ННАЯ МУ́ХА (*Dacus oleae*), насекомое сем. пестрокрылок. Дл. 4—5 мм. Распространена на Ю. Зап. Европы, Канарских о-вах, в Сев. Африке, Азии. Личинка развивается в плодах культурной маслины (оливкового дерева). Лёт в конце мая — начале июня, яйца откладывает под кожицу неспелых плодов, мякотью к-рых питаются личинки. 3—6 поколений в год. Серьёзный вредитель культурной маслины в странах Средиземноморья.

МАСЛИ́НОВЫЕ, порядок (Oleales) и единств. семейство (Oleaceae) двудольных растений. Деревья или кустарники, иногда лазающие, обычно с супротивными листьями. Цветки в кистях, колосьях и др. соцветиях, обычно обоеполые, правильные, б. ч. с двойным 2—6-членным околоцветником. Тычинок обычно две, гинецей ценокарпный из двух плодолистиков. У нек-рых родов выражена гетеростилия. Плод — ягода, костянка, коробочка или крылатка. Семена с эндоспермом или без него, с прямым зародышем. 30 родов, ок. 600 видов, в умеренных, субтропич. и тропич. поясах, особенно разнообразны в Юго-Вост. Азии и Австралии; в СССР — ок. 25 видов из 3 родов. Среди М.— источники пищевых (маслина) и эфирных (жасмин, османтус — *Osmanthus*) масел, ценной древесины (ясень). Мн. виды сирени, жасмина, ясеня выращивают как декоративные.

МАСЛИ́ЧНАЯ ПА́ЛЬМА (*Elaeis*), род растений сем. пальм. 2 вида, в тропиках Юж. Америки и Африки. Наиб. известна африканская М. п. гвинейская (*E. guineensis*). Ствол выс. 15—20 (иногда до 30) м. Листья перистые, дл. до 7 м. Однодомное растение, но обычно на одном дереве одновременно развиваются либо только женские, либо только мужские соцветия. Жен. соцветие содержит до 6 тыс. пестичных цветков, мужское — до 150 тыс. тычиночных. Живут М. п. ок. 100 лет. Зацветают на 4—8-м году жизни. Соплодие (плод — костянка величиной со сливу) весит 25—50 кг. В сочном околоплоднике до 70% пальмового масла, в семенах содержится до 26% т. н. ядропальмового масла. оба используются в пищу, для произ-ва маргарина, а также в мыловаренной пром-сти. Из сладкого сока, получаемого подсочкой соцветий, готовят пальмовое вино. Естеств. насаждения — в зап. части Экв. Африки, в культуре — в тропиках. гл. обр. в Зап. Африке, где возделывается с 17 в.

МАСЛЮКО́ВЫЕ (Pholidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. до 30 см. Тело ланцетовидное, сильно сжатое с боков. Голова маленькая. Грудные плавники малы, брюшные — рудиментарные или отсутствуют, спинной плавник длинный, состоит из множества колючих лучей. 5 родов, ок. 15 видов, в морях сев. частей Атлантич. и Тихого (включая Японское м.) океанов; в СССР — 2 рода, 7 видов, в Баренцевом, Белом, Балтийском и дальневост. морях. Литоральные и сублиторальные рыбы. Атлантический, или обыкновенный, маслюк (*Pholis gunnelus*) обычно обитает на глуб. до 50 м. Нерест с ноября по март. Икра донная, плодовитость 80—150 икринок. Кладку охраняют. Питаются М. мелкими ракообразными, моллюсками, икрой рыб.

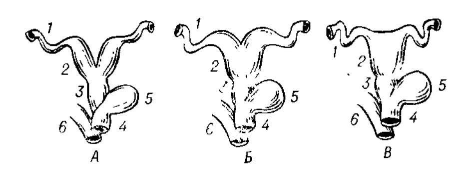
МАСЛЯНОКИ́СЛЫЕ БАКТЕ́РИИ, возбудители маслянокислого брожения; относятся к сахаролитич. клостридиям. Анаэробные, спорообразующие, грамположительные палочки. Сбраживают моно- и полисахариды с образованием в качестве осн. конечных продуктов масляной и уксусной к-т, CO_2, H_2. Мн. виды фиксируют N_2. Широко распространены в природе и разлагают огромные кол-ва органич. вещества. Могут вызывать порчу пищ. продуктов. Типичные представители — *Clostridium pasteurianum*, *C. butyricum*. Близки к М. б. ацетонобутиловые бактерии (*C. acetobutylicum*), сбраживающие углеводы с образованием ацетона, бутанола и нек-рых других веществ.

МАСТИ́КС, смола, получаемая подсочкой стволов мастикового дерева (*Pistacia lentiscus*) рода фисташка. Состоит из смоляных к-т (ок. 42%), инертных углеводородов (ок. 50%), эфирных масел (2—3%) и др. Антисептик, связующее пилюль, пластырей. Растворы М. в скипидаре (лаки) используют для защиты произведений живописи и разбавления художеств. масляных красок.

МАСТОДОНЗА́ВРЫ (*Mastodonsaurus*), род вымерших земноводных из группы лабиринтодонтов. Известны из триаса (гл. обр. верхнего) Центр. Европы, Юж. Приуралья. Дл. до 5 м. Череп треугольный, резко уплощённый (дл. до 125 см), с крупными сближенными глазницами, желобки боковой линии хорошо развиты; позвоночник стереоспондильный. Туловище широкое и плоское, конечности короткие. Придонные малоподвижные хищники пресных водоёмов. 5 видов. См. рис. в табл. 5А.

МАСТОДО́НТЫ (Mastodontidae), семейство вымерших хоботных. Ок. 15 видов. Известны начиная с нижнего олигоцена Сев. Африки. В Евразии вымерли в конце плиоцена, в Африке — в начале антропогена, в Америке дожили до начала голоцена. Выс. в холке от 1,5 до 3,2 м. У бугорчатозубых М. (Mastodontinae) коронки зубов состояли из отдельных сосковидных бугорков, у гребнезубых М. (Stegodontinae) бугорки зубов образовывали поперечные гребни. Резцы в виде бивней; у древних М.— по паре верхних и нижних, позже — только по паре верхних. От гребнезубых М. произошли слоны. М. принадлежали к разным экологич. типам — от болотных до лесных. Изучение М. имеет большое значение для стратиграфии континентальных отложений кайнозоя. См. рис. 1 в табл. 7А.

МА́ТКА (uterus), мешковидный или каналообразный орган женской половой системы у животных и человека, служащий вместилищем яиц или эмбрионов. Обычно в М. развиваются зародыши, обеспечивается их питание и газообмен. У беспозвоночных М. наз. различные не-



Различные типы строения матки у плацентарных млекопитающих: *А* — двойная; *Б* — двурогая; *В* — простая; *1* — яйцевод; *2* — матка; *3* — влагалище; *4* — мочеполовой синус; *5* — мочевой пузырь; *6* — прямая кишка.

гомологичные друг другу органы. Так, у трематод и ленточных червей М.— б. или м. длинный, наполняющийся яйцами канал, соединяющий оотип с половой клоакой, а у самок скребней — колоколообразный канал, выводящий из полости тела наружу зрелые яйца. У живородящих онихофор роль М., в к-рых развиваются зародыши, выполняют даже нефридии. Среди позвоночных М. имеется только у живородящих форм: акуловых, нек-рых костистых рыб, немногих земноводных и пресмыкающихся и у млекопитающих. Физиол. связь развивающихся в М. зародышей с организмом матери осуществляется посредством плаценты. М. позвоночных имеет мощную мышечную стенку и хорошо снабжается кровью. М. млекопитающих — первично парный орган, дифференцирующийся из яйцеводов. У клоачных пара яйцеводов продолжается в две М., открывающиеся непосредственно в клоаку. У сумчатых чаще всего имеется пара яйцеводов, две М. и два влагалища. У нек-рых сумчатых влагалища б. или м. срастаются. У плацентарных всегда одно влагалище, но М. может оставаться двойной с парой отверстий, ведущих во влагалище (капский муравьед, слоны, нек-рые грызуны и др.). При двураздельной М. правая и левая М. срастаются ниж. концами и открываются во влагалище общим отверстием (большинство грызунов, нек-рые хищники, свиньи), а при двурогой — срастаются наполовину своей длины (насекомоядные, хищные, копытные, киты). У части рукокрылых и у приматов обе М. сливаются в единую простую М.

У женщин М. расположена в полости малого таза между мочевым пузырём и прямой кишкой. Масса её 40—50 г у нерожавших женщин и 90—100 г у много рожавших. Нижний, суженный конец М. (шейка) охвачен влагалищем. Внутри М. имеется полость в форме треугольника с двумя отверстиями вверху, ведущими в маточные трубы (яйцеводы). Полость М. переходит в канал шейки, открывающийся своим наруж. отверстием (маточный зев) во влагалище. Слизистая оболочка выстлана цилиндрич. мерцательным эпителием, снабжена многочисл. железами и в связи с менструальным циклом подвержена изменениям.

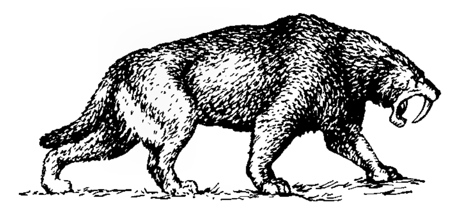
МА́ТОЧНАЯ ТРУ́БА [tuba (salpinx) uterina], фаллопиева труба (tuba Fallopi; по имени Г. Фаллопия), верхний отдел яйцевода у самок млекопитающих, по к-рому яйцеклетка проходит из яичника в матку. Длина каждой из двух М. т. у женщины от 6 до 20 см, чаще 10—12 см. М. т. открывается в брюшную полость около яичника воронкообразным расширением и сообщается с полостью матки маточным отверстием. Перистальтика М. т. и направленное в сторону матки биение ресничек мерцат. эпителия её слизистой оболочки способствует перемещению оплодотворённого яйца в полость матки.

МА́ТОЧНОЕ МОЛОЧКО́, секрет слюнных желёз рабочих пчёл-кормилиц; содержит белки (до 50%), жиры, углеводы, минер. соли, витамины и др. биологически активные вещества. М. м. пчёлы кормят личинку матки (в течение всего периода её развития), матку (в период яйцекладки), личинок рабочих пчёл и трутней до 3 дневного возраста (затем — смесью мёда и перги). Препарат из М. м. (апилак) используют в медицине и парфюмерии.

МА́ТРИКС (лат. matrix, от mater — основа, букв. мать) в цитологии, основное гомогенное или тонкозернистое вещество клетки, заполняющее внутриклеточные промежутки между структурами. Состав его у разных структур значительно различается по белкам, метаболитам, ионам. Важнейшая роль М. цитоплазмы (*гиалоплазмы*), как внутр. полужидкой среды клетки, заключается в объединении всех клеточных структур в единую систему и обеспечении взаимодействия между ними в процессах клеточного метаболизма.

МАТЬ-И-МА́ЧЕХА (*Tussilago*), род многолетних трав сем. сложноцветных с единств. видом — М.-и-м. обыкновенная, или камчужная трава (*T. farfara*). Встречается в Евразии до Вост. Сибири и Гималаев, в Сев. Африке и Сев. Америке (заносное), на влажных почвах и на открытых, незатенённых местах. Ниж. поверхность листьев мягкая, беловойлочная («мать»), верхняя — голая, холодная («мачеха») — отсюда название. Цветки жёлтые; цветёт ранней весной, до появления ассимилирующих листьев. Корневища уходят в почву на глуб. св. 1 м. Одно растение способно дать до 17 тыс. плодов-семянок, к-рые благодаря хохолку далеко (до 4 км) разносятся ветром. Однако большее значение имеет вегетативное размножение — частями корневища. М. и-м.— пионерное растение, быстро осваивает свободные площади, но впоследствии вытесняется др. растениями. Листья и соцветия содержат гликозиды, сапонины, слизи и др. вещества (употребляются при заболеваниях дыхат. путей). Ранний медонос. См. рис. 1 в табл. 19.

МАХА́ЙРОДЫ, саблезубые тигры (*Machairodus*), род вымерших кошачьих. Известен из миоцена и плиоцена Вост. полушария. М. крупнее совр. тигра. Имели большие саблевидные верх.



клыки (с режущими зазубренными краями), к-рыми умерщвляли крупных толстокожих растительноядных животных (носорогов, мастодонтов и др.); их вымирание привело к исчезновению М. В СССР найдено неск. видов. Близкие роды жили в Сев. Америке.

МАХАО́Н (*Papilio machaon*), бабочка сем. парусников. Крылья в размахе 80—90 мм. Распространена в Евразии (включая тропики), Сев. Африке, Сев. Америке. Обычно два, редко три поколения, на С. ареала — одно. Лёт в мае — июне и июле — августе. Яйца откладывает поодиночке на листья зонтичных и рутовых. Зимует куколка. В Красной книге СССР. См. рис. 1 в табл. 26.

МАЦЕРА́ЦИЯ (лат. maceratio, от macero — размягчаю, размачиваю), разъединение растительных или животных клеток в тканях при растворении или разрушении межклеточного вещества. У растений в естеств. условиях М. происходит при схизогенном образовании межклетников, в мякоти созревших сочных и при раскрывании сухих плодов, перед отпадением листьев (в отделит. слое). М. животных тканей обычно происходит при длит. соприкосновении их с водой. Искусств. М. используют для приготовления разл. анатомич. и гистологич. препаратов, а также в пром-сти, напр. при обработке волокнистых растений (лён, конопля).

МАЧО́К (*Glaucium*), род растений сем. маковых. Одно-, дву-, реже многолетние травы с жёлтым млечным соком. Цветки крупные, жёлтые или оранжево-красные, одиночные. Плод — стручковидная коробочка. Ок. 30 видов, в Европе, Зап., Ср. и Центр. Азии; в СССР — 10 видов, в юж. районах Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии; растут б. ч. по сухим каменистым склонам и галечникам. М. рогатый (*G. corniculatum*) — сорняк полей. М. жёлтый (*G. flavum*), встречающийся в Крыму и Зап. Закавказье по мор. побережьям,— в Красной книге СССР; в культуре — как лекарств. растение.

МАШ (*Phaseolus aureus*), растение рода фасоль. Однолетние, травы с мелкими золотисто-жёлтыми цветками. Распространён только в культуре (как пищевое, кормовое и сидеральное растение) — в Индии, Индонезии, Японии, Китае, Филиппинах; в СССР — на поливных землях Ср. Азии. Родина — Юго Зап. Азия. Иногда М. относят к роду вигна.

МЕВАЛО́НОВАЯ КИСЛОТА́, 3,5-диокси-3-метилпентановая к-та, один из важнейших промежуточных продуктов обмена веществ у животных, растений и микроорганизмов, родоначальник всех *изопреноидов*. Образование М. к.— начальное звено в синтезе холестерина. Биосинтезируется М. к. в микросомах с участием трёх молекул ацетилкофермента А. Ферментативное фосфорилирование М. к. и расщепление образующейся 5-пирофосфо-3-фосфомевалоновой к-ты приводит к образованию изопентенилпирофосфата — осн. строит. блока (т. н. изопреновая единица) при биосинтезе изопреноидов.

МЕГА..., МЕГАЛО... (от греч. mégas, род падеж megálu — большой), составная часть сложных слов, указывающая на крупные размеры, напр. *мегалоциты*, *мегаэволюция*).

МЕГАКАРИОЦИ́ТЫ (от *мега...*, *карио...* и *...цит*), крупные (до 40 мкм) клетки в кроветворных органах млекопитающих. Развиваются из стволовых кроветворных клеток. Ядро многолопастное, полиплоидное, содержащее много ядрышек; в их цитоплазме имеется множество мелких митохондрий, развитый комплекс Гольджи, полисомы и мелкие гранулы. У млекопитающих из М. образуются кровяные пластинки, участвующие в свёртывании крови.

МЕГАЛОБЛА́СТЫ (от *мегало...* и *...бласт*), первичные эритробласты, одна из форм красных кровяных клеток, свойственная зародышам высших позвоночных на ранних стадиях развития. Крупные, способные к делению клетки, образуются в сосудах жел-

точного мешка. Постепенно в процессе созревания в М. уплотняется, пикнотизируется ядро, накапливается гемоглобин, теряется способность к делению и они превращаются в мегалоциты. Во второй половине внутриутробной жизни новообразование М. прекращается.

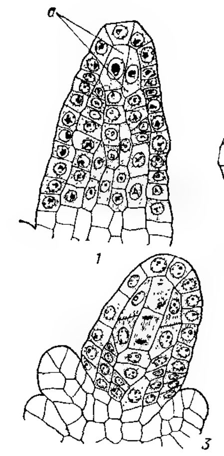
МЕГАЛОЦИ́ТЫ (от *мегало...* и *...цит*), красные кровяные клетки зародышей высших позвоночных на поздних стадиях развития (первичные эритроциты). Образуются в результате дифференцировки мегалобластов. Обеспечивают дыхание и питание тканей зародыша. К концу внутриутробной жизни погибают и исчезают из организма. Их функцию (после рождения) начинают выполнять вторичные, или истинные, эритроциты, образующиеся в костном мозге.

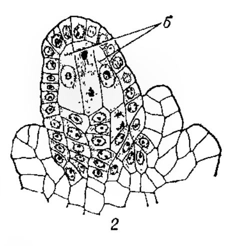
МЕГА́НТРОПЫ (*Meganthropus*), род вымерших высших приматов. Известен по фрагментам двух ниж. челюстей *M. palaeojavanicus*, обнаруженных в 1941 и 1953 на о. Ява, и по обломку ниж. челюсти *M. africanus*, найденному в 1939 в Вост. Африке вблизи оз. Виктория. Все фрагменты крупных размеров (близки к размерам ниж. челюсти гориллы). Геологически М. датируются ранним плейстоценом. Филогенетич. положение неясно; одни антропологи относят М. к гигантским человекообразным обезьянам, другие — к питекантропам, третьи — к австралопитековым.

МЕГАСПО́РА (от *мега...* и *спора*), макроспора, крупная гаплоидная клетка разноспоровых высших растений, образующаяся в результате мейотич. деления мегаспороцита и дающая начало жен. гаметофиту: у папоротникообразных — жен. заростку, у голосеменных — первичному эндосперму, у цветковых — зародышевому мешку. М. прорастают в заростки либо внутри мегаспорангия (много у полушника, по 8—16 у лепидодендровых и сигиллярии, по 2—4 у большинства селагинелл, по одному у водных папоротников), либо вне его (у марсилеи, нек-рых селагинелл). У семенных растений М. образуются по 4 в нуцеллусе семязачатка. При апоспории возможно развитие гаметофита не из споры, а из др. клеток спорофита.

МЕГАСПОРА́НГИЙ (от *мега...* и *спорангий*), макроспорангий, многоклеточный орган разноспоровых высших растений, в к-ром развиваются мегаспоры. У бессеменных разноспоровых растений (селагинелла, полушник, марсилея, сальвиния и др.) М. имеют обычное для спорангиев строение и состоят из стенки и спорогенной ткани, клетки к-рой развиваются в мегаспороциты. М. располагаются на мегаспорофиллах в обоеполых или раздельнополых стробилах (селагинелла) или в сорусах (сальвиния, марсилея). У семенных растений мегаспорангию соответствует центр. часть семязачатка — нуцеллус, к-рый всегда окружён особым защитным покровом — интегументом. М. голосеменных обычно массивные, снабжённые запасом питат. веществ и окружены единств. покровом. М. цветковых растений характеризуются значит. разнообразием в строении и имеют 1 или 2 интегумента. Строение М. — важный таксономич. признак. См. рис. при ст. *Спорангий*.

МЕГАСПОРОГЕНЕ́З (от *мегаспора* и *...генез*), развитие у разноспоровых высших растений мегаспор (или мегаспориальных ядер) в мегаспорангии из мегаспороцита в результате мейоза. У большинства разноспоровых растений мейоз сопровождается последоват. заложением





Мегаспорогенез у резухи кавказской (*Arabis caucasica*): *1* — недифференцированный бугорок семяпочки с двумя археспориальными клетками (*а*); *2* — развивающиеся мегаспороциты (*б*); *3* — стадия формирования тетрад (второе деление мейоза).

клеточных стенок, так что после первого деления образуется диада (2 клетки), а после второго — тетрада (4 клетки) обособленных гаплоидных мегаспор. У бессеменных растений каждая мегаспора прорастает в жен. гаметофит; у семенных развивается обычно одна, а три других отмирают. При описанном ходе М. зародышевый мешок развивается из одной мегаспоры и наз. моноспорическим. В др. случаях при М. заложение клеточных перегородок может быть подавлено. Иногда клеточная перегородка закладывается только после первого деления мейоза, а после второго не образуется. В этом случае М. завершается образованием диады, каждая из клеток к-рой содержит по два свободных мегаспориальных ядра. Такая двуядерная клетка соответствует двум необособившимся мегаспорам и из неё развивается двухспоровый (биспорический) зародышевый мешок (напр., у лука, ландыша, нек-рых амариллисовых). В др. случаях (у тюльпана, лилии, майника) оба деления мейоза не сопровождаются заложением клеточных перегородок и весь мегаспороцит превращается в клетку с 4 свободными ядрами (4-ядерный ценоцит). Такие ценоциты дают начало четырёхспоровым (тетраспорическим) зародышевым мешкам. Моноспорич. зародышевые мешки рассматриваются как исходные и характерны для 80% исследованных покрытосеменных. Двух- и четырёхспоровые зародышевые мешки считаются производными, возникшими позднее в ходе эволюции. См. также *Зародышевый мешок*.

МЕГАСПОРОФИ́ЛЛ (от *мега...* и *спорофилл*), видоизменённый лист разноспоровых высших растений, несущий мегаспорангий. У плауновидных (напр., у селагинеллы) М. напоминают вегетатив. листья (отличаются от них наличием язычка) и обычно собраны в обоеполые стробилы. У голосеменных М. разнообразного строения, а стробилы однополые — мегастробилы. Напр., у нек-рых саговников М. чешуевидные, перистые, жёлтые или красноватые. У хвойных М. практически неразличимы в общей слитной структуре т. н. семенной чешуи. У цветковых растений мегаспорофиллу функционально и морфологически соответствует плодолистик.

МЕГАСПОРОЦИ́Т (от *мега...*, *спора* и *...цит*), макроспороцит, материнская клетка мегаспор разноспоровых высших растений. В М. в результате мейоза образуется тетрада мегаспор. М. развиваются в мегаспорангии из клеток археспория. У бессеменных разноспоровых растений (папоротнико-, плауновидные) образуется обычно большое число М., у семенных — от одного до нескольких. Большое число М. в сочетании с хорошо развитой париетальной тканью считается древним признаком и характерно для мн. голосеменных, а также для примитивных семейств цветковых (казуариновые, розовые, пионовые и др.). Комплекс М. встречается и в высокоспециализированных семействах (у нек-рых сложноцветных, зонтичных, крестоцветных) и рассматривается как вторичный признак. У большинства цветковых растений развивается единств. М. См. рис. при ст. *Мегаспорогенез*.

МЕГАТЕ́РИИ (*Megatherium*), род вымерших млекопитающих отр. неполнозубых; гигантские наземные ленивцы. Известны из верхнего плиоцена — плейстоцена Юж. и Сев. Америки. Туловище массивное (дл. до 6 м), ноги короткие. Питались листьями и молодыми побегами, к-рые доставали, вставая на задние ноги, при этом опирались на мощный хвост и пригибали ветви длинными передними конечностями с загнутыми когтями. Ок.

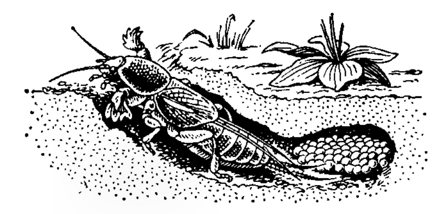
5 видов. Остатки М., в т. ч. целые скелеты, многочисленны. Разл. виды М. характерны для разных стратиграфич. горизонтов плейстоцена Америки.

МЕГАЭВОЛЮЦИЯ (от *мега...* и *эволюция*), совокупность эволюц. процессов, ведущая к формированию наиб. крупных таксонов (классов, типов). Термин «М.» введён Дж. Г. Симпсоном (1944). Иногда М. рассматривается как частный случай *макроэволюции*.

МЕДВЕ́ДИЦЫ (Arctiidae), семейство ночных бабочек. Крылья в размахе обычно 30—80 мм, в покое складываются крышеобразно. Хоботок у многих редуцирован. Гусеницы покрыты волосками. Св. 7000 видов, преим. в тропиках; в СССР — ок. 100 видов. Полифаги, питаются в осн. листьями травянистых растений. Окукливание в шелковинном коконе, часто с примесью волосков. Зимуют гусеницы, изредка куколки или яйца. В СССР обычны М. Кайя (*Arctia caja*), М.-госпожа [*Panaxia* (*Callimorpha*) *dominula*] и др. В лесах и садах на Ю. Европ. части вредит американская белая бабочка (*Hyphantria cunea*), завезённая из Сев. Америки, в предгорных р-нах Ср. Азии — пастбищная М. (*Ocnogyna loewii*). 4 вида М. в Красной книге СССР. См. рис. 21, 21а в табл. 27.

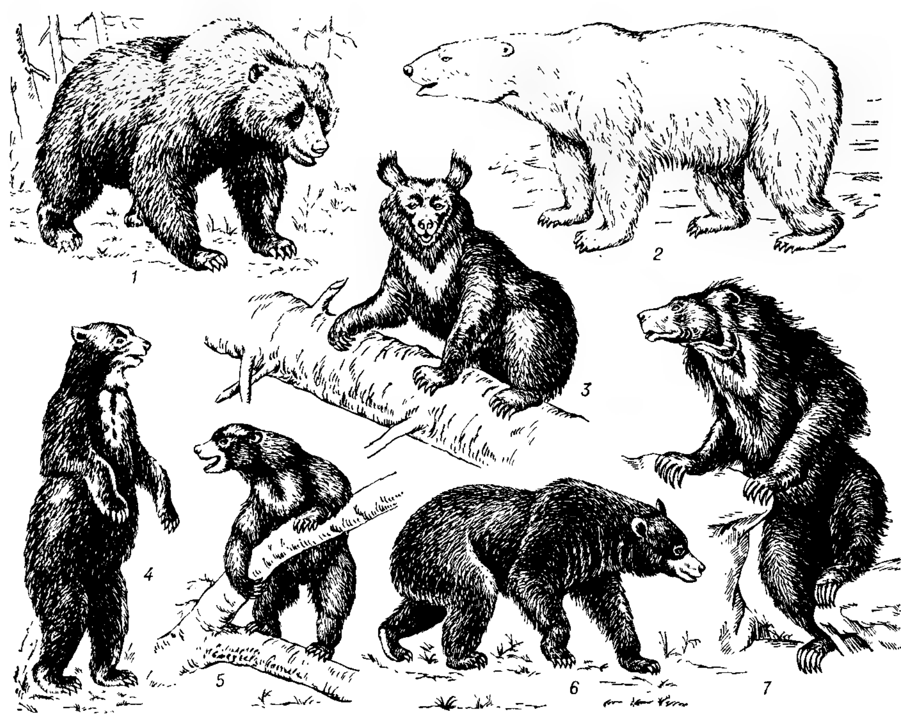
МЕДВЕ́ДКИ (Gryllotalpidae), семейство сверчковых. Дл. 25—60 мм. Передние ноги копательные, усики короткие, яйцеклада нет. Живут в почве. 46 видов, на всех континентах. В СССР — 3 вида: обыкновенная М. (*Gryllotalpa gryllotalpa*), дл. 35—50 мм, одношипная М. (*G. unispina*) и дальневосточная М. (*G.*

africana). Для откладки яиц самка устраивает в земле гнездо на глуб. 10—20 см, через 10—12 сут отрождаются личинки, к-рые и зимуют. Могут повреждать полевые и овощные культуры.



Обыкновенная медведка в норке с яйцами.

МЕДВЕ́ЖЬИ (Ursidae), семейство млекопитающих отр. хищных. Известны со среднего миоцена Евразии; в плиоцене проникли в Сев. Америку, в плейстоцене — в Юж. Америку и Сев. Африку. Наибольшее число родов и видов — в плиоцене. В плейстоцене Евразии был обычен пещерный медведь. Телосложение массивное. Голова большая, морда удлинённая. Лапы мощные, пятипалые, стопоходящие, когти не втяжные. Хвост короткий. Мех густой, с развитым подшёрстком. Резцы и клыки крупные, предкоренные небольшие (частично редуцированы), коренные массивные, уплощённые. Сильно развито обоняние. 16 родов, в т. ч. 4 современных: род медведи (*Ursus*), включающий 4 вида — бурый (его подвид — гризли), белый, белогрудый медведи, барибал (нередко все виды этого рода считаются самостоят. родами), и монотипич. роды — малайский и очковый медведи, губач. В СССР — 3 вида: бурый, белый и белогрудый. Обитают от пустынь до высокогорий, от тропич. лесов до арктич. плавучих льдов. Юж. виды преим. растительноядные, северные более плотоядны и всеядны. Размножаются с 3—4-го года жизни, не ежегодно. Беременность ок. 7 мес; детёнышей от 1 до 5. Продолжительность жизни до 30—40 лет. Численность и ареалы всех видов М. в 20 в. резко сокращаются; в ряде стран находятся под охраной. 5 видов и 5 подвидов в Красных книгах МСОП и СССР. Иногда к семейству М. относят малую и большую панду.



Медвежьи: *1* — бурый медведь (*Ursus arctos*); *2* — белый (*U. maritimus*); *3* — белогрудый (*U. thibetanus*); *4* — очковый (*Tremarctos ornatus*); *5* — малайский (*Helarctos malayanus*); *6* — барибал (*U. americanus*); *7* — губач (*Melursus ursinus*).

МЕДИА́ЛЬНЫЙ (позднелат. medialis, от лат. medius — средний), расположенный ближе к медианной плоскости тела или по направлению к ней. Напр., М. сторона конечности — её внутр. сторона. Ср. *Латеральный*. См. *Тело*.

МЕДИА́ННЫЙ (от лат. medianus — средний), срединный, находящийся посередине. Напр., М. плоскость — плоскость, делящая тело человека на две симметричные половины — правую и левую; М. нерв — срединный нерв в плечевом сплетении. Ср. *Сагиттальный*.

МЕДИА́ТОРЫ (от лат. mediator — посредник), нейротрансмиттеры, физиологически активные вещества, посредством к-рых в нервной системе осуществляются контактные межклеточные взаимодействия; вырабатываются нервными и рецепторными клетками. Молекулы М. выделяются в межклеточную среду (синаптич. щель) специализированным для секреции участком поверхностной мембраны пресинаптич. клетки (источник М.) и диффундируют к рецепторной мембране постсинаптич. клетки; реакция между М. и рецептором служит начальным звеном синаптич. передачи (см. *Синапсы*). Этот процесс может быть очень быстрым (единицы мс) и может повторяться с высокой частотой, т. к. синаптич. щель обычно невелика (20—50 нм) и в ней действует эффективный механизм удаления М. (ферментативная инактивация, обратный захват пресинаптич. клеткой и т. д.).

Нервным и рецепторным клеткам, продуцирующим М., присуща химич. специфичность, т. е. способность синтезировать, накапливать и выделять секрет определённого состава. М. концентрируются в цитоплазматич. пузырьках (т. н. синаптич. везикулах), скопления к-рых характерны для пресинаптич. участков нейрона (терминальные расширения аксона, иногда дендриты). Выводятся они из клетки благодаря механизму, наз. экзоцитозом: мембрана везикулы соединяется с поверхностной секреторной мембраной так, что образуется отверстие, через к-рое содержимое пузырька попадает в межклеточную среду. Интенсивность секреторного процесса регулируется ионами Ca^{2+}.

М. амбивалентны, т. е. каждый из них способен оказывать разные, в т. ч. противоположные, синаптич. эффекты. Знак эффекта (возбуждение, торможение), как и его скорость, определяется гл. обр. типом ионных каналов постсинаптич. мембраны, открывающихся или закрывающихся при взаимодействии М. с рецептором. К М. относятся ацетилхолин, дофамин, норадреналин, адреналин, серотонин, гистамин, октопамин, ряд нейропептидов (энкефалины, соматостатин и др.), нек-рые аминокислоты (глутаминовая, аспарагиновая, глицин, гамма-аминомасляная, возможно, таурин и др.). Число веществ, обладающих медиаторной функцией, по мере изучения увеличивается, гл. обр. за счёт физиологически активных пептидов нервной ткани — нейропептидов. Кроме того, в составе нервной ткани обнаружены клетки, специализированные для синтеза и секреции веществ, подобных известным пептидным гормонам (ангиотензину, нейротензину и др.), для нек-рых из них уже показана медиаторная функция.

Разнообразие М. присуще всем организмам, обладающим нервной системой, при этом у животных, относящихся к разным систематич. группам, наблюдаются сходные наборы специфич. нейронов. Очевидно, что медиаторные различия между нейронами представляют собой древнюю, консервативную черту нейронных систем, существенно важную для их функционирования.

● Бак З., Химическая передача нервного импульса, пер. с франц., М., 1977; Сахаров Д. А., Медиаторы, в кн.: Общая физиология нервной системы, Л., 1979, с. 218—277; Теория химической передачи нервного импульса. Этапы развития, сост. М. Я. Михельсон, Л., 1981.

МЕДИЦИ́НСКАЯ ПИЯ́ВКА (*Hirudo medicinalis*), кольчатый червь сем. челюстных пиявок (Hirudinidae). Дл. в среднем 12 см, шир. ок. 1 см. Окраска чаще тёмная, с характерным рисунком на спине. В ротовой полости 3 челюсти с острыми зубчиками. Слюнные железы выделяют белковое вещество антифибрин (гирудин), препятствующее свёртыванию крови при кровососании. Желудок с 10 парами отростков, в к-рых сохраняется высосанная кровь. Обитает в пресных стоячих и медленно текущих водах гл. обр. Средиземномор. подобласти Палеарктики, встречается в Ср. Европе; в СССР — в Молдавии, на Украине, Кавказе, в Ср. Азии, к С. и В. от этих р-нов редка, на С. Европ. части и в Сибири (кроме её Ю.-В.) отсутствует. Сосёт кровь гл. обр. земноводных и млеко-

питающих. Используется для лечения при нек-рых болезнях. Разводится в лабораторных условиях.

МЕДОЕ́Д (*Mellivora capensis*), млекопитающее сем. куньих. Единств. вид рода. Дл. тела 68—75 см, хвоста 17—20 см. Туловище массивное, конечности короткие, лапы широкие, с длинными крепкими когтями, приспособленными для рытья. Волосяной покров редкий, грубый. Низ тела чёрно бурый, сверху светлый чепрак. Распространён в Африке (исключая сев.-вост. часть), в Передней, Ср. и Юж. Азии (п-ов Индостан), в СССР — на Ю. Туркмении. Живёт на равнинах, в норах. Детёнышей 3—4. Питается мелкими позвоночными и насекомыми, в т. ч. пчёлами и осами, а также мёдом. Редок и мало изучен, в Красной книге СССР. См. рис. 8 при ст. *Куньи*.

МЕДОСО́СОВЫЕ (Meliphagidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 10—35 см. Клюв тонкий, слегка изогнутый. Кончик языка со щёткой, помогающей высасывать нектар из цветков. 42 рода, 160—170 видов, на о-вах Бали, Нов. Гвинея, в Австралии, Нов. Зеландии, на о-вах Океании и Гавайских о-вах, 1 вид в Юж. Африке. Древесные и кустарниковые птицы. В кладке 1—4 яйца. Песня у многих звучная, музыкальная. Питаются пыльцой, что способствует опылению растений, и нектаром, а также насекомыми и мелкими плодами. 2 вида и 2 подвида в Красной книге МСОП.

МЕДОУКА́ЗЧИКОВЫЕ (Indicatoridae), семейство дятлообразных. Дл. 10—20 см. Крылья острые, полёт быстрый. Клюв у одних толстый, тупой, у других тонкий, острый. Оперение серовато-бурых или оливковых тонов. 4 рода, 12 видов, гл. обр. в Африке к Ю. от Сахары и в Юго-Вост. Азии. Гнездовые паразиты: яйца подкладывают в гнёзда бородатковых и дятловых. У птенцов М. на верх. и ниж. челюстях по вершинному зубцу, к-рыми они убивают птенцов птиц — хозяев гнезда. М. питаются насекомыми, в т. ч. личинками пчёл (от укусов пчёл М. защищает толстая кожа), а также мёдом и воском (воск переваривают благодаря присутствию в желудке бактерии *Micrococcus cerolyticus*). М. не способны сами добраться до пчелиных гнёзд и у них выработался своеобразный инстинкт: издают крик близ пчелиного гнезда, к-рый привлекает медоеда или человека, и когда те разорят пчелиное гнездо, медоуказчики пользуются остатками мёда и воска.

МЕДУ́ЗЫ, особи полового поколения книдарий, ведущие преим. свободноплавающий образ жизни. Тело полупрозрачное (из-за сильно развитой мезоглеи), обычно имеет форму зонтика или колокола диам. от неск. мм до 2,3 м. По краю зонтика — щупальца (дл. до 30 м) и органы чувств. Рот — в середине ниж. вогнутой стороны тела, часто окружён ротовыми лопастями. Движутся М. реактивным способом, выталкивая воду из полости зонтика, у гидромедуз она окружена складкой — парусом, или велумом. Лишь немногие сцифоидные М. (ставромедузы) живут на дне, прикрепляясь к субстрату. Образуются почкованием от прикреплённых к субстрату особей бесполого поколения — гидроидных полипов. Характерны для сцифоидных и мн. гидроидных (кроме гидр, а также нек-рых лептолид, у к-рых недоразвитые особи медузоидного поколения остаются прикреплёнными к колонии полипов). У трахилид и у пелагии чередование поколений (метагенез) утрачено, и М. развивается из яйца. Половые железы у М. расположены близ желудка или отходящих от него радиальных каналов гастроваскулярной системы и закладываются у гидромедуз в эктодерме, у сцифомедуз в энтодерме. Половые продукты вымётываются в воду, где происходит их оплодотворение и развитие. Лишь у сцифомедуз (аурелии, цианеи) и нек-рых гидромедуз оплодотворение происходит в материнском организме, где яйца развиваются до планулы. Стрекат. клетки нек-рых М. вызывают ожоги. См. рис. при ст. *Жизненный цикл*.

МЕДУНИ́ЦА (*Pulmonaria*), род многолетних трав сем. бурачниковых. Ок. 10 видов, в умеренном поясе Евразии; в СССР 5—6 видов. Для М. характерны гетеростилия — приспособление для перекрёстного опыления, а также мирмекохория — распространение муравьями орешковидных частей плода — эремов. В широколиственных и смешанных лесах, в кустарниках растёт М. неясная, или тёмная (*P. obscura*), способная вегетировать под снегом. Цветёт ранней весной, цветки вначале розовые или красные, затем фиолетовые, сиреневые или синие. В юж. р-нах встречается М. мягчайшая (*P. mollissima*) с фиолетово-синими цветками. Трава М. содержит дубильные вещества и слизи; нар. отхаркивающее (отсюда назв. этих видов — лёгочница) средство. Все М. — медоносы. Нек-рые виды иногда разводят как декоративные. См. рис. 1 при ст. *Бурачниковые*.

МЕДЯ́НКА (*Coronella austriaca*), змея сем. ужовых. Дл. до 65 см. Окраска изменчивая; сверху бурая или серо-бурая (с 2—4 продольными рядами тёмных пятен) до красно-бурой и медно-красной, гл. обр. у самцов (отсюда назв.). Распространена в Европе, Зап. Казахстане, сев. части М. Азии, на Кавказе и на С. Ирана. Встречается в сухих холмистых местах, горах, в лесу, на лугах и в степи. Укрывается в брошенных норах грызунов, щелях между камнями, в гнилых пнях. Питается в осн. ящерицами, а также мелкими млекопитающими, птенцами и насекомыми. Яйцеживородящая, самка рождает от 2 до 15 детёнышей дл. 13—15 см. Ошибочно считается ядовитой. См. рис. 19 в табл. 43.

МЕЖДОУ́ЗЛИЕ (internodium), участок стебля между двумя смежными узлами побега. В почке М. ещё не развиты, узлы тесно сближены. При росте побега М. могут удлиняться, иногда значительно, в результате деятельности т. н. вставочных (интеркалярных) меристем (ростовые побеги деревьев, цветоносные побеги трав). У розеточных растений (напр., подорожник, одуванчик), укороченных побегов деревьев (берёза, яблоня), в нек-рых соцветиях (зонтик, корзинка) М. остаются очень короткими или совсем отсутствуют.

МЕЖДУНАРО́ДНАЯ БИОЛОГИ́ЧЕСКАЯ ПРОГРА́ММА (МБП; International Biological Program, IBP), долгосрочная программа глобального изучения биол. продуктивности наземных, пресноводных и морских растительных и животных сообществ, как естественных, так и созданных человеком. Продолжалась с 1964 по 1974. В ней принимали участие 58 стран, а также Междунар. союз биол. об-в, Междунар. союз биохимиков, Междунар. союз физиол. наук, Междунар. геогр. союз и др. Работа велась в 7 секциях, в т. ч. в секциях продукционных процессов (фотосинтез и биол. фиксация азота), охраны наземных сообществ, а также по проектам, напр. «Аква» (примечательные водоёмы суши). В СССР в исследованиях по МБП приняли участие ок. 300 науч. учреждений АН СССР, АН союзных республик, мн. ун-ты и отраслевые н.-и. ин-ты. Сов. национальная программа (с 1969) охватывала широкий круг исследований по всем секциям МБП. Был собран огромный фактич. материал по биол. продуктивности разл. сообществ на всех трофич. уровнях, проводилось изучение генетич. разнообразия возделываемых растений и их диких сородичей и др. Итоги исследований по МБП опубликованы в «Ресурсах биосферы» (3 тома, 1975—76).

● Международная биологическая программа, М., 1968; Гиляров М. С., Бауэр О. Н., Международная биологическая программа, ее задачи и некоторые итоги, «Журнал общей биологии», 1975, т. 36, № 5.

МЕЖДУНАРО́ДНЫЙ СОЮ́З ОХРА́НЫ ПРИРО́ДЫ И ПРИРО́ДНЫХ РЕСУ́РСОВ (МСОП), международная неправительств. орг-ция с консультативным статусом при ЮНЕСКО. Создан в 1948, объединяет 502 орг-ции из 130 стран (1984). От СССР (с 1956) в МСОП входят: Отдел по охране природы, заповедникам, лесному и охотничьему х-вам Госагропрома СССР, Всероссийское об-во охраны природы, Туркменское об-во охраны природы, Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. Высшим органом МСОП является Генеральная ассамблея, созываемая каждые 3 года и вырабатывающая осн. направления деятельности орг-ции. Так, 14-я ассамблея (25 сент.— 5 окт. 1978, Ашхабад, СССР) выработала проект Всемирной стратегии охраны природы, к-рый с 1979 стал официальным программным документом МСОП в его деятельности по сохранению генетич. разнообразия организмов, созданию возможностей непрерывного использования человеком природных ресурсов, поддержанию экологич. равновесия и пр. Конкретную работу по осуществлению разл. проектов МСОП (ок. 300 в 90 странах мира) ведут постоянные науч. комиссии. МСОП публикует ежемесячные бюллетени, издаёт труды научно-технич. совещаний, Красную книгу, неск. серийных выпусков, напр. «Список национальных парков и эквивалентных резерватов».

МЕЖКЛЕ́ТНИКИ, полости или межклеточные пространства, к-рые возникают в органах растений в процессе гистогенеза при разъединении соседних клеток (схизогенные М.), их разрыве и последующем отмирании (рексигенные М.) или при растворении группы клеток (лизигенные М.). Возможно также их смешанное образование. Сливаясь друг с другом и образуя единую систему каналов, сообщающуюся с внеш. средой через устьица, М. способствуют улучшению газообмена в клетках, могут быть вместилищами разнообразных продуктов секреции (смол, слизей, млечного сока, камедей, эфирных масел и т. д.); в них поступают пары воды при испарении. Паренхимная ткань с крупными М., наполненными воздухом, наз. *аэренхимой*.

МЕЖКЛЕ́ТОЧНОЕ ВЕЩЕСТВО́, составная часть разл. разновидностей соединит. ткани животного организма. Представлено жидкостью (плазма крови, лимфа), волокнами (коллагеновые, эластические, ретикулярные) и основным веществом, или матриксом, в к-ром преоблада-

ют мукополисахариды и глюкозаминогликаны — гиалуроновая к-та, хондроитинсерные к-ты и др. М. в. продуцируется фибробластами, хондробластами, остеобластами. Осн. функции М. в.— опорная и трофическая. Макромолекулы М. в. обеспечивают интеграцию клеток в тканях и органах.

МЕЖКЛЕ́ТОЧНЫЕ КОНТА́КТЫ, возникают в местах соприкосновения клеток в тканях и служат для межклеточного транспорта веществ и передачи сигналов, а также для механич. скрепления клеток друг с другом. Осн. типы М. к.: а) рыхлые, или простые, контакты — между плазматич. мембранами соседних клеток имеется щель шириной 10—20 нм, заполненная гликокалликсом, специализированных структур на мембранах нет; б) межклеточные «замки» — мембраны соседних клеток разделены таким же расстоянием, но изгибаются, образуя на поверхности клеток впячивания; в) *десмосомы*; г) плотные контакты (встречаются в осн. в эпителиальных клетках) — разделяются на зону замыкания и зону слипания (промежуточный контакт); в зоне замыкания две соседние мембраны сливаются своими наруж. слоями, эта зона непроницаема для макромолекул и ионов, в зоне слипания мембраны разделены щелью в 10—20 нм, заполненной плотным веществом, вероятно, белковой природы; д) щелевидные (высокопроницаемые) контакты, свойственные всем типам эпителиальной и соединительной тканей,— плазматич. мембраны разделены промежутком в 2—4 нм, пронизанным каналами, по к-рым низкомолекулярные вещества попадают из цитоплазмы одной клетки в другую, минуя межклеточную среду. В большинстве случаев М. к. разрушаются при удалении из среды ионов Ca^{2+}. Особыми формами М. к. являются *синапсы*, а также *плазмодесмы* растит. клеток.

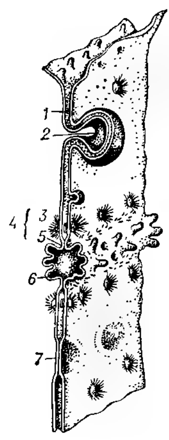


Схема строения межклеточных контактов гепатоцитов крысы: *1* — простой контакт; *2* — «замок»; *3* — десмосома; *4* соединительный комплекс; *5* — зона слипания, плотный контакт; *6* — жёлчный капилляр; *7* щелевидный контакт (по Архипенко и др., 1975).

● Евгеньева Т. П., Межклеточные взаимодействия и их роль в эволюции, М., 1976; Межклеточные взаимодействия, пер. с англ., М., 1980.

МЕЖМЫШЕЧНОЕ СПЛЕТЕ́НИЕ (plexus myentericus), ауэрбахово сплетение, мышечно-кишечное сплетение, совокупность многоотростчатых нейронов, соединённых пучками нервных волокон и координирующих моторную деятельность пищеварит. тракта; часть метасимпатической нервной системы. М. с. располагается между продольным и циркулярным мышечными слоями пищевода, желудка и кишечника.

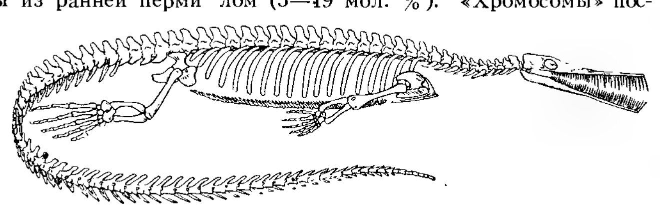
МЕЖНЯ́К, птица, природный гибрид глухаря и обыкновенного тетерева. Потомства, как правило, не даёт. Встречается в местах совместного обитания, чаще всего там, где в результате весенней охоты на токах число самцов глухарей сильно уменьшилось, и глухарки посещают тетеревиные тока. М. наз. также гибрид между глухарём и каменным глухарём; встречается на стыке ареалов обоих видов.

МЕЗЕНХИ́МА (от *мезо*... и греч. énchyma — налитое; здесь — ткань), зародышевая соединит. ткань большинства многоклеточных животных и человека, не имеющая пластообразного строения. Образуется за счёт клеток, выселяющихся из разных зародышевых листков. М., развивающаяся из энто- и мезодермы, наз. энтомезенхимой, а из эктодермы (материала нервных валиков) — эктомезенхимой. У позвоночных энтомезенхима даёт начало разным формам соединит. ткани взрослого организма, форменным элементам крови, кровеносным сосудам и гладким мышцам; из эктомезенхимы образуется почти весь висцеральный скелет, пигментные клетки, микроглия и часть дермы.

МЕ́ЗО..., МЕЗ... (от греч. mésos — средний, промежуточный), часть сложных слов, обозначающая ср. величину или промежуточное положение чего-либо, напр. *мезодерма, мезофит*.

МЕЗОДЕ́РМА (от *мезо*... и *дерма*), мезобласт, средний зародышевый листок у многоклеточных животных (кроме губок и кишечнополостных). Располагается между эктодермой и энтодермой. У разных групп животных образуется разл. способами (см. *Гаструляция*). У плоских червей и немертин полоски М. дают соединит. ткань, заполняющую пространство между внутр. органами, у кольчатых червей и большинства др. беспозвоночных полоски М. расчленяются на парные сомиты с вторичной полостью — *целомом*. У позвоночных в период нейруляции с боков от зачатка хорды М. расчленяется на спинные (первичные) сегменты — *сомиты, нефротомы*, и несегментированную брюшную М.— *боковые пластинки*. Между двумя листками каждой из них образуется целом. М. и её производные оказывают индуцирующее влияние (см. *Индукция*) на развитие производных эктодермы и энтодермы и в свою очередь испытывают индуцирующее влияние с их стороны. См. также *Зародышевые листки*.

МЕЗОЗА́ВРЫ, проганозавры (Mesosauria, Proganosauria), отряд вымерших пресноводных пресмыкающихся. Дл. до 1 м. Известны из ранней перми Юж. Африки и Бразилии. Череп узкий и длинный, с тонкой мордой. Смещённые назад ноздри расположены перед глазницами. Многочисл. зубы длинные и тонкие, слегка изогнуты назад. Конечности плавательные, ластовидные, задние длиннее передних; хвост длинный и мощный, уплощённый с боков. Брюхо защищено панцирем из костных чешуй. М., по-видимому, активно плавали и ныряли, но тем не менее сохраняли способность выбираться на сушу. Рыбоядные хищники. 2 рода, 5 видов.



Скелет мезозавра *Mesosaurus brasiliensis* (реконструкция).

МЕЗОЗО́И (Mesozoa), тип беспозвоночных животных упрощённого строения. Систематич. положение и филогения М. неясны. Дл. обычно от долей мм до 5—7 мм, редко до 1 см. Тело покрыто ресничным эпителием, внутри заполнено генеративными клетками. Эндопаразиты мор. беспозвоночных. Обычно раздельнополы, редко гермафродиты. Жизненный цикл сложный, с чередованием бесполого и полового поколений. 2 класса: ортонектиды и дициемиды (Dicyemida), св. 30 видов. В кон. 19 в. М. наз. группу разнородных животных, к-рым приписывали промежуточное положение между простейшими и многоклеточными.

МЕЗОЗО́Й, мезозойская эра (от *мезо*... и греч. zoé — жизнь), вторая эра фанерозоя. Следует за палеозоем, предшествует кайнозою. Начало по абс. исчислению 230±10 млн. лет, конец — 66±3 млн. лет назад, длительность ок. 165 млн. лет. Включает триас, юру, мел. Время интенсивного горообразования на периферии Тихого, Атлантич. и Индийского океанов. Эра господства пресмыкающихся на суше, в морях и в воздухе, а среди растений — голосеменных и папоротников. С начала М. появляются первые примитивные млекопитающие, с середины — первоптицы (археоптериксы). В конце М. происходит вымирание мн. групп животных и растений, как наземных, так и водных; появляются покрытосеменные. См. табл. 5 и 6А.

● Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные, гл. ред. В. В. Меннер, М., 1978.

МЕЗОИНОЗИ́Т, миоинозит, природный стереоизомер шестиатомного циклич. спирта инозита. Присутствует в тканях животных, растений и в микроорганизмах. Входит в состав фосфолипидов (фосфатидилинозитов). Обладает свойствами витамина. Недостаток М. у животных и человека вызывает выпадение волос. Суточная потребность человека 1—1,5 г. М. (гл. обр. в форме кальциевомагниевой соли инозитфосфорной к-ты — фитина) применяют в медицине.

МЕЗОКАРИО́ТЫ (Mesocaryota), организмы с промежуточным между прокариотами и эукариотами типом организации генетического аппарата. К М. относятся динофитовые водоросли — динофлагеллаты. Ядро М.— динокарион — содержит от 5 до 284 «хромосом» и характеризуется значительным содержанием ДНК (3—200 пг), по кинетич. параметрам напоминающую эукариотическую, но обогащённую 5-гидроксиметилурацилом (3—19 мол. %). «Хромосомы» постоянно конденсированы, т. е. мол.-генетич. процессы осуществляются в этих морфологически стабильных структурах. Гистоны и нуклеосомная организация в них не обнаружены, хотя выявлено небольшое кол-во гистоноподобных белков (отношение белок/ДНК — 0,1). Распределения «хромосом» при делении клеток, по-видимому, опосредуются их контак-

том с сохраняющей интактность ядерной мембраной. Отсутствуют данные о наличии какого-либо периода синтеза ДНК, подобного S-фазе митоза эукариот. Не исключено, что транскрипционная активность ограничена периферич. диффузной областью «хромосом» М. Тип организации генетич аппарата М. может рассматриваться эволюционно не только как переходный от про к эукариотам, но и как независимая ветвь развития от общих с эукариотами предков, напр. древних *архебактерий*.

МЕЗОЛЕЦИТА́ЛЬНЫЕ Я́ЙЦА (от *мезо...* и греч. lékithos — желток), содержат желтка больше, чем олиголецитальные яйца, но меньше, чем полилецитальные. По типу дробления (полное) относятся к голобластическим, а по распределению желтка — к телолецитальным яйцам. М. я. имеют круглоротые, хрящевые и костные ганоиды, двоякодышащие рыбы и мн. земноводные.

МЕЗОНЕ́ФРОС (от *мезо...* и греч. nephrós — почка), первичная, или туловищная, почка, вольфово тело, парный орган выделения у позвоночных. Состоит из многочисл. извитых канальцев; один конец каждого канальца имеет вырост — мальпигиево тельце, другим концом каналец открывается в первичнопочечный, или вольфов, канал. У круглоротых, рыб и земноводных М. функционирует в течение всей жизни, у амниот — только на ранних стадиях зародышевого развития, сменяясь далее *метанефросом*. У самцов амниот бо́льшая часть М. развивается в придаток семенника и вместе с вольфовым каналом образует семявыносящий канал, у самок М. редуцируется. См. также *Почки*. См. рис. при ст. *Выделительная система*.

МЕЗОСАПРО́БЫ (от *мезо...* и греч. saprós — гнилой, bíos — жизнь), организмы, обитающие в водах, умеренно загрязнённых органич. веществами. В таких водах присутствуют свободный кислород, продукты разложения белков, кроме нитратов и нитритов имеются слабоокисленные азотистые соединения (аммиак, амидо- и аминокислоты). Различают α-М. и β-М. Первые способны развиваться при значит. дефиците кислорода. Это преим. коловратки, неокрашенные жгутиковые (особенно рода *Bodo*), ресничные инфузории, нек-рые малощетинковые черви, зелёные нитчатые водоросли, синезелёные водоросли, гл. обр. рода *Oscillatoria*. β-М. — типичные обитатели большинства континентальных вод, содержащих достаточное кол-во свободного кислорода. Это — губки, мшанки, моллюски, рыбы, лягушки, цветковые растения и диатомовые водоросли. Последние, а также синезелёные водоросли в условиях постоянно растущего загрязнения вод минеральными удобрениями достигают колоссальной численности — до миллиарда особей в 1 мл воды.

МЕЗОСО́МЫ (от *мезо...* и *сома*), внутрицитоплазматич. мембранные структуры бактерий везикулярной и трубчатой формы, образующиеся путём впячивания плазматич. мембраны внутрь цитоплазмы. Предполагается, что М. участвуют в образовании клеточных перегородок, репликации и сегрегации ДНК нуклеоидов и др. процессах. Имеются данные о том, что если не все, то большинство М. отсутствует в нормальных клетках и образуются при действии нек-рых химич. фиксаторов, низких и высоких темп-р, колебаниях pH и др. воздействиях, т. е. являются артефактами.

МЕЗОТЕ́ЛИЙ (от *мезо...* и *эпителий*), однослойный плоский эпителий серозных оболочек, выстилающих полость тела позвоночных. Развивается из *боковых пластинок*. Образован полигональными, нередко многоядерными клетками, имеющими реснички (у низших позвоночных) или микроворсинки (у млекопитающих). М. участвует в образовании серозной жидкости и всасывании. Наруж. мембрана клеток покрыта слоем глюкозаминогликанов, связывающих воду, что способствует скольжению поверхностей органов и стенок тела относительно друг друга.

МЕЗОТОЦИ́Н, пептидный нейрогормон, вырабатываемый в гипоталамусе двоякодышащих рыб, земноводных, а также нек-рых видов пресмыкающихся и сумчатых млекопитающих. Участвует в регуляции водно-солевого обмена организма. По строению близок окситоцину млекопитающих (отличается от него одним аминокислотным остатком).

МЕЗОТРО́ФНЫЕ ВОДОЁМЫ, водоёмы со ср. уровнем первичной продукции. В морях — это переходные зоны между субтропич. и субполярными водами, среди континентальных водоёмов — нек-рые озёра и водохранилища. Макс. первичная продукция мезотрофных озёр 0,3—2,0 гС/м² в сут. Фитопланктон в М. в. развит хорошо, состав гидробионтов отличается разнообразием. М. в. обычно возникают из олиготрофных и превращаются в эвтрофные.

МЕЗОТРО́ФЫ, мезотрофные растения (от *мезо...* и *...троф*), растения, обитающие на почвах с умеренным содержанием элементов минерального питания; занимают промежуточное положение между *олиготрофами* и *эвтрофами*. К М. относят зелёные мхи, нек-рые древесные породы, напр. ель, из кустарничков — чернику и бруснику, а также немногочисл. травянистые растения, обитающие под пологом темнохвойного леса (кислицу, майник и др.).

МЕЗОФИ́ЛЛ (от *мезо...* и *...фил*), основная хлорофиллоносная паренхима листовой пластинки, заключённая между эпидермальными слоями. Поскольку М. содержит большое число хлоропластов, его также наз. хлоренхимой. М. часто дифференцирован на столбчатую (палисадную) ткань, находящуюся обычно в верх. стороне листа, и губчатую ткань, расположенную в нижней его стороне. В палисадном М. клетки плотно сдвинуты в один или неск. слоёв и вытянуты перпендикулярно к плоскости листа. Губчатый М. обладает большой внутр. поверхностью благодаря развитой системе межклетников, сообщающихся с устьичными щелями; выполняет также функцию газообмена. См. рис. 2 при ст. *Лист*.

МЕЗОФИ́ЛЬНЫЕ МИКРООРГАНИ́ЗМЫ (от *мезо...* и *...фил*), занимают промежуточное положение между психрофильными и термофильными микроорганизмами. Оптимальная темп-ра роста для М. м. 25—37 °С, минимальная — 10—20 °С, максимальная — 40—45 °С. К М. м. относится большинство бактерий (в т. ч. актиномицеты), дрожжей и мицелиальных грибов, микроводорослей, обитающих в воде, почве, организме животных, растений и т. д. Свободноживущие М. м. в холодные сезоны года неактивны.

МЕЗОФИ́Т (от *мезо...* и *...фит*), этап эволюции растит. покрова Земли, сменяющий палеофит и предшествующий кайнофиту; соответствует триасу, юре и раннему мелу. Характеризуется господством голосеменных растений, примерно совпадает с эпохой господства пресмыкающихся в наземной фауне. Нек-рые исследователи включают в М. позднюю пермь и поздний мел. См. *Полихронные флоры*, *Мезозой*.

МЕЗОФИ́ТЫ, растения, обитающие в условиях с более или менее достаточным, но не избыточным кол-вом воды в почве; промежуточная группа между ксерофитами и гигрофитами. Преобладают в умеренных поясах, напр. листопадные деревья и кустарники, б. ч. луговых (клевер, тимофеевка и др.) и лесных (ландыш, кислица и др.) трав, а иногда эфемеры; много М. и в лесах тропиков и субтропиков. М. открытых, освещённых местообитаний имеют черты светолюбивых растений, М. тенистых мест — черты теневыносливых растений.

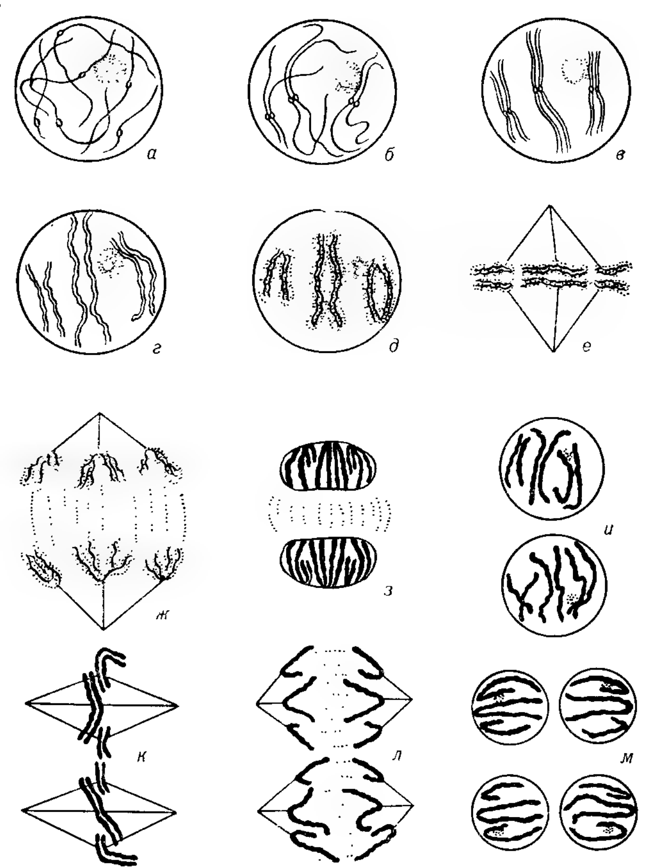
МЕЙБО́МИЕВЫ ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae Meibomi; по имени Г. Мейбома), ресничные железы (glandulae ciliares), видоизменённые сальные железы, расположенные в толще хряща века млекопитающих (кроме водных и однопроходных); открываются выводными протоками у основания ресниц. Жировые выделения М. ж. смазывают края век, препятствуя вытеканию слёз. У человека в верх. веке 30—40, в нижнем 20—30 желёз.

МЕЙО́З (от греч. méiōsis — уменьшение), деления созревания, особый способ деления клеток, в результате к-рого происходит редукция (уменьшение) числа хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное; осн. звено гаметогенеза. М. открыт В. Флеммингом (1882) у животных. Э. Страсбургер установил (1888) явление редукции числа хромосом у растений. М. происходит после репликации ДНК (в премейотич. интерфазе). Он обеспечивает случайную, независимую рекомбинацию генов (см. *Менделя законы*). В зависимости от места в жизненном цикле организма различают три осн. типа М.: зиготный, или начальный (у мн. грибов и водорослей), происходит в зиготе сразу после оплодотворения и приводит к образованию гаплоидного мицелия или таллома, а затем спор и гамет; гаметный, или конечный (у всех многоклеточных животных и ряда низших растений), происходит в половых органах и приводит к образованию гамет; споровый, или промежуточный (у высших растений), происходит перед цветением и приводит к образованию гаплоидного гаметофита, в к-ром позднее образуются гаметы. У простейших встречаются все три типа. М. состоит из двух последоват. делений ядра, в процессе к-рых удвоение кол-ва ДНК происходит один раз. Два деления М., между к-рыми обычно бывает стадия интеркинеза, сопровождаются редукцией числа хромосом. При этом в одних бивалентах при первом делении расходятся гомологичные хромосомы, а в других — хроматиды; при втором делении, наоборот, в первых бивалентах расходятся хроматиды, а во вторых — гомологичные хромосомы (т. о., неверно называть одно деление редукционным, а другое эквационным, как это делалось ранее).

Отличит. особенностью первого деления М. является сложная и сильно растянутая во времени профаза (обычно профаза I), в к-рой выделяют 5 стадий. Лептотена (стадия тонких нитей) — начало конденсации хромосом, в целом напоминает раннюю профазу митоза, отличаясь более тонкими хромосомами и крупными ядрами. Зиготена (ста-

дия сливающихся нитей) — сближение и начало конъюгации гомологичных хромосом; к концу её все гомологи объединяются в биваленты. В пахитене (стадия толстых нитей) происходит кроссинговер. Диплотена (стадия двойных нитей) начинается взаимным отталкиванием гомологов и появлением хиазм; у подавляющего большинства организмов в диплотене происходит дальнейшая спирализация хромосом и редукция числа ядрышек; лишь в ооцитах животных, накапливающих много желтка (нек-рые рыбы, земноводные, птицы, млекопитающие), а также в сперматоцитах нек-рых насекомых хромосомы, наоборот, деконденсируются и приобретают вид «ламповых щёток»; разрыхление хромосом сопровождается активацией процессов синтеза РНК и белка. Это наиболее длит. период профазы I. У насекомых хромосомы типа «ламповых щёток» могут существовать год и более, у человека — 12—50 лет. Для диакинеза (стадия обособления двойных нитей) характерны уменьшение числа хиазм и значит. компактность бивалентов. В прометафазе I фрагментируется ядерная оболочка и формируется веретено деления. На стадии метафазы I биваленты выстраиваются по экватору веретена, образуя экваториальную пластинку. В анафазе I начинается движение гомологичных хромосом и хроматид к противоположным полюсам клетки. Телофаза I и интеркинез у большинства клеток имеются, но не всегда обязательны. Второе деление М. условно делят на стадии: профаза II, прометафаза II, метафаза II, анафаза II и телофаза II; иногда две первые стадии выпадают. В результате двух последоват. делений М. из одной исходной диплоидной клетки образуются 4 гаплоидные генетически разнородные клетки. Принципиальная основа М. сохраняется при всех его вариациях у разных групп организмов. См. также *Оогенез*, *Сперматогенез*.

● Цитология и генетика мейоза, М., 1975.



Общая схема последовательных стадий мейоза: *а* — лептотена; *б* — зиготена; *в* — пахитена; *г* — диплотена; *д* — диакинез; *е* — метафаза I; *ж* — анафаза I; *з* — телофаза I; *и* — интеркинез; *к* — метафаза II; *л* — анафаза II; *м* — телофаза II.

МЕЛАНИ́ЗМ (от греч. mélas, род. падеж mélanos — чёрный), 1) появление большого кол-ва тёмного (чёрного, тёмно-коричневого) пигмента меланина в тканях животного. 2) Увеличение числа темноокрашенных особей в популяции. Чёрная, коричневая, серая или рыжая окраска наруж. покровов зависит от наличия в них меланинов. М. возникает на различной генетич. основе и может быть «подхвачен» отбором, если тёмные формы получат преимущество перед светлыми. Индустриальный М.— возникновение тёмных форм бабочек в результате естеств. отбора меланистич. особей (меланистов) в загрязнённых копотью местообитаниях (см. *Берёзовая пяденица*).

МЕЛАНИ́НЫ, чёрные, коричневые или жёлтые пигменты. Молекулы М. представляют собой сложные комплексы, образованные полимерами производных тирозина и белками. Придают окраску покровам животных, кожуре нек-рых плодов и т. д. У позвоночных образуются в спец. пигментных клетках — меланоцитах и меланофорах (на матриксе меланосом). В тканях М. обычно связаны с белками. От кол-ва и распределения М. в клетках зависит пигментация кожи, волос, радужной оболочки и др. структур глаза человека (важный расовый признак в антропологии). Наряду с др. пигментами (каротиноиды, птерины и др.) М. участвуют в цветовой адаптации организма к окружающей среде, в формировании покровительств. окраски. У гомойотермных (теплокровных) позвоночных М. осуществляют защиту от воздействия света, участвуют в регуляции темп-ры тела. Усиление образования и отложения М. в коже происходит под действием УФ-лучей, обусловливая возникновение загара и появление веснушек. Клетки, продуцирующие М., могут давать начало злокачественным опухолям — меланомам. Прекращение биосинтеза М. вызывает поседение волос.

МЕЛАНКОНИА́ЛЬНЫЕ ГРИБЫ́ (Melanconiales), порядок несовершенных грибов. Конидиеносцы расположены в плотных плоских поверхностных сплетениях мицелия — ложах. Конидии одно- или многоклеточные, бесцветные или окрашенные. У нек-рых найдены совершенные стадии, относящиеся к пиреномицетам и дискомицетам. Среди М. г. имеются переходные формы между гифомицетами и сферопсидальными грибами. Паразиты растений, реже сапротрофы. Ок. 120 родов, св. 1000 видов, среди к-рых мн. опасных возбудителей болезней растений, таких, как коллетотрихум и др.

МЕЛАНОСО́МЫ (от греч. mélas, род. падеж mélanos — чёрный и *сома*), цитоплазматические структуры меланоцитов и меланофоров, на белковом матриксе к-рых синтезируются пигменты меланины и откладываются в виде меланопротеиновых комплексов. В развитии М. различают неск. стадий премеланосом разных степеней зрелости (по заполнению меланином). Полностью заполненные меланином М., видимые в световом микроскопе, наз. меланиновыми гранулами.

МЕЛАНОТРОПИ́Н, меланоцитстимулирующий гормон, интермедин, гормон позвоночных, вырабатываемый промежуточной частью аденогипофиза; стимулирует синтез меланинов, а также увеличение размеров и кол-ва пигментных клеток (меланоцитов и меланофоров) в кожных покровах. По химич. природе — полипептид. Различают две разновидности М. Молекула α-М. позвоночных состоит из 13 аминокислотных остатков и имеет одинаковое строение у разных видов. Молекула β-М. имеет видовые отличия; у большинства млекопитающих она состоит из 18 аминокислотных остатков (у человека из 22, причём участок из 18 аминокислот соответствует β-М. обезьян). В структуре всех М. присутствует фрагмент из 7 аминокислот (гептапептид), ответственный за активность гормона. Этот участок входит также в полипептидную цепь кортикотропина, липотропинов и обусловливает их меланоцитстимулирующую активность. Имеются сообщения о возможном влиянии М. на поведение животных, на секреторную функцию сальных желёз и др. процессы. Секреция М. регулируется гормонами гипоталамуса.

МЕЛАНОФО́РЫ (от греч. mélas, род. падеж mélanos — чёрный и phorós — несущий), пигментные клетки животных (кроме млекопитающих). М. вместе с др. пигментными клетками (иридофоры, ксантофоры) участвуют в быстром изменении цвета кожных покровов путём перемещения (дисперсии и агрегации) меланосом в пределах клетки. У позвоночных дисперсия происходит под действием гормона гипофиза — меланотропина, а агрегация — под действием гормона эпифиза — мелатонина.

МЕЛАНОЦИ́ТЫ (от греч. mélas, род. падеж mélanos — чёрный и ...*цит*), пигментные клетки животных и человека (у млекопитающих — единственные); синтезируют меланины, обусловливая чёрную, коричневую, серую и рыжую окраски покровов и внутр. оболочек тела. Меланины в М. синтезируются на белковом матриксе меланосом в результате ферментативного окисления тирозина. Различают свободные эпидермальные М. и дермальные М. волосяных и перьевых фолликулов, внутр. оболочек тела (у низших позвоночных), сосудистой оболочки глаза и тканевые эпителиальные М. глаза. Они способны к митозу без утраты функц.

организации, передвижению и изменению формы от округлой до звездчатой с дендритными отростками; изменение формы вызывает перераспределение в них пигмента и изменение окраски тела. Синтез меланинов в М. увеличивается под действием УФ-лучей и гормона меланотропина. У человека эпидермальные М. образуют структурно-функциональную эпидермальную меланиновую единицу в комплексе с клетками мальпигиева слоя кожи, к-рые

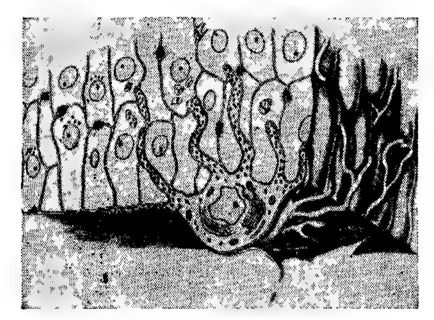


Схема эпидермального меланоцита (в разрезе) в комплексе с клетками мальпигиева слоя кожи.

путём активного фагоцитоза захватывают М. и тем самым контролируют кол-во меланинов; ср. отношение числа М. к числу мальпигиевых клеток равно $^1/_{36}$ независимо от расы. Различия в цвете кожи людей разных рас определяются кол-вом и особенностями меланосом.

МЕЛАТОНИ́Н, нейрогормон, вырабатываемый клетками эпифиза позвоночных; производное серотонина. У рыб обнаружен в ткани мозга, гипофизе и черепномозговой жидкости, у млекопитающих — в гипоталамусе и периферич. нервах. Синтезируется в темноте. М. участвует в регуляции окраски кожи у земноводных и чешуи у рыб. Действуя на хроматофо-

$$CH_3O-\text{(индольное кольцо, NH)}-CH_2-CH_2-NH-\overset{\displaystyle O}{\overset{\|}{C}}-CH_3$$

ры (в 5 тыс. раз активнее адреналина и в 100 тыс. раз — норадреналина), М. вызывает концентрирование пигмента (напр., меланина, отсюда назв.) в меланофорах, что приводит к осветлению окраски покровов. М. влияет также на репродуктивную функцию млекопитающих: вызывает задержку полового развития (рост семенников и яичников) у неполовозрелых особей, у взрослых тормозит секрецию фолли- и лютропина, наступление течки.

МЕЛИ́ССА (*Melissa*), род многолетних трав сем. губоцветных. 3—4 вида, в Евразии и Сев. Африке; в СССР 1—2 вида, в т. ч. М. лекарственная (*M. officinalis*), гл. обр. на Кавказе, в Ср. Азии, Крыму. Во мн. странах она возделывается с глубокой древности как пряное, эфирномасличное, лекарств. и медоносное растение. См. рис. 4 при ст. *Губоцветные.*

МЕ́ЛИЯ (*Melia*), род растений сем. мелиевых (*Meliaceae*) порядка рутовых. Деревья и кустарники с перистыми листьями. Цветки мелкие, в метёлках. Плод — сухая или сочная костянка. 2—15 (по др. данным, до 25) видов, в тропич. и субтропич. поясах Старого Света. М. ацедарах (*M. azedarach*) — дерево с сиреневатыми душистыми цветками, встречается в Юж. и Юго-Вост. Азии. В СССР разводят как декоративное в Крыму, на Кавказе и в Ср. Азии. Древесина используется на тонкие столярные работы. Лекарств. растения; плоды ядовиты. Некоторые виды дают строит. древесину.

МЕЛОВО́Й ПЕРИО́Д, мел (назван по обилию писчего мела в отложениях этого возраста), третий период мезозоя. Следует за юрой, предшествует палеогену. Начало по абс. исчислению 136±5 млн. лет, конец — 66±3 млн. лет назад, длительность ок. 70 млн. лет. В начале М. п. происходило заметное осушение, сменившееся наступанием моря — одной из самых больших трансгрессий в истории Земли; в самом конце М. п.— снова сокращение площадей мор. бассейнов, сопровождавшееся во мн. местах похолоданием климата. Для М. п. характерно интенсивное горообразование в Вост. Азии, Америке (Скалистые горы и Анды). В морях господствуют разл. группы аммоноидей, белемноидей, двухстворчатых и брюхоногих моллюсков, мшанок — циклостомат. Широко представлены костистые рыбы, продолжается господство пресмыкающихся на суше, в воде и в воздухе. Появляются зубастые и веерохвостые птицы, сумчатые и плацентарные млекопитающие. Очень важно появление в раннем мелу покрытосеменных растений, с к-рыми связана эволюция насекомых и др. представителей животного мира. Одновременно в ряде групп шло значит. вымирание. Процесс вымирания и смены групп животных был неравномерным; так, у брюхоногих моллюсков и насекомых осн. изменения произошли на рубеже раннего и позднего мела, у большинства остальных групп — в конце периода. Вымерло ок. 70% двустворчатых моллюсков, 50% морских ежей, 60% плеченогих, изменился состав фораминифер. К концу М. п. вымерли аммоноидеи и почти все белемноидеи, большинство мезозойских групп планктонных организмов с известковым скелетом, из пресмыкающихся — все динозавры, ихтиозавры, плезиозавры, птерозавры, из млекопитающих — все типичные для мезозоя группы, исключая мультитуберкулят. В группах растений значительно сократилось кол-во цикадофитов и гинкговых. Вымерли беннетитовые, чекановскиевые, кейтониевые и мн. группы водорослей. См. *Геохронологическая шкала.* См. табл. 6А.

● Друщиц В. В., Смирнова Т. Н., Биогеография раннего мела, в кн.: «Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология», т. 9, М., 1979; Москвин М. М., Биогеография позднего мела, там же.

МЕЛОЗИ́РА (*Melosira*), род диатомовых водорослей. Панцирь цилиндрический, реже дисковидный. Клетки соединены в нити посредством слизи, реже шипиков. Ок. 100 видов, в СССР — ок. 25. Широко распространены в планктоне континентальных водоёмов и морей. Быстро размножаются, служат кормом для рыб и др. водных позвоночных. См. рис. 1 при ст. *Диатомовые водоросли.*

МЕМБРА́ННЫЙ ПОТЕНЦИА́Л, разность электрич. потенциалов, существующая у живых клеток между их цитоплазмой и внеклеточной жидкостью. См. *Биоэлектрические потенциалы, Потенциал покоя, Потенциал действия.*

МЕНДЕЛИ́ЗМ, учение о закономерностях наследования признаков организма; основано на эксперим. анализе гибридов и их потомков с помощью гибридологич. метода, предложенного в 1865 Г. Менделем. Термин «М.» введён Р. Пеннетом (1905). В первые годы развития генетики (нач. 20 в.) М. служил методологической основой большинства генетич. экспериментов, поэтому М. понимают и как начальный этап развития генетики. М. сыграл революционизирующую роль в биологии, доказав нек-рые фундаментальные свойства наследств. факторов (генов): их дискретность, стабильность, множественность аллельных форм. Своим итогом М. имел открытие законов наследования признаков (см. *Менделя законы*). По мере расширения методов генетич. анализа достижения М. были углублены и детализированы. Так, свойство дискретности генов, формулируемое ранее как «один ген — один признак», сейчас формулируют как «один ген — одна макромолекула». Тем самым конкретизируется связь «ген — признак» и устраняется неоднозначность, связанная с явлением *плейотропии.* Свойство постоянства генов было конкретизировано после открытия структуры ДНК, способов её редупликации и репарации. Это послужило отправной точкой для создания в дальнейшем методов генетич. инженерии, в частности переноса генов из клеток одного вида организмов в клетки другого. Множественность аллельных форм генов легла в основу исследований по естественному и индуцированному мутагенезу. При этом были выявлены осн. механизмы изменчивости структуры генов (ошибки репликации, рекомбинации и репарации). Относит. постоянство генов нашло отражение в принципе «конвариантной редупликации ДНК», сформулированном Н. В. Тимофеевым-Ресовским. Этот принцип отражает свойство воспроизводить структуру ДНК не с абс. точностью, а с вариантами (за счёт мутаций). Т. о., М. на совр. этапе развития генетики является составной частью методологии генетич. экспериментов, причём эта методология эволюционировала на базе М. См. также *Гибридологический анализ, Генетика.*

● Пеннет Р. К., Менделизм, [пер. с англ.], М.— Л., 1930; Фролов И. Т., Пастушный С. А., Менделизм и философские проблемы современной генетики, М., 1976; Гайсинович А. Е., Восприятие менделизма в России и его роль в развитии дарвинизма, «Природа», 1982, № 9, с. 42—52.

МЕ́НДЕЛЯ ЗАКО́НЫ, установленные Г. Менделем закономерности распределения в потомстве наследств. признаков. Основой для формулировки М. з. послужили многолетние (1856—63) опыты по скрещиванию неск. сортов гороха. Современники Г. Менделя не смогли оценить важности сделанных им выводов (его работа была доложена в 1865 и вышла в свет в 1866), и лишь в 1900 эти закономерности были переоткрыты и правильно оценены независимо друг от друга К. Корренсом, Э. Чермаком и Х. Де Фризом. Выявлению этих закономерностей способствовало применение строгих методов подбора исходного материала, спец. схемы скрещиваний и учёта результатов экспериментов. Признание справедливости и значения М. з. в нач. 20 в. связано с определ. успехами цитологии и формированием ядерной гипотезы наследственности. Механизмы, лежащие в основе М. з., были выяснены благодаря изучению образования половых клеток, в частности поведения хромосом в мейозе, и доказательству *хромосомной теории наследственности.*

Закон единообразия гибридов первого поколения, или первый закон Менделя, утверждает, что потомство первого поколения от скрещива-

ния устойчивых форм, различающихся по одному признаку, имеет одинаковый фенотип по этому признаку. При этом все гибриды могут иметь фенотип одного из родителей (полное доминирование), как это имело место в опытах Менделя, или, как было обнаружено позднее, промежуточный фенотип (неполное доминирование). В дальнейшем выяснилось, что гибриды первого поколения могут проявить признаки обоих родителей (кодоминирование). Этот закон основан на том, что при скрещивании двух гомозиготных по разным аллелям форм (АА и аа) все их потомки одинаковы по генотипу (гетерозиготны — Аа), а значит, и по фенотипу.

Закон расщепления, или второй закон Менделя, гласит, что при скрещивании гибридов первого поколения между собой среди гибридов второго поколения в определ. соотношениях появляются особи с фенотипами исходных родительских форм и гибридов первого поколения. Так, в случае полного доминирования выявляются 75% особей с доминантным и 25% с рецессивным признаком, т. е. два фенотипа в отношении 3:1 (рис. 1). При неполном доминировании и кодоминировании 50% гибридов второго поколения имеют фенотип гибридов первого поколения и по 25% — фенотипы исходных родительских форм, т. е. наблюдают расщепление 1:2:1. В основе второго закона лежит закономерное поведение пары гомологичных хромосом (с аллелями А и а), к-рое обеспечивает образование у гибридов первого поколения гамет двух типов, в результате чего среди гибридов второго поколения выявляются особи трёх возможных генотипов в соотношении 1АА:2Аа:1аа. Конкретные типы взаимодействия аллелей и дают расщепле-

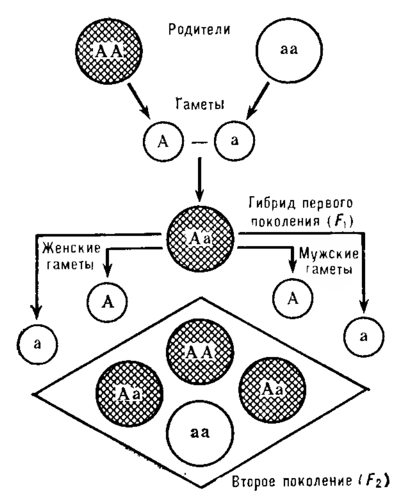


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая единообразие гибридов первого поколения F_1 (первый закон Менделя) и расщепление признаков у потомства второго поколения F_2 с преобладанием доминантного фенотипа над рецессивным в отношении 3 : 1 (второй закон Менделя); *А* — доминантный ген, *а* — рецессивный ген. Заштрихованный круг — доминантный фенотип, а светлый — рецессивный.

ния по фенотипу в соответствии со вторым законом Менделя.

Закон независимого комбинирования (наследования) признаков, или третий закон Менделя, утверждает, что каждая

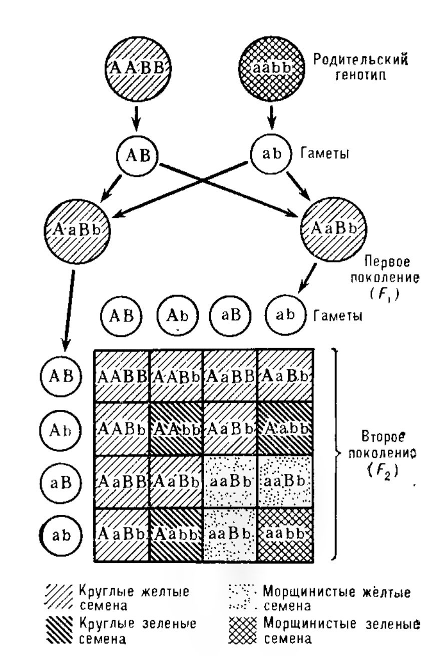


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая независимое комбинирование признаков (третий закон Менделя). Наследование жёлтой (B) и зелёной (b) окраски семян, а также круглой (A) и морщинистой (a) их формы. A и B доминируют над аллелями a и b. Генотипы родителей и потомков обозначены комбинацией указанных букв, а четыре разных фенотипа — при помощи различной штриховки.

пара альтернативных признаков ведёт себя в ряду поколений независимо друг от друга, в результате чего среди потомков второго поколения в определ. соотношении появляются особи с новыми (по отношению к родительским) комбинациями признаков. Напр., при скрещивании исходных форм, различающихся по двум признакам, во втором поколении выявляются особи с четырьмя фенотипами в соотношении 9:3:3:1 (случай полного доминирования). При этом два фенотипа имеют «родительские» сочетания признаков, а оставшиеся два — новые. Этот закон основан на независимом поведении (расщеплении) неск. пар гомологичных хромосом (рис. 2). Напр., при дигибридном скрещивании это приводит к образованию у гибридов первого поколения 4 типов гамет (AB, Ab, aB, ab) и после образования зигот — закономерному расщеплению по генотипу и соответственно по фенотипу.

Как один из М. з. в генетич. лит-ре часто упоминают закон чистоты гамет. Однако, несмотря на фундаментальность этого закона (что подтверждают результаты тетрадного анализа), он не касается наследования признаков и, кроме того, сформулирован не Менделем, а У. Бэтсоном (в 1902).

Для выявления М. з. в их классич. форме необходимы: гомозиготность исходных форм, образование у гибридов гамет всех возможных типов в равных соотношениях, что обеспечивается правильным течением мейоза; одинаковая жизнеспособность гамет всех типов, равная вероятность встречи любых типов гамет при оплодотворении; одинаковая жизнеспособность зигот всех типов. Нарушение этих условий может приводить либо к отсутствию расщепления во втором поколении, либо к расщеплению в первом поколении, либо к искажению соотношения разл. гено- и фенотипов. М. з., вскрывшие дискретную, корпускулярную природу наследственности, имеют универсальный характер для всех диплоидных организмов, размножающихся половым способом. Для полиплоидов выявляют принципиально те же закономерности наследования, однако числовые соотношения гено- и фенотипич. классов отличаются от таковых у диплоидов. Соотношение классов изменяется и у диплоидов в случае сцепления генов («нарушение» третьего закона Менделя). В целом М. з. справедливы для аутосомных генов с полной *пенетрантностью* и постоянной *экспрессивностью.* При локализации генов в половых хромосомах или в ДНК органоидов (пластиды, митохондрии) результаты реципрокных скрещиваний могут различаться и не следовать М. з., чего не наблюдается для генов, расположенных в аутосомах. М. з. имели важное значение — именно на их основе происходило интенсивное развитие генетики на первом этапе. Они послужили основой для предположения о существовании в клетках (гаметах) наследств. факторов, контролирующих развитие признаков. Из М. з. следует, что эти факторы (гены) относительно постоянны, хотя и могут находиться в разл. состояниях, парны в соматич. клетках и единичны в гаметах, дискретны и могут вести себя независимо по отношению друг к другу. Всё это послужило в своё время серьёзным аргументом против теорий «слитной» наследственности и было подтверждено экспериментально.

● Мендель Г., Опыты над растительными гибридами, М., 1965; Гайсинович А., Зарождение генетики, М., 1967.

МЕНСТРУА́ЛЬНЫЙ ЦИКЛ (от лат. menstruus — ежемесячный), половой цикл самок приматов, включая человека, внеш. проявлением к-рого является кровотечение (менструация). М. ц., как и половой цикл всех животных с внутриутробным вынашиванием плода, состоит из синхронных периодич. изменений в яичниках и половых проводящих путях. Если беременность не наступила, происходит отторжение поверхностного слоя эндометрия, выстилающего матку, и из половых путей появляются кровяные выделения. Затем наступает стадия покоя, после к-рой начинается новый М. ц. Менструация М. ц. и течка *эстрального цикла* не гомологичны, т. к. менструацией оканчивается цикл, а течка совпадает с овуляцией, приходящейся на середину цикла. См. *Половой цикл.*

● Алексеева Л. В., Полицикличность размножения у приматов и антропогенез, М., 1977.

МЕНТО́Л, $C_{10}H_{20}O$, насыщенный спирт из группы терпенов, главная составная часть эфирного масла перечной мяты (до 80%) и компонент ряда др. эфирных масел. Входит в состав мн. лекарств. препаратов, напр. валидола.

МЕНХЕ́ДЕНЫ (*Brevoortia*), род рыб сем. сельдёвых. Дл. до 50 см, обычно 30—35 см. Окраска пелагическая, за верх. углом жаберной крышки чёрное пятно, за ним у нек-рых видов менее тёмные пятна в один или неск. рядов. 7 видов, у вост. берегов Сев. и Юж. Америки. Живут до 9—10 лет, созревают в возрасте трёх лет. Стайные пелагические рыбы, питаются фитопланктоном, к-рый активно отцеживают, реже зоопланктоном. Взрослые рыбы совершают сезонные миграции вдоль берегов, избегая воды с солёностью менее 20‰. Мальки и личинки, наоборот, заходят в солоноватую (2—3‰) воду и в реки. М.— одни из важнейших промыс-

ловых рыб Атлантич. побережья Америки. Наиб. значение имеет северный М. (*B. tyrannus*). См. рис. 1 при ст. *Сельдеобразные*.

МЕРИСТЕ́МА (от греч. meristós — делимый), образовательная ткань растений, долго сохраняющая способность к делению и возникновению новых клеток; отличается высокой метаболич. активностью. Одни клетки М. — инициальные — задерживаются на эмбриональной фазе развития и, делясь, обеспечивают непрерывное нарастание массы растения; др. клетки М. постепенно дифференцируются, образуя разл. постоянные ткани (покровные, проводящие, механические, основные и др.). У высших растений М. возникает из промеристемы зародыша, к-рая производит верхушечные (апикальные) и боковые (латеральные) М. Верхушечные М. — конусы нарастания побега и корня — закладываются у зародыша очень рано. Образование семядолей и заложение листовых зачатков на конусе нарастания побега вызывает дифференциацию боковых М. на прокамбий и камбий. В процессе роста растения М. частично сохраняется в его корнях — в виде перицикла (как корнеродная М.), в узлах побега и т. д. Т. н. вставочная (интеркалярная) М. временно сохраняется в почках, в междоузлиях стебля (особенно долго у злаков), в основаниях черешков листьев и пр. Разрастание в ширину пластинок листовых зачатков обусловлено т. н. краевой (маргинальной) М. В связи с тем что свойство деления потенциально сохраняется почти у всех живых зрелых тканей (исключая ситовидные трубки), у растений могут возникать и новые, т. н. вторичные, М., напр. феллоген, образующий пробковую ткань, раневая М., производящая каллюс, и др. Термин «М.» применяют и по отношению к неспецифичным клеткам животных, способным к дифференцировке.

МЕРЛА́НГ (*Odontogadus merlangus*), рыба сем. тресковых. Единств. вид рода. Дл. до 68 см, обычно 30—50 см. Спинных плавников 3, хвостовой — без выемки, анальных — 2, первый из них длинный. Подбородочный усик маленький или его нет. Распространён в Северном, Ирландском и Баренцевом морях и у средиземномор. берегов Европы; в Чёрном м. — подвид — черноморский М. (*O. m. euxini*), дл. обычно до 25 см, обитает на глуб. 50—60 м, у дна. Половозрелость в 2—3 года. Нерест зимой, растянутый. Плодовитость 100—600 тыс. икринок. Молодь держится под куполами крупных медуз. Питаются М. ракообразными и мелкой рыбой. Объект промысла. См. рис. 5 при ст. *Трескообразные*.

МЕРЛУ́ЗОВЫЕ, хеки (Merlucciidae), семейство рыб отр. трескообразных. Дл. до 1,3 м (обычно ок. 40 см), масса до 10 кг. Спинных плавников 2, анальный — 1. 4 рода, осн. — мерлузы (*Merluccius*), ок. 15 видов, в умеренных и субтропич. водах Атлантич. и Тихого океанов. Наиб. известен серебристый хек (*M. bilinearis*), обитающий гл. обр. у берегов Сев. Америки. Дл. до 70 см. Половой зрелости достигает в 3—4 года. Нерест порционный, с мая по октябрь, на глуб. 40—150 м. Плодовитость до 400 тыс. икринок, икра и личинки пелагические. В Чёрном м. встречается мерлуза (*M. merluccius*), держится обычно у дна. Половая зрелость в 7—10 лет, нерест с января по июнь. Все М. — хищники. Объект промысла.

МЕРОБЛАСТИ́ЧЕСКИЕ ЯЙЦА (от греч. méros — часть, доля и ...*бласт*), яйца, претерпевающие частичное дробление (ср. *Голобластические яйца*). К М. я. относят телолецитальные яйца с большим количеством желтка (головоногих моллюсков, акул, пресмыкающихся, птиц, однопроходных млекопитающих) и центролецитальные. См. рис. при ст. *Дробление*.

МЕРОКРИ́НОВЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от греч. méros — часть, доля и krínō — выделяю), железы, клетки к-рых способны функционировать неоднократно, выводя секрет без нарушения целостности клеточной оболочки и цитоплазмы. К М. ж. относятся железы внутр. секреции и большинство экзокринных желёз. Ранее термин «М. ж.» иногда употребляли в узком смысле как синоним *эккриновых желёз*.

МЕРОМИ́ЗЫ (*Meromyza*), род злаковых мух. Дл. 3—6 мм. Ок. 70 видов, гл. обр. в Голарктике; в СССР — ок. 50 видов. Личинки живут в побегах злаков. Повреждают (в осн. в нечернозёмной зоне) рожь, пшеницу, ячмень, пырей ползучий, плевел многолетний. Наиб. известна хлебная М. (*M. nigriventris*), у к-рой различают весеннюю и летнюю формы; лёт мух 1-го поколения в апреле — начале июня, 2-го — в июле — конце августа.

МЁРТВАЯ ГОЛОВА́ (*Acherontia atropos*), бабочка сем. бражников. Дл. ок. 60 мм, крылья в размахе до 130 мм. На спинке жёлтый рисунок, напоминающий череп человека (отсюда назв.). Распространена в Африке, странах Средиземноморья и Евразии (на С. ареала зимующие куколки обычно гибнут); в СССР — на Ю. Европ. части, на Кавказе, в Туркмении. Питается вытекающим древесным соком, с помощью короткого крепкого хоботка может пробивать стенки ячеек в пчелиных сотах и высасывать мёд. М. г. способна издавать «писк», к-рый, как полагают, имитирует звуки, производимые пчелиной маткой в улье. Гусеница дл. до 130 мм, обитает гл. обр. на паслёновых, в частности на картофеле. В Красной книге СССР. См. рис. 3,3а в табл. 27.

МЕРТВОЕ́ДЫ (Silphidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. от 6 до 40 мм. Усики булавовидные. Личинки уплощённые, подвижные, напоминают мокриц. Ок. 1500 видов, распространены широко, но преим. в умеренной зоне; в СССР — ок. 80 видов. Большинство М., в т. ч. могильщики, питаются падалью, реже навозом, грибами; нек-рые растительноядные или хищники. Полезны гл. обр. утилизацией органич. вещества, в меньшей степени — как энтомофаги, уничтожающие насекомых-вредителей. Напр., древесный, или четырёхточечный М. (*Xylodrepa quadripunctata*), дл. 12—14 мм, поедает гусениц непарного шелкопряда, златогузок, пядениц и др. Виды рода *Silpha* повреждают сах. свёклу, хлебные злаки. Нек-рые виды М. — промежуточные хозяева гельминтов. См. рис. 9, 12, 17 в табл. 28.

МЕРЦА́ТЕЛЬНЫЙ ЭПИТЕ́ЛИЙ, реснитчатый эпителий, однослойный, одно- или многорядный эпителий, клетки к рого на апикальном полюсе имеют подвижные реснички. Одна мерцат. клетка имеет до 500 ресничек. Каждая ресничка дл. до 10 мкм совершает до 30 колебаний в 1 с. Реснички, располагающиеся рядом, проявляют тенденцию к синхронной работе, в результате чего на поверхности пласта реснитчатых клеток возникают волны, распространяющиеся со скоростью 10^2—10^3 мкм/с. М. э. имеется у большинства групп многоклеточных животных, исключая нематод и членистоногих. У млекопитающих и человека М. э. выстилает воздухоносные пути, где биение ресничек способствует выведению пылевых частиц, и нек-рые отделы поло-

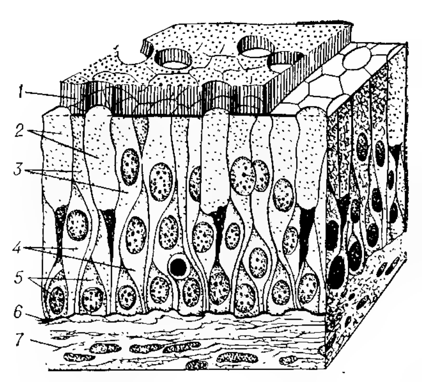


Схема строения многорядного реснитчатого эпителия: 1 — мерцательные реснички; 2 — бокаловидные клетки; 3 — мерцательные клетки; 4 — длинные вставочные клетки; 5 — короткие вставочные клетки; 6 — базальная мембрана; 7 — соединительная ткань.

вой системы, где направленный ток жидкости перемещает яйцеклетки.

МЕСТООБИТА́НИЕ, участок суши или водоёма, занятый частью популяции особей одного вида и обладающий всеми необходимыми для их существования условиями (климат, рельеф, почва, пища и др.). М. вида — совокупность отвечающих его экологич. требованиям участков в пределах видового ареала. М. вида (или популяции) — важный компонент его *экологической ниши*. У животных, развитие к-рых характеризуется метаморфозом, разл. возрастные стадии могут отличаться и по типу М. По широте использования М. различают стенотопные и эвритопные организмы. По отношению к наземным животным как синоним М. чаще используют термины *стация* (М. вида) и *биотоп* (М. сообщества).

МЕТА... (от греч. metá — между, после, через), часть сложных слов, обозначающая промежуточность, переход к ч.-л. другому, перемену состояния, превращение (напр., *метаморфоз*).

МЕТАБОЛИ́ЗМ (от греч. metabolḗ — перемена, превращение), 1) то же, что *обмен веществ*. 2) В более узком смысле М. — промежуточный обмен, охватывающий всю совокупность реакций, гл. обр. ферментативных, протекающих в клетках и обеспечивающих как расщепление сложных соединений, так и их синтез и взаимопревращение. Напр., продукт распада углеводов (пируват) после окисления (ацетил-КоА) используется на синтез жирных к-т, нек-рые аминокислоты, образовавшиеся при распаде белков, служат материалом для глюконеогенеза и т. д. Определ. последовательность ферментативных превращений к.-л. вещества в клетке наз. метаболическим путём, а образующиеся промежуточные продукты — метаболитами. Реакции М., приводящие к биосинтезу сложных соединений из более простых, наз. анаболическими, а их совокупность — анаболизмом. Эти реакции, как правило, идут с использованием энергии, обеспечивающей возможность их течения и наз. эндергоническими; в условиях равновесия концентрация продуктов реакции всегда меньше концентрации веществ, вступающих в реакцию. Ферментативные расщепления сложных соединений на более простые составляют совокупность процессов катаболизма (гидролиз, окисление). При этих реакциях (они наз. экзергони-

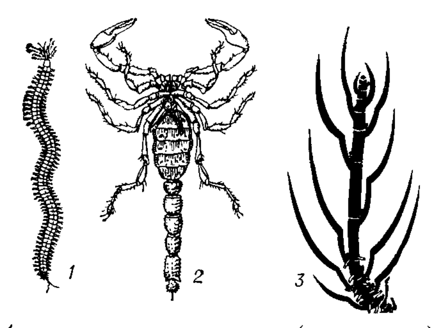
ческими) запас свободной энергии системы уменьшается. В условиях равновесия концентрация продуктов реакции больше концентрации исходных веществ. Обе стороны М.— анаболизм и катаболизм — тесно взаимосвязаны во времени и пространстве. Выяснение отд. звеньев М. у разных классов растений, животных и микроорганизмов обнаружило принципиальную общность осн. путей биохимич. превращений в живой природе.

● Мусил Я., Новакова О., Кунц К., Современная биохимия в схемах, пер. с англ., М., 1981.

МЕТАГЕНЕ́З (от *мета*... и ...*генез*), одна из форм вторичного *чередования поколений*, при к-рой поколения особей, размножающихся половым путём, сменяются поколениями особей, размножающихся бесполым путём.

МЕТАЛЛОПРОТЕИ́ДЫ, металлопротеины, сложные белки, содержащие в качестве необходимой составной части атомы металлов (Fe, Mg, Cu, Zn, Mn, V, Mo и др.); выполняют разнообразные функции в живых организмах. В транспортных или запасающих металлы М. (Fe-содержащие трансферрин и ферритин, Cu-содержащий церулоплазмин) связь металла с белком обычно непрочна; в состав других М., в т. ч. ряда ферментов, входят прочно связанные атомы металлов, удаление к-рых нарушает строение и функц. свойства М. К важнейшим М. относятся: Cu-содержащие оксидазы (напр., тирозиназа); содержащие Zn карбоангидраза и карбоксипептидаза; ксантиноксидаза, в составе к-рой обнаружен Mo; содержащие Fe и Mo белки азотфиксирующей нитрогеназной системы бактерий; ферредоксин, включающий негеминовое железо. Во мн. М. металл входит в состав органич. простетич. группы белков. Осн. представители таких М.— гемопротеиды. Мн. ферменты, относимые к каталитич. М., требуют для проявления активности наличия в среде определ. катионов (напр., Mg^{2+}— для фосфотрансфераз, K^+ и Mg^{2+}— для пируваткиназы, Na^+, K^+ и Mg^{2+}— для АТФазы плазматич. мембран).

МЕТАМЕ́РИЯ (от *мета*.... и греч. méros — часть, доля), расчленение тела у нек-рых групп организмов на сходные (или сходно закладывающиеся) участки — метамеры, расположенные вдоль продольной оси или плоскости сим-



1 — гомономная метамерия (у полихеты); *2* — гетерономная метамерия (у скорпиона); *3* — строение вегетативного побега расчлененного на фитомеры (схема).

метрии. М. рассматривают также как один из видов симметрии. Сходные структуры, повторяющиеся в метамерах одного организма, наз. гомодинамными. М. возникает по разным биол. причинам и разными способами. У нек-рых кишечнополостных М. наблюдается в строении колоний, образующихся путём стробиляции — не доведённого до конца множественного поперечного деления или почкования вдоль продольной оси гела. Так же возникает М. ленточных червей, у к-рых она связана с адаптацией к эндопаразитизму — наличие половых органов в каждом сегмеите увеличивает эффективность размножения. У высших многоклеточных животных возникновение М. связано с упорядочением внутр. организации, интенсификацией разл. функций организма или совершенствованием механизмов движения, напр. использованием перистальтич. движений с волнообразным изгибанием тела при ползании и плавании. М. свойственна также растениям. Однако метамеры у них расположены менее упорядоченно, чем у животных, и могут образовывать линейные и разветвлённые системы. Составные части этих систем считают метамерными единицами разных уровней. Членик-метамер в ботанике наз. фитомером.

Метамеры могут быть полностью сходны друг с другом по всей длине тела (*гомономия*) или функционально и структурно разнокачественны (*гетерономия*). М. может быть полной, охватывающей все системы органов (такую М. наз. сегментацией), напр. у кольчатых червей, и неполной, затрагивающей лишь отд. системы, напр. у моллюсков-моноплакофор метамерны органы выделения, жабры и нек-рые группы мышц.

● Беклемишев В. Н., Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 3 изд., т. 1—2, М., 1964.

МЕТАМОРФО́З (от греч. metamórphōsis — превращение). У животных М., или метаболия,— это глубокое преобразование строения организма, в процессе к-рого личинка превращается во взрослую особь. М. свойствен большинству

Метаморфоз животных. *I*. Гидроидные: *1* — колония гидроида, отпочковывающая медуз, *2* — медуза, *3* — яйца, *4* — планула (личинка), *5* — полип, дающий начало колонии. *II*. Многощетинковый червь: *1* — яйца, *2*, *3* — личинки (*2* — трохофора, *3* — нектохета), *4* — взрослый червь. *III*. Брюхоногий моллюск: *1* — яйца, *2*, *3* — личинки (*2* — трохофора, *3* — велигер), *4* — взрослый моллюск. *IV*. Морской ёж: *1* — яйца, *2*, *3* — личинки (*2* — диплеурула, *3* — плутеус), *4* — взрослый морской ёж. *V*. Жук: *1* — яйца, *2* — личинка, *3* — куколка, *4* — имаго. *VI*. Лягушка: *1* — яйца (икра), *2* — головастик с наружными жабрами, *3* — без жабр, *4* — с задними ногами, *5* — со всеми ногами и с хвостом, *6* — лягушка.

групп беспозвоночных и нек-рым позвоночным — миногам, ряду рыб (напр., двоякодышащим), земноводным. М. связан обычно с резкой сменой образа жизни животного в онтогенезе, напр. с переходом от свободноплавающего к прикреплённому образу жизни, от водного — к наземному или от скрытого в субстрате к открытому воздушному и т. п. В жизненном цикле животных, развивающихся с М., бывает хотя бы одна личиночная стадия, в к-рой организм существенно отличается от взрослого животного. При развитии с М. животные на тех или других стадиях онтогенеза выполняют разные функции, способствующие сохранению и процветанию вида. Для низших прикреплённых беспозвоночных (губки, кишечнополостные) характерен М., при к-ром разл. свободноплавающие личинки (паренхимула, амфибластула, планула) выполняют функцию расселения вида. Часто такой М. осложняется *чередованием поколений* (фаз развития), размножающихся бесполым или половым путём. При М. без чередования поколений из яйца выходит личинка, выполняющая функцию расселения вида (напр., трохофора мор. многощетинковых червей, велигер мор. моллюсков). Своеобразен т. н. некротический М. у немертин, у к-рых внутри личинки развивается будущая взрослая особь, при этом осн. масса тела личинки отмирает. Переход мор. организмов к жизни в пресной воде и на суше вызывает утрату личиночных стадий развития. Случаи М., как, напр., у виноградной улитки, к-рая личиночную стадию, напоминающую велигер мор. форм, проходит в яйце, наз. криптометаболией. У мн. многоножек и бескрылых насекомых изменения связаны лишь с увеличением числа сегментов тела и члеников усиков — анаморфоз. Для большинства аптеригот и ряда многоножек характерно развитие без существ. изменений — протометаболия (эпиморфоз). Развитие крыльев у насекомых привело к изменениям онтогенеза. Если образ жизни ранних стадий и имаго сходен, личинка (нимфа) похожа на взрослое насекомое и изменения организации сопровождаются в осн. постепенным ростом зачатков крыльев, то говорят о неполном превращении, или гемиметаболии (свойственно таким отрядам насекомых, как подёнки, стрекозы, таракановые, богомоловые, термиты, прямокрылые, равнокрылые, полужесткокрылые). Если в онтогенезе происходит резкое разделение осн. функций (питание в стадии личинки, расселение и размножение во взрослой стадии), то говорят о полном превращении, или голометаболии (свойственно жесткокрылым, чешуекрылым, перепончатокрылым, двукрылым и нек-рым др. отрядам насекомых). В этом случае червеобразная личинка обычно не похожа на взрослое насекомое и переход личинки во взрослую форму осуществляется на стадии *куколки*. Среди позвоночных М. резко проявляется у миног, личинка к-рых — пескоройка — живёт в грунте, а взрослые особи — полупаразиты рыб; у земноводных из яйца выходит личинка — головастик, по мере М. личиночные органы утрачиваются и появляются органы взрослого животного. Регуляция М. осуществляется гормонами.

У растений М. — видоизменения основных органов, происходящие в онтогенезе и связанные со сменой выполняемых ими функций или условий функционирования. Истинный М. — превращение одного органа в другой со сменой формы и функции — происходит у мн. травянистых растений (постепенное отмирание надземного побега и переход в корневище, луковицу, клубнелуковицу на время неблагоприятного периода). В большинстве же случаев М. подвергаются не взрослые органы, а их зачатки, напр. при превращении части побегов и листьев в колючки, усики. Детерминация зачатка органа, определяющая его окончательный облик и происходящая на разных этапах его развития, связана с накоплением определённых физиологически активных веществ и зависит от ряда внешних и внутренних факторов. См. также *Побег*, *Корень*.

МЕТАНА́УПЛИУС (от *мета*... и *науплиус*), личинка ракообразных, следующая за науплиусом. На стадии М. первые 2 пары придатков — антеннулы и антенны — выполняют функцию осязания, а 3-я пара — мандибулы (жвалы) — служит для перетирания пищи. Передвигается М. с помощью конечностей вновь образующихся максиллярных и грудных сегментов. У ракушковых на стадии М. появляется зачаток раковины. После ряда линек М. превращается в молодого рачка или (у некоторых креветок) в *протозоеа*.

МЕТАНЕФРИ́ДИИ (от *мета*... и *нефридии*), метамерно расположенные парные выделит. органы у беспозвоночных, гл. обр. у кольчатых червей. Развиваются из эктодермы или мезодермальных нефробластов. М. — трубчатые каналы, открывающиеся одним концом (ресничной воронкой, или нефростомом) во вторичную полость тела (целом) предыдущего сегмента, другим (выделит. порой) — наружу. Нефридиальный канал может быть длинным и петлевидно изогнутым. Через нефростом в просвет М., вероятно, поступает целомич. жидкость — первичная моча, продвижение к-рой по М. обеспечивается ресничками. В канале происходит реабсорбция из мочи органич. веществ и солей, к-рые в конечных отделах проходят через слабо проницаемую для воды стенку канальца. В результате образуется гипоосмотич. моча, накапливающаяся в мочевом пузыре. У стеногалинных мор. кольчатых червей нефридиальный канал редуцирован. См. также *Выделительная система*, *Протонефридии*.

МЕТАНЕ́ФРОС (от *мета*... и греч. nephrós — почка), вторичная, или тазовая, почка, парный орган выделения у амниот. В процессе зародышевого развития сменяет *мезонефрос*. Мочевые канальцы М. образуются из несегментированного заднего участка нефротома и, в отличие от канальцев мезонефроса, начинаются мальпигиевыми тельцами; наружные их концы открываются в вырост вольфова канала — мочеточник. См. также *Почки*. См. рис. при ст. *Выделительная система*.

МЕТАНООБРАЗУ́ЮЩИЕ БАКТЕ́РИИ, получают энергию чаще всего за счёт восстановления CO_2 до метана (CH_4) молекулярным водородом; используют также в качестве источника углерода метана окись углерода (CO), муравьиную к-ту (HCOOH), метанол (CH_3OH), уксусную к-ту (CH_3COOH) и нек-рые др. соединения. Строгие анаэробы. В отличие от др. бактерий (за исключением галобактерий и микоплазм) клеточная стенка М. б. не содержит муреина, а РНК отличается от РНК др. организмов. У М. б. обнаружены присущие только им коферменты, напр. 2-меркаптоэтансульфоновая к-та, участвующая в реакциях переноса метильной группы. Вследствие этих особенностей М. б. рассматривают как совершенно обособленную группу архебактерий. Важнейшие роды М. б.: *Methanobacterium*, *Methanosarcina*, *Methanococcus*. Морфологически М. б. довольно разнообразны (клетки сферические, палочковидные, изогнутые). Весь метан биогенного происхождения на Земле образуется только М. б. (ежегодно 5—10·10^8 т, причём считается, что 30% метана образуется в результате восстановления CO_2).

Из-за неспособности осуществлять иные реакции, кроме метаногенеза, М. б. развиваются в сообществе с др. анаэробными бактериями, разлагающими органич. вещества с образованием H_2 и низкомолекулярных углеродистых соединений. Обитают в затопляемых почвах, болотах, иле водоёмов, очистных сооружениях (метантенках), рубце жвачных. Применяются для получения метана (биогаза) из разл. органич. отходов.

МЕТАНОКИСЛЯ́ЮЩИЕ БАКТЕ́РИИ, используют метан как источник энергии и углерода. Грамотрицательные, подвижные и неподвижные, сферич., палочковидной или вибриоидной формы. Нек-рые образуют цисты. Имеют развитую систему внутриклеточных мембран. Аэробы. Окисляют метан до двуокиси углерода по схеме: $CH_4 \rightarrow CH_3OH \rightarrow HCOH \rightarrow \rightarrow HCOOH \rightarrow CO_2$. При этом часть формальдегида идёт на синтез веществ клеток в результате функционирования особых циклов (серинового или рибулозомонофосфатного). Кроме метана рост нек-рых видов поддерживает метанол. К М. б. относятся роды *Methylomonas*, *Methylococcus*, *Methylocystis*, *Methylosinus*, *Methylobacter*; типовой вид — *Methylomonas methanica*. Метан окисляют также нек-рые виды дрожжей. М. б. распространены в почвах и водоёмах, участвуют в круговороте одноуглеродистых соединений в природе. Могут быть использованы для получения (на основе природного газа, содержащего метан) кормовой биомассы, богатой белком, а также для борьбы с накоплением метана в шахтах.

● Малашенко Ю. Р., Романовская В. А., Троценко Ю. А., Метанокисляющие микроорганизмы, М., 1978.

МЕТАПЛАЗИ́Я (от греч. metaplássō — преобразую, превращаю), превращение одной разновидности ткани организма в другую. У позвоночных М. достоверно установлена лишь при регенерации хрусталика и сетчатки глаза у хвостатых земноводных: пигментные клетки радужной оболочки превращаются в клетки хрусталика, а пигментный эпителий — в клетки сетчатки.

МЕТАСИМПАТИ́ЧЕСКАЯ НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА (от *мета*... и греч. sympathḗs — чувствительный, восприимчивый к влиянию), часть вегетативной (автономной) нервной системы; локализуется в микроганглионарных образованиях, расположенных в стенках внутр. органов, обладающих моторной активностью (сердце, пищеварит. тракт и др.). В зависимости от локализации отд. участки М. н. с. могут именоваться по месту их расположения, напр., кардиометасимпатический — в сердце, энтерометасимпатический — в пищеварит. тракте, везикометасимпатический — в мочевом пузыре. Помимо двигат. активности М. н. с. конт-

ролирует и координирует др. функции внутр. органов, напр. секрецию, локальный кровоток. М. н. с. составляет базовый уровень иннервации висцеральных органов и осуществляет её относительно независимо от ЦНС.

МЕТАТАЛА́МУС (от *мета...* и *таламус*), задняя часть промежуточного мозга (забугорье) у позвоночных. Состоит из 2 крупных, симметрично расположенных ядер: наружного коленчатого тела, через к-рое зрит. импульсы переключаются гл. обр. на затылочную область коры больших полушарий, и внутреннего коленчатого тела — высшего ядра слуховой сенсорной системы, к-рое проецируется на височную область неокортекса.

МЕТАТРОХОФО́РА (от *мета...* и *трохофора*), свободноплавающая личинка многощетинковых кольчатых червей, следующая за трохофорой, в отличие от к-рой имеет сегментированное тело, но ещё без боковых придатков — параподий, свойственных следующей личиночной стадии — *нектохете*, или с параподиями ещё не функционирующими в качестве органов передвижения. Сегменты тела М., т. н. личиночные, или ларвальные, образуются снаружи и не имеют половых органов.

МЕТАЦЕРКА́РИЯ (от *мета...* и *церкария*), личинка нек-рых трематод, цикл развития к-рых включает двух промежуточных хозяев. Развивается из церкарии, к-рая, внедрившись в тело второго промежуточного хозяина (личинки водных насекомых, моллюски, рыбы, головастики и др.), инцистируется. Дальнейшее развитие осуществляется в кишечнике окончат. хозяина после заглатывания им второго промежуточного хозяина. Т. о., М. соответствует *адолескарии*, но инвазионную функцию выполняет более эффективно.

МЕТГЕМОГЛОБИ́Н, MtHb, гемиглобин, ферригемоглобин, форма гемоглобина, в к-рой железо гема окислено до трёхвалентного. Не способен переносить кислород. В организме М. образуется при нек-рых отравлениях (нитратами, нитритами, анилином и др.).

МЕТЁЛКА (panicula), сложное ботрическое соцветие, на гл. оси к-рого на разной высоте развиваются боковые ветви, в свою очередь ветвящиеся и несущие цветки или небольшие простые (элементарные) соцветия (колоски — у злаков, корзинки — у сложноцветных и т. д.). Ветви могут быть прижаты к гл. оси (М. сжатая) или отстоять от неё (М. раскидистая). Сжатую М. с короткими ветвями, похожую на колос у злаков (напр., у тимофеевки, лисохвоста), наз. султаном. См. рис. 10, 11 в табл. 18.

МЕТИЛМЕТИОНИНСУЛЬФОНИЙХЛОРИ́Д, S-метилметионинсульфонийхлорид, витамин U, $HOOCCH(NH_2)CH_2CH_2S^+(CH_3)_2 \cdot Cl^-$, физиологически активное вещество. Присутствует в овощах, богат им капустный сок. В организме служит донором метильных групп в реакциях биол. метилирования. Применяют при лечении язвенной болезни.

МЕТИЛТРАНСФЕРА́ЗЫ, трансметилазы, ферменты класса трансфераз, катализирующие обратимые реакции переноса метильных групп. Донором CH_3-групп служит преим. метионин, к-рый вместе с производными витамина B_{12} и фолиевой к-ты при участии М. образует систему переметилирования у всех видов живых организмов.

МЕТИОНИ́Н (сокр. Met, Мет), L-α-амино-γ-метилмеркаптомасляная кислота, незаменимая гликогенобразующая серусодержащая аминокислота. Входит в состав большинства белков (мн. растит. белки бедны М.). S-аденозилметионин (активный М.) — донор метильных групп, участвует в процессах ферментативного метилирования, приводящих к образованию холина, адреналина и др. биологически важных соединений. У млекопитающих М. - источник серы в биосинтезе цистеина. S-метилметионин обладает витаминной активностью (витамин U). Непосредств. предшественник в биосинтезе М. у нек-рых растений и микроорганизмов — гомоцистеин (образуется из аспарагиновой к-ты). Недостаток М. в пище млекопитающих приводит к нарушению биосинтеза белков, замедлению роста и развития организма, тяжёлым функц. расстройствам. Синтетич. М. применяют для обогащения пищи и кормов, а также как лекарств. препарат. См. формулу при ст. *Аминокислоты*.

МЕТИСА́ЦИЯ (от франц. métis — помесь, смесь), смешение разл. человеческих рас между собой. Потомки от межрасовых браков наз. метисами. М. имела место с древнейших времён в областях соприкосновения разл. расовых групп. Значит. масштаба она достигла в 15—17 вв. в связи с Великими геогр. открытиями и последующей колониальной экспансией и работорговлей. М.— постоянное и естественное явление в истории человечества. Такая же, как и у потомков от внутрирасовых браков, способность метисов к деторождению (чего обычно не бывает в животном мире у представителей разных видов) — убедительное доказательство в пользу видового единства человечества и близкого родства всех человеческих рас между собой.

МЕХА́НИКА РАЗВИ́ТИЯ, раздел эмбриологии, изучающий при помощи опытов на живых зародышах причинные механизмы индивидуального развития организмов. Основанная В. Ру в 80-х гг. 19 в. М. р. бурно развивалась в 1-й трети 20 в. Начиная с 40-х гг. в результате сближения М. р. с цитологией, генетикой, эмбриологией, биохимией и мол. биологией возникло комплексное направление биол. исследований — *биология развития*.

● Филатов Д. П., Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути, М.— Л., 1939; Светлов П. Г., Физиология (механика) развития, т. 1, Л., 1978.

МЕХАНИ́ЧЕСКИЕ ТКА́НИ, опорные ткани растения, обеспечивающие его прочность. Обусловливают способность органов растения противостоять статическим (напр., сила тяжести) и динамическим (порывы ветра и т. п.) нагрузкам. В самых молодых участках растущих органов М. т. нет, т. к. живые клетки, будучи в состоянии тургора, способны обеспечить его упругость благодаря наличию плотной оболочки. По мере развития органа в нём появляются специализир. М. т.— колленхима и склеренхима. Первая состоит из живых клеток с неравномерно утолщёнными оболочками и образуется в стеблях и листьях двудольных растений, вторая — образованная мёртвыми клетками с равномерно утолщёнными одревесневшими оболочками — более широко распространена в растит. мире. Механическую функцию выполняют также лубяные и древесинные волокна (либриформ), а у хвойных растений — толстостенные трахеиды поздней древесины.

МЕХАНОРЕЦЕ́ПТОРЫ, сенсорные структуры животных, воспринимающие разл. механич. раздражения из внеш. среды или из внутр. органов. У позвоночных к М. относятся волосковые рецепторы органов слуха, боковой линии, вестибулярного аппарата, механочувствит. первные окончания сердечно-сосудистой системы, внутр. органов, кожи, опорно-двигат. аппарата и нек-рые др. М. делят на 2 осн. типа. Рецепторы 1-го типа обладают специализир. волосково-реснитчатыми структурами, участвующими в актах первичной рецепции, напр. М. сенсорных органов. Рецепторы 2-го типа менее чувствительны к механич. воздействиям, не имеют спец. структур (ареснитчатые); восприятие стимула в этом случае осуществляет непосредственно механочувствит. мембрана нервного окончания (напр., тканевые М. позвоночных). Часто нервное окончание заключено в капсулу или связано с чувствит. шипиком или волоском. Напр., у птиц и млекопитающих кожные М. представлены тельцами Мейснера и Пачини, дисками Меркеля, рецепторами волосяного фолликула и т. д. У беспозвоночных механорецепцию осуществляют сенсорные щетинки, сенсиллы, статоцисты, хордотональные органы и др. Важную роль в развитии, организации и деятельности М. играют условия обитания организмов. Так, у всех первичноводных животных развита система органов боковой линии, у организмов, пользующихся эхолокацией (напр., летучих мышей, дельфинов), М. органов слуха адаптированы к восприятию излучаемых ультразвуков. В волосяном покрове млекопитающих наряду с М. простых волос появляются М. сторожевых волос и М. вибрисс, к-рые преимущественно располагаются на щеках и в области ротового отверстия. Развитие опорно-двигат. аппарата обусловило появление *проприоцепторов*, наиб. совершенных у млекопитающих, а развитие сердечно-сосудистой системы — возникновение и специализацию М. сердца и барорецепторов сосудов и т. д.

МЕХАНОЦИ́ТЫ (от слова механический и *...цит*), собирательное назв. клеток животных, способных синтезировать коллаген. К М. относятся клетки костной ткани, хряща, сухожилий, ретикулярные клетки, фибробласты и др., выполняющие механич. (опорную) функцию.

МЕХОЕ́ДЫ, ряд видов жуков сем. кожеедов, в осн. из родов *Dermestes* и *Attagenus*. В природе жуки и личинки обычно встречаются на трупах животных, предпочитают кожу, шерсть, мех. Повреждают кожевенно-меховое сырьё, а также вяленую рыбу, шелковичные коконы. В СССР опасны 6 видов М., в т. ч. ковровый М. (*A. megatoma*) и шубный М. (*A. pellio*).

МЕ́ЧЕНИЕ ЖИВО́ТНЫХ, метод изучения биологии животных, связанный с нанесением индивидуальных или групповых меток. Разработаны методы мечения всех групп позвоночных, моллюсков и ряда насекомых. Птиц, летучих мышей и нек-рых др. животных метят кольцеванием; копытных, хищников и нек-рых грызунов (белок, сурков, бобров) — ушными метками; тюленей и морских черепах — кнопками, прикрепляемыми обычно на ласт (дельфинам — на спинной плавник); крупных китов — металлич. стрелками, к-рыми стреляют из ружья, вгоняя их в жировой слой; мелких грызунов, ящериц и лягушек — ампутируя в определ. последовательности фаланги. Насекомых метят частичной ампутацией надкрыльев (жуки), цветной

фольгой, нанесением краски, татуировкой, моллюсков (раковины) — надписями. Для выяснения передвижений кротов, слепышей и др. под землёй употребляют метки с радиоактивными веществами. Для наблюдений за передвижением млекопитающих, птиц, морских черепах используют иногда миниатюрные радиопередатчики и радиослежение со спутников.

Мечение рыб осуществляется с помощью меток, срезанием плавника, частичной ампутацией жаберной крышки, введением под кожу растворов нек-рых красящих веществ (гл. обр. туши), акустич. метками, к-рые дают возможность следить за продвижением рыбы, а также радиоактивными изотопами.

М. ж. проводится во мн. странах мира нац. центрами. В СССР работу по мечению птиц и наземных млекопитающих организует Центр кольцевания и мечения птиц и наземных млекопитающих (Ин-та эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва). Координирует работу Междунар. комитет по кольцеванию. На метке указывают номер, серию и назв. страны (или столицы) или организации, пометившей животное. Данные, полученные путём мечения, необходимы для организации охраны и рационального промысла животных, изучения их перемещений и миграций, для борьбы с вредителями сельского и лесного х-ва и с очаговыми инфекциями.

МЕЧЕНО́СЦЫ, несколько видов рыб рода *платипецилий*.

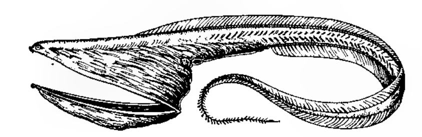
МЕЧЕХВО́СТЫ (Xiphosura), класс морских членистоногих подтипа хелицеровых. Известны с силура. Дл. 50—90 см. Тело уплощённое, разделяется на покрытую слитным спинным щитом головогрудь с 6 парами конечностей (служат для передвижения, захвата пищи и её измельчения) и брюшко с хвостовым шипом и 6 парами листовидных конечностей с многочисл. жаберными листочками. На спинной стороне головогруди — пара простых глазков, по бокам — пара сложных. Раздельнополые. Для размножения выползают во время отлива на отмели и роют ямки, в к-рые самка откладывает яйца, а самец их оплодотворяет. Зародыш проходит стадию развития, сходную с таковой у трилобитов. Из яйца выходит т. н. трилобитовая личинка. 12 ископаемых и 3 совр. рода; 5 совр. видов: один в Атлантич. ок. у берегов юж. части Сев. Америки, остальные — у берегов Вост. и Юго-Вост. Азии и прилегающих о-вов. Обитают на мелководье, закапываются в грунт, плавают брюшной стороной кверху. Питаются бентосом, иногда водорослями.

МЕЧ-РЫ́БА (*Xiphias gladius*), рыба отр. окунеобразных. Единств. вид семейства. Дл. до 4,5 м, масса до 0,5 т. Тело голое. Верх. челюсть вытянута в мечевидный отросток (отсюда назв.). Первый спинной плавник короткий, брюшных плавников нет. Распространена в пелагиали тропич. и субтропич. вод всех океанов, заходит в умеренные воды. В СССР изредка встречается в Чёрном и Азовском морях. Плавает быстро (до 130 км/ч). Икра пелагическая. Плодовитость самки массой 68 кг ок. 16 млн. икринок. Мигрирует на большие расстояния, стай не образует. Объект промысла и спорт. лова.

МЕЧ-ТРАВА́ (*Cladium*), род растений сем. осоковых. Многолетние травы выс. 1—1,5 м, имеющие кожистые листья с остророжущими краями (отсюда назв.). Цветки обоеполые, без околоцветника, в мелких, собранных в пучки колосках, образующих метельчатое соцветие. Плод орешковидный. Размножается гл. обр. посредством длинного корневища; плоды распространяются водой. 3—4 вида, в умеренных, субтропич. и тропич. областях, кроме Австралии. Растут по краям зарастающих озёр, низинным и ключевым болотам, болотистым берегам водоёмов, местами образуют большие заросли. В СССР — 2 вида (или 1 вид с 2 подвидами). М.-т. обыкновенная (*C. mariscus*) — редкий вид Европ. части, в Красной книге СССР.

МЕШКОГРУ́ДЫЕ (Ascothoracida), подкласс (по др. системе, отряд) ракообразных. Паразитируют на коралловых полипах и иглокожих, обычно вызывая их кастрацию. Антеннулы служат для прикрепления к хозяину (их концевые членики образуют подобие клешни), антенн нет, мандибулы и максиллы формируют колющий хоботок. Св. 40 видов. Есть М., сохранившие характерный облик ракообразного и способные ползать и даже плавать; ряд форм сильно изменён паразитич. образом жизни, напр. *Dendrogaster dichotomus* имеет вид мешка с отходящими от него многократно ветвящимися отростками. См. рис. 8 при ст. *Ракообразные*.

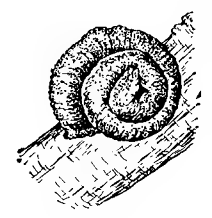
МЕШКОРОТООБРА́ЗНЫЕ (Saccopharyngiformes), отряд костистых рыб. В ископаемом состоянии неизвестны. Родственны угреобразным. Дл. до 180 см. Мн. морфологич. структуры М. редуцированы: нет плават. пузыря, костей жаберной крышки, лучей жаберной перепонки, хвостового и брюшных плавников, чешуй, рёбер. Тело угреобразное, сужающееся в нить к заднему концу. Рот огромный (до $^1/_5$ дл. тела), верх. челюсть иногда отсутствует. Глотка сильно растяжима. Глаза зачаточные. У нек-рых М. есть светящиеся органы. Личинка типа лептоцефала (как у угреобразных). 3 сем., 4 рода, 6—8 видов. Глубоководные океанич. рыбы, питаются беспозвоночными и рыбой. Биология не изучена.



Большерот (*Eurypharynx pelecanoides*).

МЕШО́ТЧАТЫЕ ПРЫГУНЫ́, кенгуровые крысы (Heteromyidae), семейство грызунов. Известны со среднего олигоцена. Дл. тела 6—12,5 см, хвоста 4,5—14,5 см. Большинство приспособлены к двуногому бегу на задних конечностях и внешне напоминают тушканчиков. Имеют наруж. защёчные мешки (отсюда назв.). 5 родов, 65 видов, в пустынях и прериях Сев. и Центр. Америки, а также в кустарниковых зарослях и тропич. лесах сев. части Юж. Америки; в горах до выс. 2500 м. Живут в норах. Активны ночью; нек-рые впадают в спячку. Семеноядны или всеядны; многие делают запасы. Рождают 1—8 детёнышей, чаще 3—5. Пустынные виды могут быть носителями возбудителя чумы. 2 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП.

МЕШО́ЧНИЦЫ (Psychidae), семейство бабочек. У самцов крылья в размахе 8—60 мм, часто широкие, просвечивающие, серые, желтоватые или чёрные, хоботок отсутствует (бабочки не питаются). Самки у большинства видов гусеницеобразные, бескрылые, иногда и безногие. Гусеницы солнцелюбивы, живут в чехликах, или мешках (отсюда назв.), из скреплённых шелковиной частиц листьев, веточек и т. п. Ок. 800 видов, распространены широко, многочисленны в саваннах Африки и Юж. Америки; в СССР — ок. 150 видов, гл. обр. на Кавказе и в горах Ср. Азии. Активны днём или в сумерках. Преим. полифаги; питаются листьями, нек-рые — лишайниками. Зимуют обычно гусеницы ср. возрастов (у отд. видов — дважды). Окукливание всегда в чехлике.



Улиткообразный чехлик гусеницы бабочки-улитки.

Нек-рым М. свойствен редкий среди бабочек партеногенез. В СССР обычны бабочка-улитка (*Apterona crenulella*), чистая М. (*Fumea casta*), лишайниковая М. (*Solenobia triquetrella*).

● Кожанчиков И. В., Чехлоносы-мешечницы (сем. Psychidae), М.— Л., 1956 (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые, т. 3, в. 2. Нов. сер., № 62).

МИГА́ТЕЛЬНАЯ ПЕРЕПО́НКА, третье веко, подвижная прозрачная перепонка, образованная складкой конъюнктивы в глазу нек-рых акул и большинства наземных позвоночных. Хорошо развита у пресмыкающихся и птиц (кроме козодоев). Есть и у млекопитающих (исключая ехидну и китообразных); у обезьян и человека М. п. рудиментарна и образует во внутр. углу глаза полулунную складку. Движения М. п. способствуют смачиванию и очищению роговицы. В М. п. расположена гардерова железа.

МИГРА́НТЫ (от лат. migrans, род. падеж migrantis — переселяющийся), в широком смысле — все животные, совершающие миграции, в узком смысле — то же, что *аллохтоны*.

МИГРА́ЦИИ ЖИВО́ТНЫХ (от лат. migratio — переселение, перемещение), закономерные перемещения животных между существенно разл. средами обитания, пространственно отстоящими друг от друга; вызываются изменением условий существования в местах обитания или изменением требований животного к этим условиям на разных стадиях развития (онтогенетич. миграции). М. ж., вызываемые изменением условий существования в местах обитания животного, могут быть периодическими (сезонные, суточные) и непериодическими. М. ж. совершаются по более или менее определ. путям.

Периодические миграции (М.) очень разнообразны: вертикальные М. млекопитающих, птиц и насекомых в горах, беспозвоночных — в толще воды или почвы, проходных рыб — из морей в реки (анадромные М.) и наоборот (катадромные М.), морских черепах и млекопитающих — в океанах, копытных, грызунов, хищных млекопитающих — на суше, мн. птиц, летучих мышей, насекомых — в воздухе.

Непериодические, или спорадические, М. — нерегулярные массовые выселения оседлых животных (белок, леммингов, кедровок и др.) под воздействием необычного ухудшения условий (засухи, пожары, наводнения и т. п.), перенаселения; такие М. хаотичны, часто заканчиваются массовой гибелью животных.

Онтогенетич. М., вызываемые изменением требований животного к условиям

существования на разных стадиях, обеспечивают расселение вида и могут происходить на стадии личинки (у сидячих животных — асцидий, кораллов, губок, щитовок и др.) или во время полового созревания. Для осуществления активной М. животному необходимо биол. чувство времени и направления (см. *Бионавигация*). М. высших позвоночных сопровождаются утратой территориальности, снижением внутривидовой агрессивности и усилением стайного (стадного) поведения. М. изучают *мечением животных* и экспериментально, вызывая соответствующие ситуации. См. также *Перелёты птиц*.

● Клаудсли-Томпсон Д., Миграции животных, пер. с англ., М., 1982.

МИ́ДИИ (*Mytilus*), род морских двустворчатых моллюсков сем. Mytilidae. Известны с триаса. Раковина (дл. до 20 см) клиновидно-овальная, гладкая, тёмно-фиолетовых, коричневых и желтовато-зеленоватых тонов, внутр. поверхность перламутровая. У взрослых особей нога утратила двигат. функцию и М. с помощью биссуса прикрепляются к твёрдому субстрату и друг к другу, образуя друзы. 3 вида, в умеренных водах Сев. и Юж. полушарий; все виды встречаются в СССР. Широко известна съедобная М. (*M. edulis*), местами образующая сплошные поселения — мидиевые банки. Обитают М. в осн. на литорали в верх. сублиторали. Плодовитость чрезвычайно высока — 5—12 млн. яиц (иногда до 25 млн.). Питаются детритом и мелкими планктонными животными. Активные фильтраторы (популяция мидиевой банки может профильтровать за сутки до 280 $м^3$ воды). М. выносят значит. колебания солёности и темп-ры воды. Могут накапливать без видимого для себя вреда тяжёлые металлы и патогенные для высших животных микроорганизмы. Известны случаи образования в М. жемчужин. Служат пищей (в осн. молодь) мор. рыбам. С древнейших времён М.— объект промысла. Годовой вылов составляет ок. 0,6 млн. т. Способность М. обрастать естеств. и искусств. субстраты используется при аквакультуре, развитой во мн. странах. Мясо М. используется в пищу человеком и идёт на изготовление ценной кормовой муки. См. рис. 9,10 при ст. *Двустворчатые моллюски*.

● Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах, Л., 1979; Биология мидии Грея, М., 1983.

МИЕЛИ́НОВАЯ ОБОЛО́ЧКА (от греч. myelós — мозг), оболочка, окружающая отростки нервных клеток в мякотных волокнах. М. о. состоит из белого белково-липидного комплекса — миелина, в периферич. ЦНС образуется вследствие многократного обёртывания отростка шванновской клеткой (ШК). При этом цитоплазма и ядро ШК оттесняются на периферию, а её плазмалемма двойным слоем как бы забинтовывает (до 100 слоёв) отросток, образуя упорядоченную пластинчатую структуру миелина. Периферич. зона волокна, содержащая оттеснённую сюда цитоплазму и ядра ШК, наз. шванновской оболочкой. В ЦНС М. о. имеют такую же структуру, но образованы клетками олигодендроглии. Зоны разрежения наслоений миелина наз. насечками миелина. По ходу М. о. видны узловые перехваты Ранвье, соответствующие границам между ШК. М. о. выполняет изолирующую, опорную, барьерную, возможно, трофич. и транспортную функции. Скорость проведения импульсов в миелинизированных нервных волокнах выше, чем в немиелинизированных. В отд. случаях (биполярные нейроны) М. о. наблюдается и вокруг тел нейронов. См. также рис. при ст. *Нейрон*.

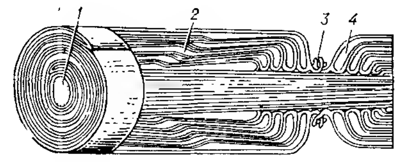


Схема поперечного и продольного разрезов мякотного нервного волокна: *1* — аксон; *2* — насечки миелина; *3* — перехват Ранвье; *4* — цитоплазма шванновской клетки.

МИЕЛО́ИДНАЯ ТКАНЬ (от греч. myelós — костный мозг и éidos — вид), кроветворная ткань, образующая у позвоночных осн. кроветворный орган — красный костный мозг.

МИЕЛОЦИ́ТЫ (от греч. myelós — костный мозг и *...цит*), одна из форм клеток кроветворной (миелоидной) ткани красного костного мозга у позвоночных. Образуются из стволовых кроветворных клеток, проходя стадии миелобласта и промиелоцита. Из М. развиваются зернистые лейкоциты (гранулоциты). Ядра М. круглые или бобовидные, менее плотные, чем у зрелых лейкоцитов, цитоплазма слабобазофильная. В норме М. в кровяное русло не поступают, но при нек-рых патологич. состояниях, напр. лейкозах, могут появляться в крови.

МИЗИ́ДЫ, мизидные (Mysidacea), отряд высших раков. Известны с карбона. Дл. обычно от 0,5 см до 2,5 см, глубоководных — до 37 см. Внешне М. похожи на небольших креветок. Карапакс срастается с 3 грудными сегментами. Одна пара ногочелюстей. Грудные ноги двуветвистые. Глаза стебельчатые, большие. Органы равновесия расположены во внутр. ветвях уропод — эндоподитах. Яйца вынашивают под грудью в выводковой сумке. Развитие прямое. Ок. 500 видов, преим. морские, реже пресноводные, пелагич. и придонные, обитают на глуб. до 7 км; есть пещерные М. Сестонофаги и активные хищники. В СССР — ок. 100 видов. М. образуют большие скопления и служат излюбленной пищей для мн. рыб, в т. ч. промысловых и разводимых искусственно. См. рис. 11 при ст. *Ракообразные*.

МИЗОСТОМИ́ДЫ (Myzostomida), класс кольчатых червей. Тело б. или м. дисковидное, внешне не расчленённое, дл. от 3 до 30 мм. Комменсалы или экто- и эндопаразиты иглокожих. 5 сегментов тела несут по паре брюшных параподий с крючковидными щетинками, к-рыми М. прикрепляются к телу хозяина. Есть боковые органы чувств и краевые усики, втяжной хоботок со ртом и глоткой. Нервная система состоит из брюшной нервной цепочки, окологлоточного нервного кольца и головного мозга. Органы выделения — метанефридии (обычно 1 пара). Несегментированный целом функционирует как половая полость и сообщается с внеш. средой с помощью целомодуктов. Гермафродиты. Личинка М.— трохофора. 130 видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. морях; в СССР — 6 видов, в Баренцевом, Карском, Беринговом, Охотском и Японском морях.

МИ́И (*Mya*), род морских двустворчатых моллюсков сем. Myidae. Раковина дл. до 15 см, овальная, толстостенная. Мантия сросшаяся, с отверстием для ноги и длинным сифоном. Ок. 7 видов, преим. в умеренных водах Атлантич. и Тихого океанов, а также в морях Сев. Ледовитого ок. В СССР — 6 видов, в Балтийском, сев. и дальневост. морях; в сер. 60-х гг. 20 в. песчаная М. (*M. arenaria*) вселилась в Чёрное м. Живут на глуб. до 80 м, глубоко зарываясь в илистый или песчаный грунт. Выдерживают значит. колебания солёности и темп-ры. Питаются детритом и мелким планктоном. Съедобны. Объект промысла, гл. обр. в США. См. рис. 25 в табл. 31.

МИКО... (от греч. mýkēs — гриб), часть сложных слов, указывающая на отношение к грибам (напр., *микология*).

МИКОБАКТЕ́РИИ (Mycobacteriaceae), семейство актиномицетов. Единств. род — *Mycobacterium*. Палочки (0,2—0,6 × × 1,0—10 мкм), часто слегка искривлённые и ветвящиеся, с включениями в виде чёток и гранул. Нек-рые виды образуют гифы, быстро распадающиеся на палочки и кокки. Грамположительны, кислотоустойчивы, неподвижны. Размножаются делением клеток, спор не образуют. Широко распространены в почве. Сапрофитные формы участвуют в минерализации органич. остатков, нек-рые окисляют парафины и др. углеводороды. Могут быть использованы для борьбы с загрязнением биосферы нефтью. Патогенные виды вызывают болезни человека (туберкулёз, проказу), животных, растений.

МИКОБИО́НТ (от *мико...* и *бионт*), грибной компонент таллома лишайника. Чаще в состав лишайников входят аскомицеты, реже базидиальные и низшие грибы. Полагают, что М. в отличие от фикобионта (водоросли) не встречаются в природе в свободноживущем состоянии.

МИКОЛО́ГИЯ (от *мико...* и *...логия*), наука, изучающая грибы. Ранее, когда грибы относили к царству растений, М. считалась одним из разделов ботаники.

● Ainsworth G. C., Introduction to the history of mycology, L., 1976.

МИКОПЛА́ЗМЫ (Mollicutes), класс бактерий, лишённых клеточной стенки и ограниченных только плазматич. мембраной. Клетки мелкие (диам. 125—250 нм), изменчивой формы, иногда с нитевидными выростами; как правило, неподвижны. Размножаются путём образования кокковидных структур («элементарных телец») или делением, часто неравномерным. На плотных средах образуют характерные колонии («яичница глазунья»). Большинство растут на сложных средах с достаточно высоким осмотич. давлением. Многие нуждаются в наличии стеринов и жирных к-т. Преим. хемоорганотрофы, факультативные анаэробы, нек-рые — строгие анаэробы. На основе потребностей в питат. веществах различают 2 осн. рода М.: *Mycoplasma* (нуждаются в холестерине, к-рый включается в мембрану) и *Acholeplasma* (не нуждаются в холестерине, однако включают его в мембрану, если он есть в среде). Величина генома у представителей рода *Mycoplasma* вдвое меньше, чем у др. прокариот.

М.— сапрофиты или паразиты, чаще всего развивающиеся в межклеточных пространствах тканей многоклеточных организмов. Многие патогенны для человека и др. позвоночных, для насекомых и растений. Нек-рые М. (*Acholeplasma bactoclastica*) способны лизировать анаэробные бактерии.

МИКОРИ́ЗА (от *мико...* и греч. rhíza — корень), грибокорень, симбиоз мицелия гриба и корней высшего растения. М. могут образовывать нек-рые зигомицеты, аскомицеты (трюфелевые, Tuberales) и гл. обр. базидиальные грибы

(агариковые и болетовые). Различают М. эктотрофную, при к-рой гриб оплетает корень, оставаясь на его поверхности (М. мн. базидиальных грибов — болет, сыроежка, паутинник и др.— с лесными деревьями) и эндотрофную, когда гриб проникает внутрь корня (М. микроскопич. грибов из класса несовершенных с растениями сем. орхидных и вересковых). Тифы гриба в клетках древовидно ветвятся или образуют головчатые вздутия. М. рассматривают либо как мутуалистический симбиоз, от к-рого выгоду получает и гриб и растение, либо как ограниченный паразитизм. Грибы-микоризообразователи, вероятно, разлагают нек-рые недоступные растению органич. соединения почвы, способствуют усвоению фосфатов, соединений азота, вырабатывают вещества типа витаминов и активаторы роста, а сами используют вещества (возможно, углеводы), извлекаемые ими из корня растения. Семена нек-рых растений (напр., орхидных) способны прорастать только в присутствии гриба.

МИКОТРО́ФНЫЕ РАСТЕ́НИЯ (от *мико...* и *...троф*), растения, имеющие микоризу на корнях и извлекающие питат. вещества из почвы с помощью гифов грибов, симбиотически связанных с корнями. М. р. нет среди хвощей, плаунов, нек-рых папоротникообразных. Все голосеменные, большинство однодольных (75%) и двудольных (80—90%) — М. р. Среди растений-паразитов и полупаразитов, по-видимому, М. р. нет. М. р. часто являются эдификаторами лесных, степных и высокогорных лугов, но слабо представлены в тундровых, пустынных и нек-рых гольцовых сообществах. У каждого вида М. р. форма микоризы и степень её развития зависят от возраста, фенофазы, а также от экологич. условий (напр., у кедровой сосны в разных условиях развивается эндотрофная или эктотрофная микориза неск. разновидностей). См. также *Микориза.*

МИКРО... (от греч. mikrós — малый, маленький), часть сложных слов, указывающая (в противоположность *макро...*) на малые размеры или малую величину чего-либо (напр., *микроорганизмы*).

МИКРОБИОЛО́ГИЯ (от *микро...* и *биология*), наука о микроорганизмах. Впервые микроорганизмы (бактерии) наблюдал и описал А. Левенгук в 1683, но как наука М. сформировалась во 2-й половине 19 в., гл. обр. под влиянием работ Л. Пастера. Он установил, что определённые химич. процессы, прежде всего разл. типы брожения, вызываются специфич. микроорганизмами, отстаивал теорию микробного происхождения инфекц. болезней, опроверг гипотезу самопроизвольного зарождения микробов, открыл анаэробиоз. Введение Р. Кохом и его школой плотных питат. сред и строгих требований к чистой культуре, установление критериев для определения связи заболевания с определённым микроорганизмом (т. н. триада Коха — показать, что данный микроб присутствует при данном заболевании, получить чистую культуру микроба, с помощью к-рой экспериментально вызвать то же заболевание) позволило в течение короткого времени открыть возбудителей мн. болезней и положило начало медицинской и санитарной М. Идеи Л. Пастера о роли микроорганизмов в природе были развиты основоположниками общей М.—С. Н. Виноградским и М. Бейеринком. Ими предложен метод элективных культур, при к-ром создаются условия для развития предпочтительно одного организма, и обнаружены группы микроорганизмов, участвующих в наиб. важных процессах биол. круговорота веществ. Это сразу выдвинуло М. из описательных наук в экспериментальные.

Осн. объект М.— бактерии, но термин «бактериология» применяется преим. в медицине. Изучением вирусов, открытых Д. И. Ивановским, занимается *вирусология*, выделившаяся из М. в самостоят. науку. Традиционным объектом М. служат дрожжи. Методы М. широко применяются для изучения грибов и др. низших организмов, для культивирования клеток высших организмов и поэтому такие работы иногда включаются в М. Совр. М. распадается на ряд самостоят. дисциплин, методология к-рых различна. В медицинской и ветеринарной М. преимуществ. внимание уделяется эпидемиологии возбудителей болезней, токсинам, антимикробным препаратам. Сходные задачи имеет и фитопатология. Иммунология, традиционно рассматриваемая в курсах мед. М., ни по объектам, ни по методам исследования к М. не относится, хотя тесно связана с ней. Задачи санитарной М. направлены на предупреждение заболеваний путём очистки стоков, контроля воды, воздуха, качества продуктов, уничтожения опасных возбудителей путём дезинфекции и стерилизации. Общая М. изучает морфологию, биохимию, физиологию, генетику, систематику микроорганизмов, их роль в природе. По средам обитания микроорганизмов общая М. разделяется на почвенную, водную, геологич., к-рые составляют часть экологии микроорганизмов. М. имеет огромное значение для геологии вследствие важнейшей роли микроорганизмов в геохимич. процессах. Микробиологич. объекты и процессы широко применяются в совр. биотехнологии, к-рая зародилась как технич. М. и получила дальнейшее развитие с разработкой генетич. и молекулярно-генетич. методов получения физиологически активных веществ. На основе достижений технич. М. развилась микробиологич. пром-сть и ряд отраслей пищ. пром-сти. Совр. М. использует достижения и методы физико-химич. биологии, цитологии, генетики и представляет собой вполне сложившуюся науку с выработанной методологией и развитыми технич. приёмами. См. также ст. *Бактерии, Грибы, Микроорганизмы* и лит. при них.

●Виноградский С. Н., Микробиология почвы, М., 1952, Достижения советской микробиологии, М., 1959; Клюйвер А., Ван Ниль К., Вклад микробов в биологию, пер. с англ., М., 1959; Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрем Дж., Мир микробов, пер. с англ., т. 1—3, М., 1979.

МИКРОБИО́ТА (*Microbiota*), род растений сем. кипарисовых. Единств. вид — М. перекрёстнопарная (*M. decussata*) — кустарник выс. до 1 м. Побеги распростёртые, стелющиеся, дл. от 2 до 5 м, с чешуевидной хвоей дл. до 2 мм, летом зелёной, осенью и зимой — красновато-коричневой. Шишки односемянные. Плодоносит с 10 лет, живёт 80—100 лет. Размножается семенами. Растёт в СССР на Д. Востоке, эндемик Сихотэ-Алиня (единств. эндемичный род хвойных в СССР). Образует заросли, иногда непроходимые, выше пояса высокогорных хвойных лесов, среди кедрового стланика. В культуре распространена незначительно (в ботан. садах). Содержит много эфирных масел и смол, из-за чего легко загорается и сильно повреждается лесными пожарами. Однако через неск. лет возобновляется на гарях. Реликт, в Красной книге СССР.

МИКРОВОРСИ́НКИ, пальцевидные выросты клеточной мембраны эпителиальных клеток ряда органов у беспозвоночных и позвоночных. Особенно многочисленны М. на поверхности всасывающих клеток тонкого кишечника и почек, где образуют непрерывный упорядоченный слой — щёточную (исчерченную) каёмку, резко увеличивающую всасывательную поверхность. На внеш. мембранах М. происходит пристеночное (мембранное) пищеварение. М. снаружи покрыты тонковолокнистым белково-углеводным слоем — гликокаликсом, в к-ром локализованы ферменты, участвующие во всасывании и пищеварении. Дл. М. 500—3000 нм, диам. 50—100 нм. Кол-во М. в одной клетке эпителия тонкого кишечника (энтероците) достигает неск. тыс.; на 1 мм² его поверхности приходится $2 \cdot 10^8$ М. Они обнаружены и у соединительнотканных клеток (фибробласты, лейкоциты). Из М. состоят кутикулы у позвоночных животных.

МИКРОГЛИ́Я (от *микро...* и глия), глиальные макрофаги, одна из форм нейроглии. В ЦНС М. представлена мелкими, отростчатыми клетками мезенхимного происхождения. Клетки М. способны к амёбоидному движению, фагоцитируют продукты распада нервной ткани (в частности, в очагах некроза) и посторонние частицы, участвуют в транспорте этих продуктов в околососудистые и подпаутинное пространства, запасают жир. См. рис. при ст. *Нейроглия.*

МИКРОНУ́КЛЕУС (от *микро...* и лат. nucleus — ядро), малое (генеративное) ядро у инфузорий, в отличие от большого — макронуклеуса. М. обычно диплоиден, делится путём митоза без распада ядерной оболочки. При половом процессе (конъюгации) претерпевает мейоз и даёт начало гаплоидным пронуклеусам. М. обычно характеризуется очень плотным хроматином; ядрышек не содержит. Вне периода конъюгации М. неактивен (не синтезирует РНК) или малоактивен, однако экспериментальное удаление М. или его разрушение (при сохранении макронуклеуса) обычно ведёт к потере клеткой жизнеспособности. Нек-рые инфузории имеют несколько или много (до 100) М. У ряда видов парамеций М. полиплоидные.

МИКРООРГАНИ́ЗМЫ, микробы, мельчайшие организмы, различимые только под микроскопом. Открыты в 17 в. А. Левенгуком. Среди М.— представители разных царств органич. мира, относящиеся к прокариотам (бактерии, к к-рым причисляют и синезелёные водоросли, а также архебактерии) и эукариотам (микроскопич. грибы, микроскопич. формы водорослей и простейшие). Иногда к М. относят вирусы. Микроскопич. размеры М. обусловливают использование особых методов их выделения (в виде чистых культур), культивирования и исследования. Это позволяет изучать их в рамках единой науки — микробиологии.

Большинство М.— одноклеточные организмы. Характеризуются высокой скоростью роста и размножения, к-рое происходит часто путём простого деления клетки. Сложный половой процесс, свойственный большинству многоклеточных, у многих М. отсутствует. М. чрезвычайно разнообразны по физиол. и биохимич. свойствам. Нек-рые М. растут в условиях, к-рые непригодны для жизни др. организмов. Так, известны М., способные расти при температуре 70—105 °С, повышенном уровне радиации, в сильнокислой (pH менее 1,0) или щелочной (pH 9,0 и

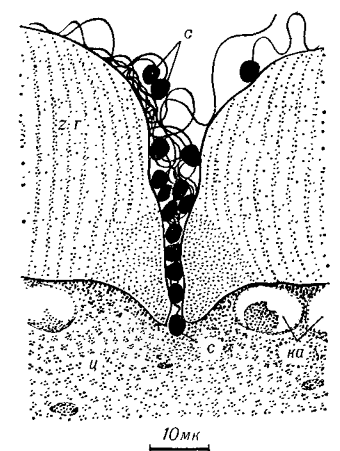
выше) среде, при высокой концентрации NaCl (25—30%), в отсутствие O_2 (анаэробные условия), могут переносить очень низкую темп-ру, высушивание и др. экстремальные условия. Ряд бактерий и водоросли растут на минеральных средах, используя для синтеза всех веществ клеток CO_2, т. е. являются автотрофами. Подобно высшим растениям, они могут использовать энергию света (фотоавтотрофы) или получать энергию для роста (нек-рые бактерии) при окислении неорганич. соединений (хемолитотрофы). Но мн. М. (бактерии, грибы, простейшие) нуждаются в органич. веществах для получения энергии и биосинтеза соединений клеток (хемоорганогетеротрофы). Некрым из этих М. (напр., молочнокислым бактериям, простейшим) необходимы для развития факторы роста, т. е. готовые витамины, аминокислоты и (или) др. органич. вещества, к-рые они сами синтезировать не могут. Такие М. наз. ауксотрофами. Мн. М. способны разлагать сложные органич. соединения (белки, углеводы, в т. ч. целлюлозу, липиды, нуклеиновые к-ты, углеводороды), нек-рые используют вещества, токсичные для человека и животных (напр., метанол, окись углерода, сероводород, нитриты) и осуществляют разложение неприродных соединений (ксенобиотиков).

М. повсеместно распространены в природе — в почве, воде, воздухе — и играют чрезвычайно важную роль в круговороте веществ в биосфере. М. обеспечивают минерализацию образованных в процессе фотосинтеза органич. соединений и тем самым поддерживают наличие в атмосфере CO_2, а также возвращают в почву и воду ряд биогенных элементов. Важное значение имеют М., фиксирующие молекулярный азот (см. *Азотфиксация*). М. играют существенную роль в разрушении горных пород, в почвообразоват. процессах, в формировании месторождений нек-рых полезных ископаемых (напр., сульфидов и серы). Велико и разнообразно практич. значение М. Они используются в разных областях пром-сти (произ-ве кормового белка, виноделии, хлебопечении, получении молочнокислых продуктов, антибиотиков, витаминов, аминокислот, ряда ферментов и др.), в с. х-ве (при произ-ве силоса, в качестве азотфиксаторов, для биол. защиты растений). М. применяются для выщелачивания нек-рых металлов из бедных руд (напр., меди, урана), для очистки сточных вод, образования метана как горючего газа. Ряд М. патогенны для человека, животных и растений. Развитие нек-рых М. приводит к обеднению почв азотом, порче с.-х. продукции, коррозии металлич. оборудования и разрушению др. пром. изделий, а также строений, вызывает цветение и заболачивание водоёмов и накопление в них ядовитых веществ (сероводорода, нитритов и др.).

Благодаря сравнительно простой организации, высокой скорости роста и размножения, большому разнообразию физиол. и биохимич. свойств М.— удобные и важные объекты исследований для решения мн. проблем биологии. Их изучение привело к открытию ряда фундаментальных биол. закономерностей и заложило основы биотехнологии.

● Жизнь растений, т. 1—3, М., 1974—77; Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж., Мир микробов, пер. с англ., т. 1—3, М., 1979; The prokaryotes, v. 1—2, B.— Hdlb.— N. Y., 1981.

МИКРОПИ́ЛЕ (от *микро...* и греч. pýlē — вход, отверстие), у животных — отверстие в плотных яйцевых оболочках, через к-рое сперматозоид проникает в яйцо. Образуется у головоногих моллюсков, насекомых, осетровых и костистых рыб и др. Располагается, как правило, в области анимального полюса яйца. Число М. варьирует от 1 до неск. десятков: напр. у дрозофил 1 М., у тер-



Микропиле в яйце озёрной форели: *ка* — кортикальные альвеолы яйца; *ц* — цитоплазма; *zr* — zona radiata; *c* — сперматозоиды.

мита *Kalotermes flavicollis* 12—14, у кобылки *Melanoplus differentialis* ок. 30, у севрюги 1—13, у белуги 1—17, у осетра 1—43, у всех видов костистых рыб 1 М. У рыб М.— воронкообразный канал, выходное отверстие к-рого соответствует ширине головки сперматозоида; благодаря этому первый проникший в М. сперматозоид преграждает остальным доступ в яйцо. У губок М. наз. тонкий участок оболочки геммулы, в к-ром при «прорастании» геммул образуется отверстие для выхода клеток наружу. У растений М.— узкий канал в покровах семязачатка (семяпочки), через к-рый проникает пыльцевая трубка. Клетки, выстилающие М., образуют вещества, способствующие росту пыльцевой трубки. М. может быть заполнено клетками обтуратора. См. рис. при ст. *Семязачаток*.

МИКРОСО́МЫ (от *микро...* и *сома*), субклеточная фракция, получающаяся при дифференциальном центрифугировании клеточных гомогенатов. Микросомная фракция седиментирует медленнее, чем ядерная и макросомная (митохондрии и лизосомы) фракции, содержит мембранные пузырьки, образующиеся из фрагментов эндоплазматич. сети и комплекса Гольджи (иногда и из разрушенных митохондрий) и связанные с мембранами рибосомы. В М. присутствуют многочисл. ферменты углеводного обмена, биосинтеза липидов и стероидов.

МИКРОСПО́РА (от *микро...* и *спора*), мелкая спора разноспоровых папоротнико- и плауновидных, а также семенных растений. Образуются обычно в большом количестве (напр., у марсилеи, сальвинии по 64) в особых органах — микроспорангиях — в результате мейоза археспориальных клеток; гаплоидны. М. покрыты внутр. тонкой оболочкой (эндоспорий, интина) и более толстой наружной (экзоспорий, экзина). У папоротников и плаунов М., прорастая (обычно прямо в микроспорангии), образует сильно редуцированный муж. гаметофит (заросток) с половыми органами — антеридиями. Водой, ветром или др. агентами муж. заростки доставляются к жен. заросткам, где осуществляют оплодотворение. У семенных растений микроспоре гомологично пыльцевое зерно.

МИКРОСПОРА́НГИЙ (от *микро...* и *спорангий*), многоклеточный орган разноспоровых папоротнико и плауновидных, а также семенных растений, в к-ром развиваются микроспоры. У первых М. образуются по одному и расположены либо в пазухах особых листьев — микроспорофиллов (напр., у селагинеллы, сигиллярии), либо сидят на их верх. стороне (у плевромеи, изоэтеса). У голосеменных М. развиваются чаще по нескольку и сидят на микроспорофиллах одиночно (у хвойных), сорусами (у мн. саговниковых, гинкго) или синангиями (у кейтониевых, мн. беннеттитовых, эфедры, вельвичии). М. имеют внеш. оболочку (3—4 слоя клеток), внутр. выстилающий слой (тапетум) и заполнены археспориальной (спорогенной) тканью. У покрытосеменных (цветковых) микроспорангию гомологично гнездо пыльника.

МИКРОСПОРИ́ДИИ (Microspora, или Microsporidia), тип (по др. системе — класс) простейших. Внутриклеточные паразиты всех групп животных (чаще— членистоногих). Лишены митохондрий. В цитоплазме клетки животного-хозяина размножаются бесполым путём (деление надвое и шизогония). Спорогонии предшествует половой процесс — кариогамия. У разных родов из одного споронта образуется разл. число одноклеточных, сложно устроенных мелких спор (дл. 1,2—10 мкм) с 1—2-ядерной спороплазмой и спирально свёрнутой полярной трубкой, через к-рую паразит проникает в клетку хозяина. 2 класса, св. 70 родов, ок. 900 видов. Св. 300 видов М. вызывают массовую гибель гельминтов и членистоногих в природе, в связи с чем

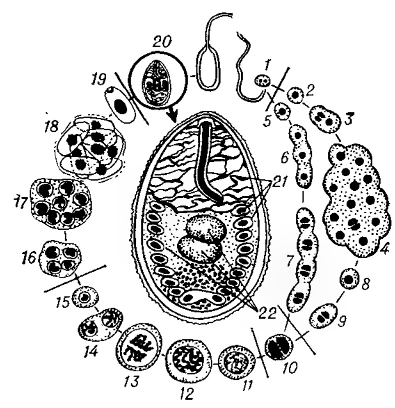


Схема жизненного цикла и строения споры микроспоридий: *1* — выход зародыша; *2—9* — шизогония; *10* — клетка с диплокарионом; *11—19* — спорогония; *20* — зрелая спора; *21* — полярная трубка; *22* — спороплазма с двумя ядрами.

разрабатываются методы использования М. для борьбы с этими паразитами. Нек-рые виды вызывают гибель разводимых (в аквакультуре) моллюсков, ракообразных и рыб, а также пушных зверей на фермах. Известны случаи заболеваний и гибели людей. См. также *Ноземы*.

МИКРОСПОРОГЕНЕ́З (от *микро...*, *спора* и *...генез*), развитие микроспор у разноспоровых папоротниковидных и семенных растений. Происходит в микро-

спорангиях, где после митотич. деления диплоидных клеток археспория образуются микроспороциты, делящиеся путём мейоза с образованием тетрад гаплоидных микроспор. Образование тетрады может происходить последовательно (каждое деление мейоза сопровождается закладкой клеточных перегородок и образуются две, а затем четыре клетки микроспор) или одновременно (после первого деления мейоза клеточная перегородка не закладывается, и все четыре клетки образуются одновременно после второго деления). Считают, что тип образования микроспор имеет систематич. значение: последовательный тип М. распространён среди однодольных, а одновременный — среди двудольных. В ходе М. в материнских клетках микроспор (микроспороцитах) увеличивается содержание нуклеопротеидов, аминокислот, углеводов, витаминов и ряда ферментов (расходуются клетки тапетума), поэтому зрелые микроспоры (у семенных растений — пыльца) богаты этими веществами.

МИКРОСПОРОФИЛЛ (от *микро...*, *спора* и *...филл*), специализированный спороносный лист разноспоровых папоротниковидных, плауновидных и голосеменных растений, на к-ром (или в пазухе к-рого) образуются только микроспорангии (один или несколько). У голосеменных М. собраны в муж. шишечки — микростробилы. У покрытосеменных М. гомологична тычинка.

МИКРОСПОРОЦИ́Т (от *микро...*, *спора* и *...цит*), материнская клетка, из к-рой в результате мейоза образуется тетрада микроспор. М. развиваются в большом кол-ве из археспориальной ткани микроспорангиев у высших разноспоровых растений — папоротниковидных, плауновидных, голосеменных и покрытосеменных.

МИКРОТЕЛЬЦА́, пероксисомы, окружённые одинарной мембраной плазматич. пузырьки (диам. 0,3—1,5 мкм) в клетках позвоночных, высших растений, простейших. М.— производные эндоплазматич. сети. Содержат каталазу и нек-рые окислит. ферменты. Участвуют в расщеплении перекиси водорода и, вероятно, в обмене липидов и углеводов (фотодыхание у растений, глюконеогенез, глиоксилатный цикл).

МИКРОТРУ́БОЧКА (microtubula), полая цилиндрич. структура клеток эукариотных организмов. Дл. от 100 нм до 1 млн. нм, диам. 24 ± 2 нм, толщина стенки 4,5 нм. Осн. компонент М.— белок тубулин, кроме него в состав М. входит ок. 20 разл. белков. М. образуют сеть в цитоплазме интерфазных клеток, веретено деления клетки, входят в состав ресничек и жгутиков, базальных телец и центриолей. М. участвуют в расхождении хромосом при митозе и мейозе, в поддержании формы клетки (образуют цитоскелет), во внутриклеточном транспорте, перемещении органоидов, секреции, формировании клеточной стенки. М. способны к самосборке и распаду в клетке и in vitro. Цитоплазматич. М. и, вероятно, М. веретена находятся в динамич. равновесии с растворённым в цитоплазме тубулином. Разрушаются М. под воздействием колхицина, подофиллотоксина и их аналогов, низкой темп-ры (0°С), высокого давления (сотни атм), ионов кальция.

МИКРОФА́ГИ (от *микро...* и *...фаг*), одна из форм зернистых лейкоцитов (гранулоцитов) у позвоночных. Термины «М.» и «макрофаги» предложены И. И. Мечниковым в связи с их способностью к фагоцитозу. Подробнее см. *Нейтрофилы*.

МИКРОФИЛАМЕ́НТЫ (от *микро...* и *филаменты*), нити белка актина немышечной природы в цитоплазме эукариотных клеток. Диам. 4—7 нм. Под плазматич. мембраной М. образуют сплошное сплетение, в цитоплазме клетки формируют пучки из параллельно ориентированных нитей или трёхмерный гель. В состав М. входят в меньших, нежели актин, кол-вах и др. сократит. белки (миозин, тропомиозин, актинин), неск. отличающиеся от соответств. мышечных белков, и разл. спец. белки (винкулин, фрагмин, филамин, виллин и др.). М. находятся в динамич. равновесии с мономерами актина. М. являются сократимыми элементами цитоскелета и непосредственно участвуют в изменении формы клетки при распластывании, прикреплении к субстрату, амёбоидном движении, эндомитозе, циклозе (в растит. клетках). К М. опосредованно прикрепляются нек-рые мембранные белки-рецепторы. М. формируют сократит. кольцо при цитотомии в животных клетках, в клетках кишечника позвоночных поддерживают микроворсинки.

МИКРОФЛО́РА (от *микро...* и *флора*), совокупность разл. видов микроорганизмов, населяющих определ. среду обитания. М. почвы, воды, воздуха, горных пород и др. весьма разнообразна, М. рубца жвачных, поровых растворов разл. типов почв и т. п. более специфична и включает микроорганизмы, находящиеся в тесных трофич. связях. По происхождению различают автохтонную М., постоянно присутствующую в среде обитания, и аллохтонную М. (привнесённую); по типу питания — эвтрофную М. (комплекс микроорганизмов, разлагающих органич. вещества), олиготрофную М., или М. рассеяния, завершающую минерализацию органич. вещества, и литотрофную М., к-рая трансформирует минеральные соединения горных пород, газы. При изучении М. учитывают физико-химич. факторы среды, кол-во, видовой состав микроорганизмов, число доминирующих видов, к-рые, как правило, определяют физиол.-биохимич. процессы в экосистеме. Напр., в сульфидных рудах окисление обусловлено тионовыми бактериями, в рубце жвачных — анаэробной М., перерабатывающей клетчатку. Микроорганизмы, развивающиеся на поверхности растений (эпифитная М.), метаболизируют выделения их тканей. Кожа, слизистые оболочки, кишечник и др. органы животных имеют постоянную, т. н. нормальную М. Традиционный термин «М.» стал неточным в связи с тем, что в совр. системе органич. мира бактерии и микроскопич. грибы не относятся к царству растений.

МИКРОЦИРКУЛЯ́ЦИЯ (от *микро...* и лат. circulatio — вращение, круговорот), транспорт крови в системе мелких кровеносных сосудов (артериол, венул, капилляров). В процессе М. происходит обмен веществами между жидкостью внутри капилляров и содержимым тканевых межклеточных пространств, т. е. осуществляется осн. функция кровообращения. К М. относят также движение лимфы в лимфатич. капиллярах и движение крови по артериоловенулярным анастомозам — кровеносным сосудам, соединяющим артериальное и венозное русло, минуя капилляры. Микроциркуляторное русло органов и тканей входит в общую систему кровообращения, и поэтому кровоток в ней в значит. мере обусловлен центральной *гемодинамикой*. См. также *Капилляры*.

МИКРОЭВОЛЮ́ЦИЯ (от *микро...* и *эволюция*), совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида и приводящих к изменениям генофондов этих популяций и образованию новых видов. В этом совр. смысле термин «М.» введён Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1938), хотя Ю. А. Филипченко ранее (1927) предложил этот термин для принципиального разграничения явлений эволюции мелкого и крупного масштаба. М. происходит на основе мутационной изменчивости под контролем естеств. отбора. Мутации — единств. источник появления качественно новых признаков, отбор — единств. творческий фактор М., направляющий элементарные эволюционные изменения по пути формирования адаптаций организмов к изменяющимся условиям внеш. среды. На характер процессов М. могут оказывать влияние колебания численности популяции (см. *Волны жизни*), обмен генетич. информаций между ними, их *изоляция* и *дрейф генов*. М. ведёт либо к изменению всего генофонда биол. вида как целого (*филетическая эволюция*), либо — при изоляции каких-либо популяций — к их обособлению от родительского вида в качестве новых форм (см. *Видообразование*). См. также *Макроэволюция*.

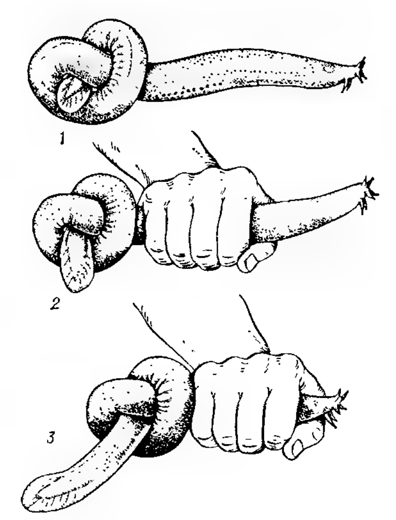
● Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса, М., 1974.

МИКРОЭЛЕМЕ́НТЫ, химич. элементы, содержащиеся в организмах в низких концентрациях (обычно тысячные доли процента и ниже) и необходимые для их нормальной жизнедеятельности. Насчитывается св. 30 М. — металлов (Al, Fe, Cu, Mn, Zn, Mo, Co, Ni, Sr и др.) и неметаллов (I, Se, Br, F, As, B). В растения и микроорганизмы М. поступают из почвы и воды, в организм животных и человека — с водой и пищей. В живых тканях накапливаются преим. М., к-рые находятся в окружающей среде в форме подвижных, легко усваиваемых (водорастворимых) соединений. Роль и функции М. в разл. организмах весьма разнообразны. Мн. М. входят в состав ферментов (напр., Zn — в карбоангидразу, Cu — в полифенолоксидазу, Mn — в аргиназу; всего известно ок. 200 металлоферментов), витаминов (Co — в состав витамина B_{12}), гормонов (I — в тироксин, Zn и Co — в инсулин), дыхат. пигментов (Fe — в гемоглобин и др. железосодержащие пигменты, Cu — в гемоцианин). Действие М., входящих в состав биологически активных соединений, проявляется гл. обр. в их влиянии на обмен веществ. Нек-рые М. влияют на рост (Mn, Zn, I — у животных, B, Mn, Zn, Cu — у растений), размножение (Mn, Zn — у животных, Mn, Cu, Mo — у растений), кроветворение (Fe, Cu, Co), на процессы тканевого дыхания (Cu, Zn), внутриклеточного обмена и т. д. Биол. эффект того или иного М. часто зависит от присутствия в организме др. М. Так, Co эффективно действует на кроветворение и при наличии в организме достаточных количеств Fe и Cu, Mn повышает усвоение Cu, Cu по нек-рым эффектам является антагонистом Mo, F влияет на метаболизм Sr и т. п. Недостаток или избыток М. в живом организме, связанный обычно с недостатком или избытком их в почве, приводит к нарушению обмена веществ, т. н. эндемическим заболеваниям. М. используют в медицине, для повышения урожайности с.-х. куль-

тур (микроудобрения) и продуктивности с.-х. животных (добавки М. к кормам). См. также *Биогенные элементы.*

МИКСАМЁБЫ (от греч. mýxa — слизь и amoibḗ, букв.— перемена), амёбоидные клетки в цикле развития слизевиков. Споры слизевиков во влажных условиях прорастают зооспорами, из к-рых затем образуются миксамёбы.

МИКСИ́НЫ (Myxiniformes), отряд (по др. системе, подкласс) позвоночных класса круглоротых. Дл. до 1 м (обычно меньше). Спинного плавника нет. Жаберных отверстий от 1 до 15. Рот без губ, обрамлён неск. мясистыми усиками. Глаза недоразвиты, скрыты под кожей. Кровеносная система незамкнутая. Имеется осн. сердце и 3 дополнительных. Вдоль ниж. поверхности тела расположены 2 ряда пор — отверстий подкожных слизеотделительных желёз. 1 сем., 4 рода, ок. 20 видов, в умеренных и субтропич. морях обоих полушарий; в СССР 1 вид — европейская М. (*Myxine glutinosa*), в Баренцевом м., дл. ок. 50 см. Все М.— хищники (поедают живую и мёртвую рыбу, икру) или паразиты. Вгрызаясь с помощью буравящего языка в тело рыбы, выедают мышцы и внутренности. Откладывают ок. 20—30 крупных (дл. 18—20 мм) овальных яиц, к-рые, сцепляясь друг с другом, прикрепляются к подводным предметам. Икрометание обычно летом. Развитие прямое. Промыслового значения не имеют. При поимке М. тело их обильно покрывается слизью и они легко освобождаются от захвата. В ряде р-нов существенно вредят рыболовству.

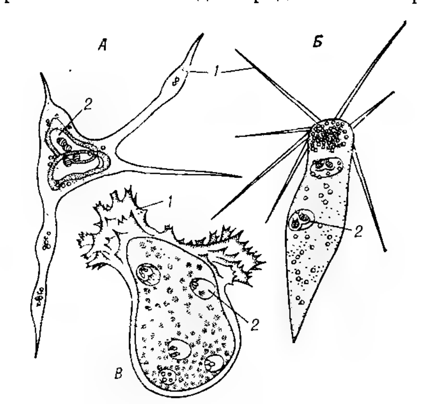


Миксины: *1* — миксина, завязавшаяся узлом; *2—3* — миксина, прогоняющая узел вдоль тела и выскальзывающая из руки.

МИКСОБАКТЕ́РИИ (Myxobacterales), порядок грамотрицательных бактерий, обладающих скользящим движением и образующих плодовые тела и миксоспоры. Вегетативные клетки палочковидные (0,7—1,0—3,0—6,0 мкм), размножаются поперечным делением. При образовании плодовых тел клетки сползаются вместе, иногда изменяются по форме, превращаясь в устойчивые к высушиванию миксоспоры, каждая из к-рых, прорастая, даёт начало вегетативной клетке. Размер, форма, цвет плодовых тел — систематич. признаки М. Осн. роды М.: *Myxococcus, Archangium, Cystobacter, Melittangium, Stigmatella, Polyangium, Chondromyces.* М.— строгие аэробы. Способность М. к образованию гидролитич. ферментов определяет экологич. роль этих бактерий. По пищ. потребностям М. разделяют на бактериолитические и целлюлозолитические. Клетки М., как правило, не выделяют экзоферментов, но плотно прилегают к разлагаемому субстрату. Бактериолитич. М. наряду со скользящими флексибактериями наз. бактериальными хищниками.

М.— почвенные организмы, обычны на разлагающемся растит. материале, навозе, где образуют псевдоплазмодий, подобно эукариотным слизевикам. В воде очень редки.

МИКСОСПОРИ́ДИИ (Myxozoa), тип (по др. системе, класс) простейших. 2 класса (по др. системе, отряда): миксоспоровые (Myxosporea) и актиномиксидии, или актиноспоровые (Actinosporea). Паразитируют в полостях, тканях или клетках беспозвоночных и низших позвоночных животных (гл. обр. рыб, реже пресмыкающихся). Вызывают заболевания — миксоспоридиозы. В жизненном цикле 2 стадии: паразитич. вегетативная (трофонт) и расселительная (спора). Трофонт содержит 2 типа ядер и 2 типа клеток — вегетативные и генеративные, размножается бесполым путём. Из генеративных клеток после делений (последнее из к-рых — мейоз) образуются многоклеточные споры с разл. числом створок, полярных капсул (со спирально закрученными в них стрекат. нитями) и амёбоидными (чаще двуядерными) зародышами. При попадании споры в организм животного-хозяина стрекат. нити с силой раскручиваются и прочно фиксируют спору. Из раскрывшейся споры высвобождается амёбоидный зародыш и продвигается в тканях к месту паразитирования. До выхода зародыша из споры ядра его сливаются, давая начало новому диплоидному поколению трофонтов. Ранее М. как подчинённый таксон относили к книдоспоридиям, ныне книдоспоридии — синоним М.



Плазмодии миксоспоридий со спорами: *А* — *Ceratomyxa appendiculata*, *Б* — *Leptotheca agilis*, *В* — *Chloromyxum leidigi*; *1* — псевдоподии, *2* — споры со стрекательными капсулами.

● Шульман С. С., Миксоспоридии фауны СССР, М.— Л., 1966; Успенская А. В., Цитология миксоспоридий, Л., 1984.

МИКСОТРО́ФНЫЕ МИКРООРГАНИ́ЗМЫ (от греч. míxis — смешение и ...*троф*), организмы, способные сочетать одновременно разл. типы питания (обмена веществ). Напр., мн. пурпурные бактерии используют CO_2 по автотрофному пути и ассимилируют органич. соединения; нек-рые хемолитотрофные бактерии (напр., тиобациллы) могут одновременно окислять органич. и неорганич. вещества.

МИКТОФООБРА́ЗНЫЕ (Myctophiformes), отряд костистых рыб. Дл. от 2,5 см до 2 м, масса от неск. г до 5 кг. Известны с верхнего мела. Родственны лососеобразным. 6—26 лучей жаберной перепонки. Открыто- или закрытопузырные, у нек-рых плават. пузырь не развит. Плавники без колючек. Спинной плавник один, позади него обычно есть жировой. Брюшные плавники из 6—13 лучей. Чешуя циклоидная, редко ктеноидная. У многих есть органы свечения. 15 сем., в т. ч. светящиеся анчоусы, ящероголовые (Synodontidae), бомбилевые (Harpodontidae), ипновые (Ipnopidae), алепизавровые (Alepisauridae), веретенниковые (Paralepididae); ок. 70 родов, ок. 400 видов, во всех океанах. Индийский бомбиль (*Harpodon nehereus*) заходит в эстуарии; немногие, напр. ящероголовые, обитают в прибрежной зоне, прочие — в открытом океане, в толще воды до глуб. 2500 м (алепизавры, светящиеся анчоусы, веретенники) или у дна (ипновые — до глуб. 6000 м). В СССР — ок. 10 видов, в морях Тихого ок. и Баренцевом м. Питаются рыбой и беспозвоночными. Нек-рые виды — гермафродиты. Промысловое значение М. невелико.

МИМИКРИ́Я (англ. mimicry, от греч. mimikós — подражательный), подражательное сходство незащищённого организма с защищённым или с несъедобным; один из типов *покровительственной окраски и формы.*

Мимикрия у животных выражается внеш. сходством незащищённых животных с предметами окружающей среды и растениями (мимезия) или с несъедобными или защищёнными животными (миметизм). Яйца кулика-сороки сходны по окраске и форме с галькой, морские коньки и иглы-рыбы по форме тела напоминают водоросли и т. п. У насекомых хорошо развита мимезия. Миметизм — средство защиты только от высокоорганизованных хищных животных (преим. позвоночных) — эффективен лишь в том случае, если имитатор обитает в той же местности, что и модель, и значительно уступает ей в численности. Различают 2 формы М., наз. по имени описавших их учёных Г. Бейтса и Ф. Мюллера. Форма бейтсовской М., при к-рой, напр., бабочки белянки *Dismorphia astynome* и *Perrhybris pyrrha* сходны с несъедобными ярко окрашенными бабочками сем. геликонид, обладающими неприятным запахом и вкусом. При мюллеровской М. неск. защищённых видов животных имеют сходную внешность и, подражая друг другу по окраске и форме, образуют «кольцо» М. Напр., мн. виды ос сходны по очертаниям тела и окраске, ядовитые насекомые (семиточечная божья коровка, клоп-солдатик, жук-нарывник) имеют красную окраску с чёрными пятнами (отпугивающая окраска). Враги насекомых, выработав рефлекс отвращения на один вид, уже не трогают насекомых др. видов, входящих в это «кольцо». Эффект М. усиливается особенностями поведения животных. Так, нек-рые бабочки, сходные с сухими листьями, совершают в полёте круговые движения, подобные падающим листьям.

Мимикрия у растений служит б. ч. для привлечения или для отпугивания животных и обычно касается отд. органов, а не организма в целом. Растения «обманывают» животных, подражая др. расте-

ниям — моделям. Так, лишённые нектара цветки (напр., у белозора — *Parnassia*), внешне сходные с медоносными, привлекают насекомых, к-рые в поисках нектара опыляют их. Ловчие аппараты насекомоядных растений (непентес) часто напоминают яркие цветки др. растений, привлекая этим насекомых, к-рые погибают в ловушках. Цветки орхидей бывают похожи (формой, цветом и запахом) на самок нек-рых насекомых-опылителей; привлечённые этим сходством самцы опыляют их. Возникновение М. связано с избират. истреблением животных или растений др. животными и растениями, руководствующимися в поисках пищи зрением. См. табл. 50, 51.

МИМО́ЗА (*Mimosa*), род растений сем. бобовых. Многолетние травы, кустарники (иногда лианы) или деревья, часто с колючками (видоизменённые прилистники). Цветки мелкие, в головчатых или колосовидных соцветиях. Плод (боб) распадается при созревании на членики. 400—500 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках Америки, немногие виды в Африке и Азии; в СССР — только в оранжереях. В тропиках обоих полушарий распространён сорняк М. стыдливая (*M. pudica*) — полукустарник или кустарник, листочки к-рого (как и др. видов) при прикосновении или с наступлением темноты складываются, а весь лист опускается. Иногда М. наз. акацию серебристую. См. рис. 3 в табл. 20.

МИМО́ЗКА (*Lagonychium*), род растений сем. бобовых подсем. мимозовых. Единственный вид рода — М. выполненная (*L. farctum*) — сильно ветвистый колючий кустарничек с дваждыперистыми листьями. В Сев. Африке, Зап. Азии (в т. ч. в Закавказье) и на юге Ср. Азии. М. нередко включают в род прозопис.

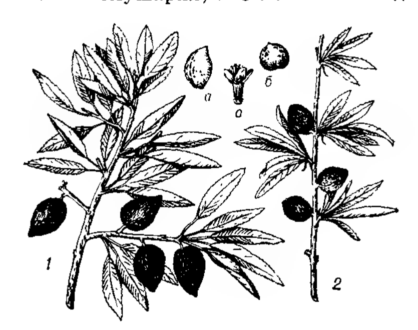
МИМО́ЗОВЫЕ (Mimosoideae), подсемейство сем. бобовых; нередко рассматривается как самостоят. семейство (Mimosaceae).

МИНДАЛЕВИ́ДНОЕ ТЕ́ЛО (corpus amygdaloideum), амигдалоидное ядро, амигдала, сложный комплекс базальных ядер (архистриатум), участвующий в осуществлении корригирующего влияния на деятельность образований переднего мозга, в т. ч. коры головного мозга. Филогенетически М. т. — древнее образование мозга. Зачатки его обнаруживают у круглоротых, как самостоят. ядро появляется у земноводных и сохраняется у всех амниот. У млекопитающих М. т. расположено в глубине височной доли: одна из гл. структур *лимбической системы*. М. т. воспринимает сигналы от архи-, палео-, неокортекса и гипоталамуса.

● Чепурнов С. А., Чепурнова Н. Е., Миндалевидный комплекс мозга, М., 1981.

МИНДА́ЛИНЫ (tonsillae), скопления лимфоидной ткани у наземных позвоночных, выполняющие защитную роль. У земноводных находятся в ротовой полости, у амниот — в стенке глотки. У млекопитающих М. кольцом окружают вход в глотку: глоточная М. лежит посередине задней части верх. стенки глотки, язычная М. — у корня языка и парные трубные М. — между отверстиями евстахиевых труб и мягким нёбом, а у приматов — и нёбные М., располагающиеся между нёбными дужками. У мн. птиц и млекопитающих имеется пищеводная М., лежащая в стенке заднего отдела пищевода. М. играют значит. роль в защите организма от болезнетворных микроорганизмов и в выработке иммунитета. Миндалинами наз. также дольку в полушариях мозжечка млекопитающих. См. также *Лимфатическая система*.

МИНДА́ЛЬ (*Amygdalus*), род деревьев и кустарников сем. розовых. Ствол выс. 8—10 м, с серой, бурой или коричневой корой с торчащими вверх осн. побегами и укороченными веточками. Цветки белые или розовые, распускаются до или одновременно с листьями. Плод — костянка. 40 видов, в субтропич. и умеренном поясах Сев. полушария; в СССР — 17 видов



Миндаль: *1* — миндаль обыкновенный, ветка с плодами, *а* — косточка; *2* — бобовник, ветка с плодами, *а* — цветок, *б* — косточка.

(5 из них — гибридные), на Ю. Европ. части, в Крыму, Вост. и Юж. Закавказье, Ср. Азии, Сибири. Слабо олиственные, перекрёстноопыляемые, орехоплодовые растения с горькими и сладкими семенами; ассимилируют листьями и побегами. Из них наиб. распространён М. низкий, или степной, бобовник (*A. nana*), в степной и лесостепной зонах. М. обыкновенный (*A. communis*) растёт по пустынным каменистым склонам ущелий Зап. Копетдага и Зап. Тянь-Шаня на выс. 800—1600 м. В культуре со 2 в. до н. э. в Азии, затем в Средиземноморье и на Ю. Европы (8 в. н. э.); в СССР возделывается в Ср. Азии, на Кавказе и в Крыму. М. Вавилова (*A. vavilovii*) и М. сузакский (*A. susakensis*) — в Красной книге СССР. М. Калмыкова (*A. kalmykovii*), М. наирский (*A. nairica*), М. черешчатый (*A. pedunculata*), М. узбекистанский (*A. uzbekistanica*) и др. нуждаются в охране. См. рис. 5 в табл. 23.

● Рихтер А. А., Миндаль, Ялта, 1972.

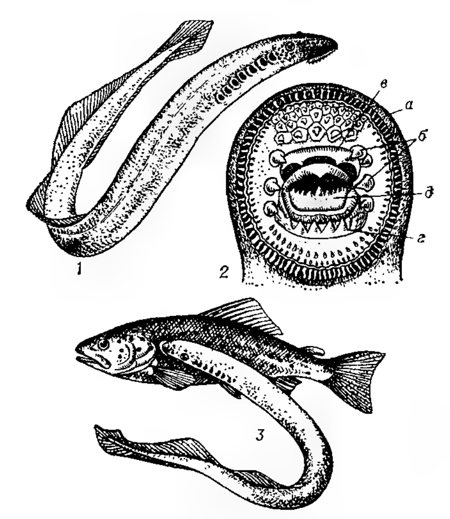
МИНЕРАЛОКОРТИКО́ИДЫ, гормоны позвоночных, вырабатываемые корой надпочечников (*кортикостероиды*); регулируют водно-солевой обмен в организме. Наиб. активный М. — альдостерон. Активность двух др. М. — дезоксикортикостерона и 11-дегидрокортикостерона — ниже альдостерона соответственно в 25 и 250 раз. В организме М. вызывают задержку натрия и усиливают выведение калия. Избыток М. приводит к появлению отёков, повышению кровяного давления. При недостатке М. происходит резкая потеря натрия и обезвоживание организма. Используются в медицине.

МИНЕРА́ЛЬНОЕ ПИТА́НИЕ РАСТЕ́НИЙ, совокупность процессов поглощения, передвижения и усвоения химич. элементов, необходимых для жизни растит. организма, в форме ионов минеральных солей. Среди элементов М. п. р. различают макроэлементы (N, S, P, K, Ca, Mg) и микроэлементы. Азот поглощается растениями в форме аниона NO_3^- или катиона NH_4^+, фосфор и сера — в форме анионов $H_2PO_4^-$ и SO_4^{2-}, металлы — в форме катионов K^+, Ca^{2+} и Mg^{2+}. Одноклеточные организмы и водные растения поглощают элементы М. п. р. всей поверхностью, высшие наземные растения — поверхностными клетками корня, гл. обр. корневыми волосками. Катионы проникают в клетку через окружающую её плазмалемму пассивно, анионы (а также K^+ при наруж. концентрациях меньше 1 мМ) — активно, с затратой метаболич. энергии. Активное поглощение обеспечивается работой молекулярных *ионных насосов* плазмалеммы. Внутри клетки ионы перемешиваются с помощью кругового движения цитоплазмы (циклоза) и неравномерно перераспределяются между ней и органоидами (компартментация). От клетки к клетке ионы передвигаются либо по плазмодесмам, объединяющим все клетки ткани воедино — в симпласт, либо по клеточным оболочкам, также объединённым в апопласт. В теле растения ионы перемещаются с водным током по сосудам ксилемы, пронизывающим корень, стебель и лист. Восходящий транспорт элементов М. п. р. направлен гл. обр. к формирующимся плодам и молодым листьям. По мере старения ниж. листьев элементы М. п. р. оттекают из них в растущие органы, где могут использоваться повторно (*реутилизация*). Вовлечение поглощённых элементов М. п. р. в общий обмен веществ происходит во всех клетках растения. Азот входит в состав аминокислот и белков, а также аминов, амидов, алкалоидов, хлорофилла, нуклеиновых кислот, нуклеотидов, мн. гормонов и витаминов. Сера включается в аминокислоты цистеин, цистин и метионин, фосфор — в аденозинтрифосфат (АТФ) и др. аденозинфосфаты, играющие ключевую роль в энергетич. обмене клетки, а также в фосфолипиды клеточных мембран и в нуклеиновые к-ты. Калий, кальций и магний остаются гл. обр. в ионной форме, обеспечивая стабильность субклеточных структур и активность ферментов (примерно 10% Mg листовых клеток входит в состав хлорофилла). Вместе с фотосинтезом М. п. р. составляет единый процесс питания растений. Регуляция М. п. р. с помощью удобрений — один из важнейших путей повышения продуктивности с.-х. культур.

МИНИ́РУЮЩИЕ МУ́ХИ (Agromyzidae), семейство круглошовных короткоусых. Дл. 1—4 мм. Ок. 2000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 200 видов. Личинки растительноядные, минируют гл. обр. листья, реже стебли (отсюда назв.), немногие живут в камбии ветвей и стволов молодых деревьев, изредка — корней. Преим. монофаги и олигофаги, единичные виды — полифаги. Расположение мины в листе, её форма, распределение экскрементов в мине — диагностич. признаки вида. Ок. 150 видов М. м. развиваются на культурных растениях (зерновые злаки, свёкла, томаты, лук, ряд крестоцветных и др.), но лишь немногие их серьёзно повреждают.

МИНО́ГИ (Petromyzoniformes), отряд (по др. системе, подкласс) круглоротых. Дл. 15—100 см. Спинных плавников 1 или 2. Жаберных отверстий по 7 с каждой стороны. Рот воронковидный, обрамлён кожистой бахромой. Глаза развиты. Кровеносная система замкнутая. Сердце двухкамерное. 1 (по др. данным, 3) сем. (Petromyzonidae), 7 родов, св. 20 видов, в пресных и мор. умеренных водах обоих полушарий. Пресноводные и проходные формы. Размножаются в пресных водах.

Икру вымётывают в гнездо (ямку). Плодовитость у разных видов от 0,8 тыс. до 200 тыс. икринок. После икрометания погибают. Развитие с личиночной стадией — пескоройкой, к-рая живёт в реке 3—4 года, общая продолжительность



Миноги: *1* — тихоокеанская минога (*Lampetra japonica*); *2* — её ротовая воронка: *а* — кожистая бахрома, *б* — боковые зубы, *в* — верхнечелюстная, *г* — нижнечелюстная, *д* — язычковая пластинки; *3* — минога, присосавшаяся к ручьевой форели.

жизни М. 5—6 лет. Мн. виды — эктопаразиты крупных рыб (в частности, лососей). Вгрызаясь в тело рыб, питаются их кровью, выедают мышцы и внутренности. Мясо М. съедобно. В СССР — 8 видов, в т. ч. морская М. (*Petromyzon marinus*) и речная М. (*Lampetra fluviatilis*), в басс. Балтийского м., каспийская М. (*Caspiomyzon wagneri*), в басс. Каспийского м., тихоокеанская М. (*L. japonica*), в басс. Белого, Баренцева, Карского, Берингова, Охотского и Японского морей. Второстепенный объект промысла.

МИНО́РНЫЕ ОСНОВА́НИЯ, необычные, гл. обр. метилированные формы обычных азотистых оснований (аденина, гуанина, цитозина, тимина, урацила), редко встречающиеся в нуклеиновых к-тах наряду с обычными. Минорные пиримидиновые основания — 5-метилцитозин, 5 оксиметилцитозин и др., минорные пуриновые основания — 2-метиладенин, 1-метилгуанин и др. Содержание М. о. наиб. высоко в транспортных РНК (до 10% от общего содержания азотистых оснований).

МИНТА́Й (*Theragra*), род рыб сем. тресковых. Дл. 40—55 см, масса до 1,5 кг. Тело удлинённое, прогонистое. Спинных плавников 3, анальных 2 (почти равные), хвостовой — с небольшой выемкой. 2 вида. Дальневосточный М. (*T. chalcogramma*) обитает в морях сев. части Тихого ок. от Берингова пролива до Кореи и Сев. Калифорнии, на глуб. 500—700 м. Половая зрелость в 3—4 года. Нерест на глуб. 50—100 м, порционный, у берегов Кореи, Сахалина и Камчатки — весной, в Беринговом м. — в начале лета. Икра пелагическая, мелкая. Питается ракообразными и мелкой рыбой. Многочислен. Важный объект промысла. Близкий вид — атлантический М. (*T. finnmarchica*) — описан по нескольким экз. из Норвежского моря. См. рис. 2 при ст. *Трескообразные*.

МИНУ́ТНЫЙ ОБЪЁМ СЕ́РДЦА, точнее, минутный объём кровообращения, общее кол-во крови, выбрасываемое сердцем за 1 мин. М. о. с. зависит от систолич., или ударного, объёма крови, выбрасываемого желудочком за одно сокращение, и частоты сердечных сокращений. В период повышенной активности животного (человека) возрастает частота сердечных сокращений, и в соответствии с требованиями организма увеличивается М. о. с. У взрослого человека в покое М. о. с. составляет 5,0—5,5 л, при физич. нагрузке возрастает в 2—6 раз.

МИО... (от греч. mŷs, род. падеж myós — мышца), часть сложных слов, указывающая на отношение к мышцам (напр., *миобласт*, *миотом*).

МИОБЛА́СТ (от *мио...* и *...бласт*), молодая одноядерная, б. ч. веретеновидная мышечная клетка. Из М. в процессе зародышевого развития у позвоночных образуются симпласты — многоядерные поперечнополосатые мышечные волокна. См. *Мышечная ткань*.

МИОГЛОБИ́Н, сложный белок мышц, связывающий переносимый гемоглобином от лёгких мол. кислород и передающий его окислит. системам клеток. Молекула М. состоит из одной полипептидной цепи (ок. 150 аминокислотных остатков) и железопорфиринового комплекса — гема. Мол. м. 17 000. Активный центр молекулы М.— гем (как и в гемоглобине), обратимо связывающий O_2. По пространственной структуре М. сходен с α- и β-цепями гемоглобина. Высвобождение из М. O_2, необходимого работающей мышце, происходит в момент сокращения мышцы, когда в результате сжатия капилляров парциальное давление O_2 резко падает. В больших кол-вах М. содержится в мышцах мор. млекопитающих — дельфинов и тюленей (3,5 и 7,7% М. соответственно), способных длительно находиться под водой. М.— первый белок, структура к-рого выяснена методом рентгеноструктурного анализа (Дж. Кендрю и сотрудники, 1957—60).

МИОЗИ́Н, белок сократительных волокон мышц. Молекула М. состоит из двух полипептидных цепей, скрученных в спираль. Мол. м. 47 000. Составляет 40—60% всех мышечных белков. При соединении с актином образует актомиозин — осн. белок сократит. системы мышц. Обладает аденозинтрифосфатазной активностью: преобразует химич. энергию АТФ в механич. энергию мышечного сокращения. В 1 $см^3$ мышцы $\approx$ 0,1 г М. Помимо мышечных клеток М. входит также в состав сократит. структур многих др. эукариотных клеток.

МИОКА́РД (от *мио...* и греч. kardía — сердце), сердечная мышца, наиб. толстый ср. слой стенки сердца позвоночных животных, образованный поперечнополосатой мускулатурой, в к-рой проходят прослойки соединительной ткани с кровеносными сосудами, питающими сердце. Наибольшей толщины М. достигает в желудочке сердца, у амниот в левой его части или в левом желудочке, связанном с большим кругом кровообращения (у птиц М. левого желудочка в 3—4 раза толще М. правого, у млекопитающих — в 2—4 раза). Характерная особенность М.— непрерывные, происходящие в течение всей жизни организма ритмич. автоматич. сокращения, чередующиеся с расслаблениями.

МИОМЕ́РЫ (от *мио...* и греч. méros — часть), последовательно расположенные вдоль продольной оси тела сегменты париетальной мускулатуры бесчерепных и позвоночных животных. Развиваются из миотомов. У бесхвостых земноводных и амниот М. обычно имеются только у зародышей. Продольные мышечные волокна каждого миомера впереди и позади прикрепляются к миосептам. У рыб и земноводных М. делятся, кроме того, горизонтальной миосептой на спинной и брюшной отделы.

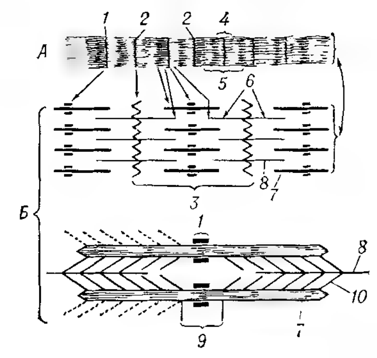
МИОНЕ́МЫ (от *мио...* и греч. néma — нить), сократимые белковые нити в цитоплазме мн. простейших, чаще в поверхностных слоях тела. Бывают гладкими или поперечно исчерченными и, подобно *миофибриллам*, обладают двойным лучепреломлением. Состоят из неск. десятков, чаще сотен фибрилл диам. 3—25 нм. Сокращение М., сопровождающееся их утолщением, приводит к изменению формы тела простейшего или его части.

МИОСЕ́ПТЫ (от *мио...* и лат. saeptum — перегородка), миокоммы, соединительнотканные перегородки, разделяющие миомеры у ланцетника и позвоночных. М. сложно изогнуты, натянуты между осевым скелетом и кожей и служат опорой для мышечных волокон миомеров. У бесхвостых земноводных и амниот (кроме змей) М. существуют только на стадии зародыша.

МИОСПО́РЫ (от греч. méion — меньше и *спора*), микрофоссилии разл. спор (изоспоры, микроспоры, мелкие — до 200 мкм — мегаспоры, предпыльца, пыльца), морфологич. категория к-рых не ясна. Объект палеопалинологии.

МИОТО́М (от *мио...* и греч. tomḗ — отрезок), зачаток скелетной мускулатуры, часть сомита у зародышей хордовых. Из клеток М. образуется вся поперечнополосатая мускулатура тела, кроме мышцы сердца.

МИОФИБРИ́ЛЛЫ (от *мио...* и *фибриллы*), сократимые нити в саркоплазме поперечнополосатых мышечных волокон, сердечной мышцы и мышц с двойной косой исчерченностью, обеспечивающие мышечное сокращение. Диам. М. от 0,5 до неск. мкм. Осн. массу М. составляют белковые нити — миофиламенты, или протофибриллы, двух типов — толстые миозиновые (дл. ок. 1500 нм, диам. 10—15 нм) и тонкие актиновые (дл. 1000—1100 нм, диам. 5—8 нм); допускается существование 3-го типа протофибрилл — «сверхтонких нитей». В М. имеются и др. белки: тропомиозин Б (в тон-



Ультраструктура миофибриллы поперечнополосатого мышечного волокна (схема): *А* — в оптическом микроскопе; *Б* — в электронном микроскопе; *1* — полоска М; *2* — полоска Z; *3* — саркомер; *4* — диск Н; *5* — диск А; *6* — диск J; *7* — толстая протофибрилла; *8* — тонкая протофибрилла; *9* — субдиск Н; *10* — мостики.

ких протофибриллах мышц всех типов) и тропомиозин А, или парамиозин (в толстых протофибриллах мышц с двойной косой исчерченностью), а также α- и β-актинины, тропонин и др. О механизме действия М. см. *Мышечное сокращение.*

МИОЦЕ́Н (от греч. méion — меньше и kainós — новый), первая эпоха неогена. Начало по абс. исчислению 25±2 млн. лет, конец — 9±3 млн. лет назад, длительность ок. 15 млн. лет. В середине М. похолодания привели к появлению антарктического ледникового щита. В М. происходило вымирание нек-рых древних групп, особенно связанных с влажными лесами и болотистыми пространствами, что объясняется более сухим климатом М. и возникновением лесостепей и степей. Появляются полорогие, идёт быстрая эволюция лошадиных и хоботных. Известны медведи, гиеновые, муравьеды, мегатерии. Для позднего М. характерна *гиппарионовая фауна.* Среди млекопитающих появились ластоногие и новые группы китообразных. М.— эпоха расцвета древних человекообразных обезьян, среди к-рых особое значение имеют дриопитеки, являющиеся возможными предками человека и совр. человекообразных обезьян. См. *Геохронологическая шкала.*

МИОЦИ́Т (от *мио...* и *цит*), мышечная клетка. Различают гладкий М., или гладкомышечную клетку (см. *Гладкие мышцы*), и сердечную мышечную клетку, или сердечный М. (см. *Кардиомиоциты*). Иногда М. неправильно наз. симпласты поперечнополосатой мышечной ткани.

МИРАЦИ́ДИЙ (от греч. meirakídion — мальчик), личинка трематод. Дл. 0,03—0,3 мм, тело покрыто ресничками. М. выходит из яйца в воде, нек-рое время плавает, затем внедряется в тело промежут. хозяина (б. ч. моллюска) и превращается в *спороцисту.* У моногенетич. сосальщиков сходная личинка — о н к о м и р а ц и д и й. См. рис. 9 при ст. *Личинка.*

МИРИ́КИ (*Brachyteles*), род цепкохвостых обезьян с единств. видом — бурая мирика (*B. arachnoides*). Похожи на паукообразных обезьян. Дл. тела 45—65 см, хвост длиннее тела, хватательный. Волосяной покров густой, желтовато-серый, бурый, коричневый; голая часть морды у молодых М. красного цвета, с возрастом — темнеет. Обитают в тропич. лесах Бразилии. Образ жизни дневной, древесный. Отдыхают подвесившись на ветке с помощью хвоста и конечностей. Живут семейными группами. Питаются плодами. В Красной книге МСОП.

МИРИКИ́НИ, д у р у к у л и, н о ч н ы е о б е з ь я н ы (*Aotes*), род цепкохвостых обезьян с единств. видом — мирикини трёхполосная (*A. trivirgatus*). Дл. тела 25—37 см, хвост длиннее тела, не хватательный. Густошёрстные, верх. сторона тела и хвоста коричневато-серые, лицо и горло светлые. По верху головы проходят 3 тёмные полосы, к-рые над глазами разделены белыми полулуниями. Голова округлая, глаза очень большие, обращены в стороны; уши маленькие. Обитают в разл. типах лесов Центр. и Юж. Америки. Образ жизни ночной, древесный. Днём спят в дуплах деревьев. Всеядные. Держатся семейными группами. В общении пользуются звуковыми сигналами (ок. 50) — громко визжат, лают и пр. Численность сокращается. См. рис. 5 в табл. 56.

МИРМЕКОФИЛИ́Я (от греч. mýrmēx — муравей и *...филия*), использование муравьями органов растений (мирмекофитов) для устройства гнёзд или растит. выделений в качестве пищи. В тропиках, напр., муравьи поселяются в полых стволах *Cecropia adenopus*, в полых междоузлиях *Clerodendrum myrmecophilum*, полых колючках акаций, полостях клубневидных стеблей нек-рых эпифитов (*Myrmecodia echinata*, *Hydrophytum*). Муравьи питаются выделениями обёрток юринеи (*Jurinea mollis*), серпухи (*Serratula lycopifolia*). Часто муравьи находятся в нейтральных взаимоотношениях с растениями, но иногда приносят пользу, защищая их от насекомых (обычно грызущих), в т. ч. муравьёв-листорезов. М. наз. также приспособленность нек-рых беспозвоночных (тлей, жуков и их личинок, гусениц и др.) к обитанию в муравьиных гнёздах.

МИРМЕКОХОРИ́Я (от греч. mýrmex — муравей и *...хория*), распространение диаспор муравьями; один из типов зоохории. Наиб. число мирмекохорных видов содержат сем. барбарисовых, буковых, губоцветных, лилейных, маковых, молочайных, лютиковых, сложноцветных, стеркулиевых. Для привлечения муравьёв мн. виды имеют на семенах придатки, богатые маслом — элайосомы.

МИ́РРА (греч. mýrrha, от араб. мурр, букв.— горький), ароматич. смола, вытекающая при поранении стволов деревьев рода коммифора (*Commiphora abyssinica* и *C. schimperi* сем. бурзеровых порядка рутовых) из Юж. Аравии и Эфиопии. Антисептик. Применялась также для благовонных курений и как пряность.

МИРТ, м и р т а (*Myrtus*), род вечнозелёных кустарников и деревьев сем. миртовых. Листья супротивные, цельные. Цветки б. ч. одиночные. Ок. 100 видов, в тропиках и субтропиках, гл. обр. в Америке. С древности на Ю. Европы разводится средиземноморский М. обыкновенный (*M. communis*) — кустарник выс. до 5 м, с белыми или розовыми цветками диам. до 3 см; входит в состав маквиса. В СССР выращивается как декор. растение в Крыму и на Черноморском побережье Кавказа. Эфирное масло из листьев используется в парфюмерии, ягодовидные плоды — как пряность.

МИ́РТОВЫЕ, порядок (Myrtales) и семейство (Myrtaceae) двудольных растений. Порядок М. происходит, вероятно, от камнеломковых. Деревья, кустарники и травы, б. ч. с супротивными цельными листьями. Цветки обычно обоеполые, преим. 4—5-членные, правильные или неправильные. Гинецей б. ч. вторично синкарпный. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Семена с прямым или согнутым зародышем, чаще без эндосперма. Ок. 14 сем.: дербенниковые, миртовые, кипрейные, соннератиевые (Sonneratiaceae), гранатовые (Punicaceae), ризофоровые (Rhizophoraceae), комбретовые (Combretaceae), меластомовые (Melastomaceae), сланоягодниковые (Haloragaceae) и др. Сем. М. включает вечнозелёные древесные растения от гигантских деревьев до кустарников и мелких ползучих кустарничков. Листья и др. органы богаты эфирномасляными желёзками. Цветки б. ч. в соцветиях, опыляются насекомыми, птицами, рукокрылыми, нек-рые (напр., *Calothamnus*)— мелкими сумчатыми. Тычинки многочисленные. Плод — б. ч. ягода или коробочка. Ок. 3000 видов (100 родов), гл. обр. в Австралии и тропич. поясах (преим. в Америке). В СССР только в культуре на Черноморском побережье Кавказа (эвкалипт, фейхоа, мирт). Среди М. плодовые (гуйаява, фейхоа), пряно ароматические (гвоздичное дерево, виды рода пимента), лекарств. и декор. растения.

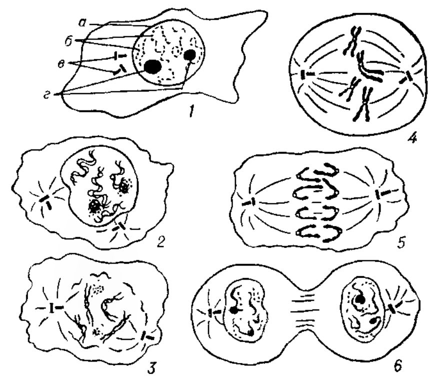
Миртовые: *1* — мирт обыкновенный (*M. communis*), цветущая ветвь, *а* — цветок в разрезе, *б* — он же после удаления лепестков и тычинок; *2* — гвоздичное дерево (*Syzygium aromaticum*), цветущая ветвь, *а* — цветок; *3* — фейхоа (*Feijoa sellowiana*), цветущая ветвь, *а* — побег с плодом, *б* — плод в разрезе.

МИСТАКОКАРИ́ДЫ (Mystacocarida), подкласс ракообразных. Открыт в 1943. Тело вытянутое (дл. до 0,5 мм). Голова удлинённая, виден шов, отделяющий протоцефалон от гнатоцефалона. Безногое брюшко оканчивается длинной вилкой. У М. для движения служат не грудные конечности, к-рые редуцированы, а сильно развитые головные придатки и ногочелюсти. 3 вида, на Атлантич. побережье Европы, Африки и Америки, в Средиземном м. и у берегов Чили. Псаммофилы — обитают на мор. пляжах, выше уровня воды, в песке, пропитанном водой, но 1 вид — *Derocheilocaris galvarini* — живёт на глуб. до 25 м. Питаются детритом. См. рис. 5 при ст. *Ракообразные.*

МИТО́З (от греч. mítos — нить), н е п р я м о е д е л е н и е, основной способ деления эукариотных клеток. Биол. значение М. состоит в строго одинаковом распределении редуплицированных хромосом между дочерними клетками, что обеспечивает образование генетически равноценных клеток и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений. В 1874 И. Д. Чистяков описал ряд стадий (фаз) М. в спорах плаунов, ещё не ясно представляя себе их последовательность. Детальные исследования по морфологии М. впервые были выполнены Э. Страсбургером на растениях (1876—79) и В. Флеммингом на животных (1882). Продолжительность М. в среднем 1—2 ч.

В процессе М. условно выделяют неск. стадий, постепенно и непрерывно переходящих друг в друга: профазу, прометафазу, метафазу, анафазу и телофазу. Длительность стадий М. различна и зависит от типа ткани, физиол. состояния организма, внеш. факторов; наиб. продолжительны первая и последняя. Важнейшие признаки п р о ф а з ы — конденсация хромосом, распад ядрышек и начало формирования веретена деления, снижение активности транскрипции (к концу профазы синтез РНК прекращается). Веретено деления образуется либо с участием центриолей, образуя митотический аппарат (в клетках животных и нек-рых низших растений), либо без них (в клетках высших растений и нек-рых простейших). У водорослей, низших грибов и ряда простейших веретено может форми-

роваться внутри ядра (т. н. закрытый М.). Прометафаза начинается распадом ядерной оболочки на фрагменты и беспорядочными движениями хромосом в центр. части клетки, соответствующей зоне бывшего ядра. При «закрытом М.» оболочка ядра сохраняется в течение всего М. В метафазе завершается формирование веретена деления. Хромосомы перестают двигаться и выстраиваются по экватору веретена, образуя экваториальную пластинку. Синтез белка снижен на 20—30% по сравнению с интерфазой. На этой стадии М. клетки наиб. чувствительны к холоду, колхицину, его производным и др. агентам, воздействие



Общая схема митоза: *1* — интерфаза; *2* — профаза; *3* — прометафаза; *4* — метафаза; *5* — анафаза; *6* — телофаза; *а* — ядерная оболочка; *б* — хромосомы; *в* — центриоли; *г* — ядрышки.

к-рых разрушает веретено деления и приводит к прекращению деления клеток (К-митоз). При низких дозах повреждающих агентов нормальное течение М. восстанавливается через неск. часов после их воздействия; более высокие дозы приводят либо к гибели клетки, либо к её полиплоидизации. Анафаза — самая короткая стадия М. Характеризуется разделением сестринских хроматид и расхождением хромосом к противоположным полюсам клетки. Скорость их движения в среднем 0,2—5 мкм/мин. В ряде случаев движение хромосом к полюсам клетки сопровождается дополнит. расхождением полюсов друг от друга. Телофаза длится с момента прекращения движения хромосом до окончания процессов, связанных с реконструкцией дочерних ядер (деспирализация и активизация хромосом, образование ядерной оболочки, формирование ядрышек), с разрушением веретена деления, разделением тела материнской клетки на 2 дочерние и образованием (в клетках животных) остаточного тельца Флемминга. По завершении цитотомии клетки вступают в интерфазу, к-рая начинается G_1 периодом следующего клеточного цикла. В опытах с температурно-зависимыми мутантами дрожжей и клеточных линий млекопитающих показано, что протекание М. обусловливается активацией определённых генов и синтезом специфич. РНК и белка. Иногда М. считают только деление ядра (кариокинез), к-рое не всегда сопровождается цитотомией — образованием двух отд. клеток. См. также *Мейоз*, *Эндомитоз*, *Амитоз*.

● Мэзия Д., Митоз и физиология клеточного деления, пер. с англ., М., 1963; Цанев Р. Г., Марков Г. Г., Биохимия клеточного деления, пер. с болг., М., 1964; Алов И. А., Цитофизиология и патология митоза, М., 1972.

МИТОХО́НДРИЯ (от греч. mítos — нить и chondríon — зёрнышко, крупинка), органоид эукариотной клетки, обеспечивающий организм энергией. М. описаны Р. Альтманом в 1894 под назв. биобластов, а в 1897 К. Бенда назвал их М. Строение и размеры М. исключительно разнообразны, М. часто ветвятся, образуя сети (в мышечных волокнах, у ряда простейших и водорослей). В нек-рых клетках М. непрерывно движутся и меняют форму. Дл. варьирует, достигая 10 мкм и немного более, диам. в среднем 0,2—1 мкм. Число М. в клетке колеблется в широких пределах — от 1 до 100 тыс. М. состоит из матрикса, окружённого внутр. мембраной, межмембранного пространства и наруж. мембран. В матриксе содержатся кольцевые молекулы митохондриальной ДНК, специфич. иРНК, тРНК и рибосомы (прокариотного типа), отличные от цитоплазматических; часто встречаются гранулы солей кальция и магния; здесь происходит автономный биосинтез белков, входящих во внутр. мембрану М., а также окисление и синтез жирных к-т. Внутр. мембрана состоит в осн. из белков (70%), фосфолипидов (только 20%) и др.; она образует впячивания (гребни), или трубчатые выросты — кристы, обладает строго специфич. проницаемостью и системами активного транспорта. Наруж. мембрана — гладкая, толщ. 6—7 нм, состоит из белков (15%) и фосфолипидов (85%), обладает неспецифич. проницаемостью для большинства веществ с мол. м. менее 10 000. Осн. функция М.— образование энергии (ок. 95% в животной клетке и неск. меньше в растительной и клетке грибов). Первичная форма накопления энергии — электрохимич. потенциал, возникающий на внутр. мембране. Б. ч. его сразу же расходуется на синтез АТФ, часть непосредственно используется на активный транспорт через мембрану (напр., ионов кальция) или на выработку тепла. Источник энергии в М.— процессы *окисления биологического* (тканевого, или клеточного, дыхания), начинающиеся с окисления образующейся в цитоплазме при гликолизе пировиноградной к-ты и заканчивающиеся образованием CO_2 и H_2O. Первый этап — расщепления пирувата и реакции цикла трикарбоновых к-т — происходит в матриксе, второй этап — перенос электронов от водорода по цепи дыхательных ферментов на кислород и синтез АТФ, т. е. *окислительное фосфорилирование* — во внутр. мембране. Электрохимич. потенциал возникает в результате работы цепи переноса электронов (см. *Хемиосмотическая теория*). Системы активного переноса во внутр. мембране обеспечивают транспорт внутрь М. ионов K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, концентрация к-рых в матриксе М. значительно выше, чем в цитоплазме. Ультраструктура М. сильно зависит от физиол. состояния клетки и организма, резко меняется под воздействием дыхательных ядов (мн. из этих изменений обратимы). Выделенные М., как правило, повреждены и очень чувствительны к составу среды. Увеличение числа М. в клетке происходит обычно в результате их деления путём перешнуровки. М. отсутствуют в клетках нек-рых анаэробных организмов, напр. у кишечных амёб. Согласно одной из гипотез, М. произошли из аэробных бактерий в результате *симбиогенеза*.

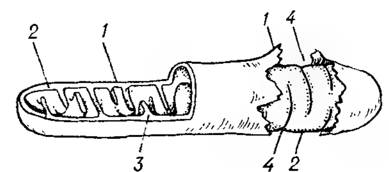
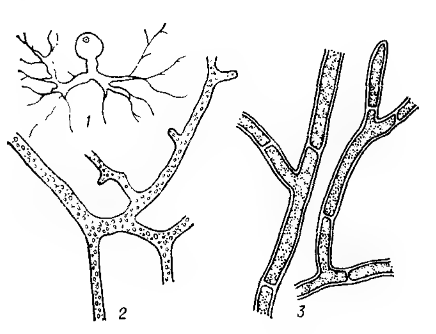


Схема общей организации митохондрии: *1* — внешняя мембрана; *2* — внутренняя мембрана; *3* — впячивания внутренней мембраны — гребни; *4* — места впячиваний (вид с наружной поверхности внутренней мембраны).

● Ленинджер А., Митохондрия, пер. с англ., М., 1966.

МИЦЕ́ЛИЙ (от греч. mýkēs — гриб), грибница, вегетативное тело гриба (таллом), состоящее из тонких ветвящихся нитей — гиф. Развивается обычно внутри субстрата, реже — на его поверхности и служит для поглощения из него осмотич. путём питат. веществ. У хитридиевых грибов, зигомицетов и оомицетов М. неклеточный (ценоцитный) и представляет собой одну клетку, достигающую у нек-рых грибов (напр., у мукора) неск. десятков см; у хитридиевых очень слабо развитый М., наз. ризомицелием. У аскомицетов, базидиальных и несовершенных грибов — М. клеточный, или септированный. Частями М. осуществляется вегетативное размножение грибов. На М. образуются репродуктивные органы, плодовые тела грибов.



Типы мицелия: *1* — одноклеточный таллом с ризомицелием; *2* — неклеточный мицелий; *3* — клеточный мицелий.

МИ́ЧЕРЛИХА ПРА́ВИЛО, Митчерлиха правило, правило совокупного действия факторов, одно из обобщений в экологии, согласно к-рому продуктивность биол. системы определяется всей совокупностью действующих экологич. факторов. Предложено в 1909 Э. А. Мичерлихом как «закон физиол. взаимосвязей» при изучении влияния физич. и химич. факторов на урожайность с.-х. культур. В 1918 переименован Б. Бауле в «закон совокупного действия». Может рассматриваться в качестве поправки к *Либиха закону*. Предложенная Мичерлихом и Бауле математич. формула этого правила стала первым математич. выражением явления взаимодействия экологич. факторов. Эти работы послужили стимулом к изучению многофакторных зависимостей в с. х-ве и в работах по экологии.

МИШЕ́НИ ТЕО́РИЯ, мишени принцип, одна из первых теорий биол. действия ионизирующих излучений; сформулирована в 20—30-х гг. 20 в. Согласно М. т., в биол. объектах имеются особо чувствит. объёмы — «мишени», поражение к-рых приводит к поражению всего объекта. Дискретная природа излучений и их взаимодействий с веществом позво-

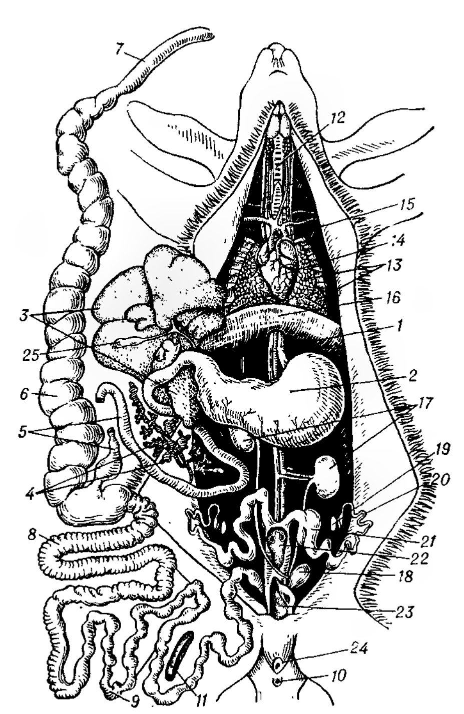
ляет, особенно в случае ионизирующих излучений, исходить из представлений об «обстреле» вещества частицами разл. энергий (фотоны, быстрые электроны или др. частицы), а в связи с этим — из принципа попадания и «мишени». При применяемых в радиобиологии дозах облучения вероятность попадания частицы или фотона в редкую, но жизненно важную внутриклеточную «мишень» (макромолекулярную и биологически активную структуру) невелика. Однако в результате редких попаданий в такую «мишень» даже небольшие дозы ионизирующих излучений могут вызвать гибель клетки или к.-л. редкие специфич. реакции в ней (напр., мутации отд. генов), частота к-рых возрастает с дозой облучения. В М. т. разработаны математич. подходы для объяснения характера зависимости радиобиол. эффектов от дозы облучения и др. факторов. М. т. не является универсальной и не объясняет всех биол. эффектов, возникающих под действием ионизирующих излучений.

● Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И., Корогодин В. И., Применение принципа попадания в радиобиологии, М., 1968.

МЛЕКОПИТА́ЮЩИЕ, звери (Mammalia), класс позвоночных. Происхождение М. во многом неясно. М. обособились в конце триаса от зверообразных пресмыкающихся — цинодонтов, от одного из отрядов к-рых произошли многобугорчатые (вымерли в конце мела) и однопроходные (существуют до сих пор). В юре появились пантотерии, от к-рых, вероятно, произошли настоящие звери (Theria), давшие начало сумчатым и плацентарным. Возможно, сумчатые произошли от симметродонтов (Symmetrodonta). В палеоцене разнообразие М. резко возросло (не менее 16 отр., 64 сем.), в олигоцене оно достигло максимума (140 сем.), но в дальнейшем сокращается — до 119 в плейстоцене, ныне до 95.

Внеш. облик и размеры М. очень разнообразны: от 4 см дл., при массе 1,2 г (карликовая белозубка из землеройковых) до выс. 4,5 м, при массе до 7,5 т у наземных М. (африканский слон), а у водных М. до 33 м дл., при массе до 150 т (голубой кит). Для М. характерны обилие и разнообразие кожных желёз, волосяной покров. Череп синапсидный, вторично платибазальный, сочленяется с позвоночником двумя мыщелками (как у земноводных); шейных позвонков, как правило, 7; зубы гетеродонтные, сидят в альвеолах; ниж. челюсть образована только зубной костью. В полости среднего уха, в отличие от остальных позвоночных, имеются 3 слуховые косточки. Только у М. слюна содержит ферменты, расщепляющие крахмал до моносахаридов. Характерно наличие губ — органа захвата пищи. Кишечная трубка усложнена, у нек-рых М. желудок многокамерный. Дышат М. лёгкими, имеющими альвеолярное строение. Наличие диафрагмы, делящей полость тела на грудной и брюшной отделы, связано с интенсификацией дыхания. Сердце четырёхкамерное, как у крокодилов и птиц, но в отличие от первых сохраняется лишь одна (левая) дуга аорты (у птиц — правая). Полное разделение артериального и венозного токов крови связано с теплокровностью (М.— гомойотермные животные). Эритроциты в зрелом состоянии безъядерные, дисковидные. Почки метанефрические. Головной мозг крупный; его конечный отдел (полушария) имеет «новую кору» (неокортекс), обеспечивающую высокий уровень нервной деятельности и сложное поведение. Органы обоняния, зрения и слуха хорошо развиты. Сложно развита гортань, появляются голосовые связки. Имеется наружное ухо. Нек-рые М. (напр., летучие мыши, дельфины) ориентируются с помощью ультразвуковой эхолокации. Веки окаймлены ресницами. В систематике М., современных и вымерших, остаётся много спорного. По одной из распространённых систем класс М. включает 2 подкласса — атерии (Atheria) и живородящие млекопитающие (Theria). Первый представлен 2 инфраклассами: прототерии (Prototheria; вымерший отр. триконодонты и отр. клоачные) и аллотерии (Allotheria; вымерший отр. многобугорчатые); второй — 3 инфраклассами: трёхбугорчатые (вымерли), сумчатые (Metatheria; отр. сумчатые) и плацентарные, включающие 17—23 совр. и 12 вымерших отрядов. Современные М. насчитывают ок. 4000 видов (по разным авторам — от 3700 до 4237).

Теплокровность и связанная с ней защита тела волосяным покровом (а у нек-рых, напр. ластоногих и китообразных, мощно развитым жировым слоем), забота о потомстве (выкармливание молоком), наряду с развитием высшей нервной деятельности, позволили М. завоевать все области земли от Сев. полюса до берегов Антарктиды и освоить не только сушу, но и воздушную (рукокрылые) и водную (хищные, ластоногие, сирены, китообразные) среды. Благодаря разнообразию адаптаций и необычайно широкому (по сравнению с др. позвоночными) использованию пищ. ресурсов М. наряду с птицами, насекомыми и цветковыми растениями принадлежат к господствующим группам в биоценозах всего кайнозоя.



Вскрытый кролик: *1* — пищевод; *2* — желудок; *3* — печень; *4* — поджелудочная железа; *5* — тонкая кишка; *6* — слепая кишка; *7* — червеобразный отросток; *8* — толстая кишка; *9* — прямая кишка; *10* — заднепроходное отверстие; *11* — селезёнка; *12* — трахея; *13* — лёгкие; *14* — сердце; *15* — аорта; *16* — диафрагма; *17* — почки; *18* — мочевой пузырь; *19* — яичник; *20* — фаллопиева труба; *21* — матка; *22* — влагалище; *23* — мочеполовой синус; *24* — мочеполовое отверстие; *25* — жёлчный пузырь.

С древности М. были группой животных, наиб. важных для человека, т. к. к М. относятся осн. промысловые животные и ряд домашних животных (ок. 15 видов), служивших и тягловой силой, и источником пищ. продуктов. С нач. 20 в. началась доместикация пушных зверей. Растёт число видов лабораторных М. Нек-рые виды могут наносить ущерб растениеводству, лесному х-ву (мн. грызуны, нек-рые копытные), животноводству (гл. обр. хищники). Ряд М. (напр., грызуны) являются хранителями и переносчиками возбудителей опасных заболеваний — чумы, туляремии и др.

Под влиянием деятельности человека, как прямым, так и косвенным, происходит сокращение численности ряда видов и полное исчезновение нек-рых из них (с нач. 17 в. исчезло 63 вида М., ок. 1,5%). Осн. причинами уменьшения численности являются охота, уничтожение М. для защиты с.-х. растений, домашних и промысловых животных (43%), разрушение местообитаний, сокращение или ухудшение кормовой базы (29%), влияние интродуцированных видов (14%), естеств. причины (14%). 230 видов и 91 подвид М. внесены в Красную книгу МСОП (1979), в т. ч. 26 видов и подвидов, обитающих на территории СССР. 54 вида и 40 подвидов М. внесены в Красную книгу СССР (1984). Вместе с тем увеличивается ареал и численность нек-рых синантропных видов. 7 форм М. (в т. ч. лошадь Пржевальского, олень Давида и др.) сохраняются только в неволе или (зубр, белохвостый гну) полувольных условиях. Большое значение для сохранения фауны М. имеет запрещение охоты и промысла редких видов, сохранение местообитаний, создание нац. парков, заповедников и заказников, разведение животных в неволе с последующей реакклиматизацией в естеств. ареале. В СССР только благодаря заповедникам удалось спасти от полного вымирания зубра, кулана, бухарского оленя, тигра, восточного леопарда, горала, восстановить численность сайгака, соболя, бобра.

● Огнев С. И., Звери СССР и прилежащих стран, т. 1—7, 9, М.— Л., 1928—57; Основы палеонтологии, т. 13 — Млекопитающие, М., 1962; Млекопитающие Советского Союза, под ред. В. Г. Гептнера и Н. П. Наумова, т. 1, 2 (ч. 1—3), М., 1961—76; Соколов В. Е., Систематика млекопитающих, [ч. 1—3], М., 1973—79; его же, Пятиязычный словарь названий животных. Млекопитающие, М., 1984; Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен — современность, под ред. И. М. Громова, Г. И. Барановой, Л., 1981; Териология в СССР, М., 1984; Simpson G. G., The priciples of classification and classification of mammals, N. Y., 1945; Walker E. P., Mammals of the world, 3 ed., v. 1—2, Baltimor, 1975; Orders and families of recent mammals of the world, N. Y., 1984.

МЛЕ́ЧНИК (*Lactarius*), род грибов сем. сыроежковых (Russulaceae) порядка агариковых. Плодовые тела содержат млечный сок, окраска к-рого (от белой до ярко-оранжевой) может изменяться при окислении на воздухе (систематич. признак). Шляпка диам. до 25 см, белая, серая до розовато-лиловой и рыжеватой, коричневая, воронковидная или плоскоокруглая с подвёрнутым внутрь или прямым краем. Пластинки приросшие, нисходящие, редко почти свободные. Мя-

коть белая, палевая до буровато-рыжеватой. Ножка плотная или рыхлая, часто внутри полая или с камерами. Частное и общее покрывало отсутствует. Ок. 80 видов, в Евразии и Америке; в СССР — ок. 40 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке. Растут с июля по октябрь в лесах, по опушкам и на лугах, где имеются корни деревьев. Микоризообразователи. Образуют ведьмины кольца. Все виды съедобны (рыжик, грузди, белянка, волнушка розовая, скрипицы, горькушка, гладыш и др.).

МЛЕ́ЧНИКИ, млечные трубки, клетки нек-рых цветковых растений, содержащие в вакуолях млечный сок. Различают 2 типа М.: членистые и нечленистые. Первые образуются из мн. отд. клеток, к-рые сливаются в сплошную разветвлённую систему (напр., у сложноцветных, маковых и др.). Нечленистые М. представляют собой одну гигантскую клетку, к-рая, возникнув у зародыша, растёт и ветвится, пронизывая все органы растения, напр. у молочайных (у гевеи М. членистые), тутовых и др.

МЛЕ́ЧНЫЙ СОК, жидкость, содержащаяся в млечниках растений. Обычно М. с. молочного цвета (отсюда назв.), иногда окрашен в другие цвета (у чистотела — в оранжевый). Разл. вещества (терпеноиды, алкалоиды, таннины, белки, в т. ч. ферменты, и др.), смешанные с клеточным соком и содержащиеся в вакуолях млечников, представляют собой эмульсию. М. с. может также содержать амилопласты. М. с. каучуконосов обычно наз. латексом, он особенно богат каучуком и гуттой. В мякоти плодовых тел нек-рых грибов имеются толстостенные гифы (аналог млечников) с М. с. разл. цвета.

МНОГОБУГО́РЧАТЫЕ (Multituberculata), отряд вымерших млекопитающих, единственный в подклассе Allotheria. Известны от поздней юры до раннего эоцена Зап. Европы, Центр. Азии и Сев. Америки. Самые крупные из млекопитающих мезозоя (до размеров сурка); подобно грызунам, имели по паре крупных резцов в верх. и ниж.челюстях и крупные коренные зубы с многочисл. бугорками (2 правильных продольных ряда). По образу жизни, вероятно, были сходны с появившимися позднее грызунами. Ряд черт строения М. роднит их с сумчатыми. Не менее 5 семейств. М.— боковая ветвь млекопитающих, не оставившая потомков.

МНОГОДО́МНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, полигамные, цветковые растения, к-рые наряду с обоеполыми цветками имеют и однополые. На одном и том же растении могут быть обоеполые и муж. цветки (т. н. андромонэция, напр. у чемерицы), обоеполые и жен. цветки (гиномонэция, напр. у смолёвки и мн. сложноцветных), обоеполые, муж. и жен. цветки (тримонэция, напр. у конского каштана). На одних особях М. р. бывают обоеполые цветки, на других — мужские (андродиэция, у куропаточьей травы и др.) или женские (гинодиэция, у незабудок, мн. губоцветных). Наконец, обоеполые, муж. и жен. цветки могут быть на разных растениях (триэция, у ясеня, винограда). Между указанными типами имеются переходы. Многодомность у растений способствует перекрёстному опылению.

МНОГОКЛЕ́ТОЧНЫЕ организмы, животные (Metazoa), растения (Metaphyta) и грибы, тело к-рых состоит из мн. клеток и их производных (разл. виды межклеточного вещества). Характерный признак М. — качеств. неравноценность клеток, слагающих их тело, их дифференцировка и объединение в комплексы разл. сложности (ткани и органы), выполняющие разные функции в целостном организме. Для М. характерно также индивидуальное развитие (онтогенез), начинающееся в большинстве случаев (исключая вегетативное размножение) с деления одной клетки (зиготы, споры). Тенденции к переходу в многоклеточное состояние возникали в процессе эволюции у простейших, водорослей и бактерий (многоядерность, колониальность и т. п.), но б. ч. остались незавершёнными. Существуют разл. гипотезы происхождения М. (напр., *гастреи теория*, *фагоцителлы теория* и ряд др.), однако единого мнения по этому вопросу нет. Наиб. вероятно, что М. возникли впервые в результате усложнения организации нек-рых колониальных простейших (жгутиконосцев). Ископаемые остатки низших М. (напр., губок) известны с кембрия. Ср. *Одноклеточные*.

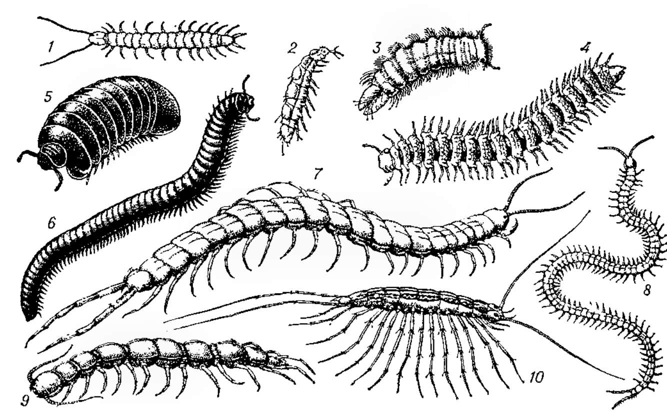
● Иванов А. В., Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки, Л., 1968.

МНОГОКОСТЯ́НКА (multidrupa), апокарпный сочный плод, состоящий из мн. маленьких костянок (у малины, ежевики, морошки и др.).

МНОГОЛЕ́ТНИЕ РАСТЕ́НИЯ, деревья и кустарники, а также травянистые растения и полукустарники, живущие более 2 лет. Достигнув определённого возраста, могут цвести и плодоносить многократно, часто каждый год — поликарпические растения, хотя среди М. р. встречаются и монокарпические. У нек-рых М. р. листья сохраняются круглый год (вечнозелёные и летнезимнезелёные растения), у других — опадают в неблагоприятные периоды (листопадные древесные). У большинства травянистых растений зимой или в период засухи надземные побеги отмирают, живыми остаются лишь подземные органы (корневища, клубни, луковицы, корни). У мн. трав сохраняются частично и надземные побеги с приземными почками возобновления (розетки, ползучие побеги, ниж. части прямостоячих стеблей). См. также *Продолжительность жизни*.

МНОГОЛИСТО́ВКА (multifolliculus), апокарпный многочленный плод, состоящий из многих (купальница, калужница) или 3—5 листовок (аконит, водосбор, спирея). См. рис. 1 при ст. *Плод*.

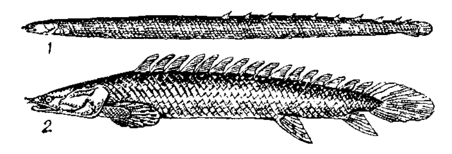
МНОГОНО́ЖКИ (Myriapoda), общее название 4 классов подтипа трахейнодышащих: губоногих, двупарноногих, симфил и пауропод. В отличие от насекомых тело М. состоит из головы и длинного сегментированного слабо дифференцированного (нет настоящего грудного отдела) туловища; ноги на всех или почти всех сегментах (до 170 и более) туловища (отсюда назв.). У нек-рых М. сложные глаза. Св. 53 тыс. видов, распространены широко; в СССР — ок. 1000 видов.



Многоножки: *1* — симфила *Scolopendrella immaculata*; *2* — пауропода *Pauropus silvaticus*; *3—6* — двупарноногие (*3* — кистехвост *Polyxenus lagurus*, *4* — многосвяз *Polydesmus denticulatus*, *5* — броненосец *Glomeris zonata*, *6* — кивсяк *Julus memorensis*); *7—10* — губоногие (*7* — сколопендра *Scolopendra inermipes*, *8* — землянка *Clinopodes flavidus*, *9* — костянка *Lithobius forficatus*, *10* — мухоловка *Cermatica variegata*).

МНОГООРЕ́ШЕК (multinucula), апокарпный плод, состоящий из многих свободных орешков (у лютика, ветреницы, лапчатки, адониса, гравилата, частухи и мн. др.). См. рис. 3 при ст. *Плод*.

МНОГОПЁРООБРА́ЗНЫЕ (Polypteriformes), отряд ганоидных рыб. Известны с эоцена. Тело удлинённое, вальковатое, до 70—90 см. Осевой скелет окостеневший, есть кожные кости на голове. Нет лучей жаберной перепонки. Чешуя ганоидная. Хвостовой плавник внешне симметричный, верх. лопасть его без чешуй. Грудные плавники с мясистой лопастью в основании. Спинной плавник из мн. отд. плавничков, состоящих из шипа и мягких лучей. Плават. пузырь большой, двухкамерный, может выполнять дыхательные функции. Рот большой, челюсти с зубами. Есть брызгальце. 1 сем., 2 рода (*Polypterus* и *Calamoichthys*), 11 видов. Обитают в пресных стоячих водоёмах тропич. Африки. Дыхание одновременно при помощи жабр и плават. пузыря: лишённые доступа атм. воздуха гибнут через 2—3 ч, вне воды живут примерно вдвое дольше. Активны ночью, питаются беспозвоночными и рыбой. Нерест в период дождей, мелкую икру откладывают на водные растения в залитой пойме. Объект местного промысла.



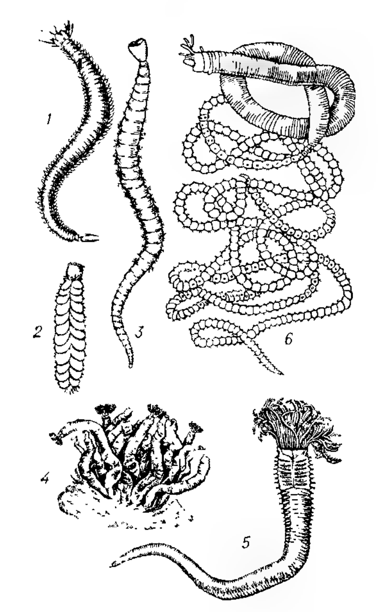
Многопёрообразные: *1* — *Calamoichthys calabaricus*; *2* — *Polypterus* sp.

МНОГОСВЯ́ЗЫ (Polydesmida), отряд двупарноногих. Дл. 0,5—20 см. Ок. 15 тыс. видов, распространены широко; в СССР — ок. 80 видов. Развитие с анаморфозом. Многие М. полезны как почвообразователи. Широко распространён парниковый М. (*Oxidus gracilis*), повреждающий сочные части растений в парниках и оранжереях. См. рис. 4 при ст. *Многоножки*.

МНОГОЦВЕ́ТНИЦА (*Nymphalis polychloros*), бабочка сем. нимфалид. Похожа на крапивницу. Крылья в размахе до 60 мм, с угловатыми выступами по краю (отсюда назв. рода — углокрыльницы).

Распространена в Европе и Зап. Сибири. Лёт весной (после зимовки) и во 2-й половине лета. Гусеницы живут группами среди рыхло сплетённых листьев плодовых, видов ильма, ивы и нек-рых др. деревьев; вред обычно невелик. См. рис. 13 в табл. 26.

МНОГОЩЕТИ́НКОВЫЕ ЧЕ́РВИ, полихеты (Polychaeta), класс кольчатых червей. Известны с кембрия. Предки малощетинковых червей. Дл. от 2 мм до 3 м, туловище состоит из множества (до неск. сотен) сегментов, каждый из к-рых имеет свой комплекс внутр. органов и пару параподий с многочисл. щетинками (отсюда назв.). С параподиями часто связаны жабры; у нек-рых сидячих форм дыхательную функцию выполняет венчик щупалец на головной лопасти. Глаза иногда сложно устроены. У нек-рых есть статоцисты. 25 отр., ок. 80 сем. (нереиды, нериллиды, сабеллиды, серпулиды, пескожилы и др.), св. 7 тыс. видов; в СССР — не менее 750 видов. Большинство обитает в морях. Нек-рые встречаются до глуб. 10 тыс. м. Немногие живут в пресных водах, а также в подстилке тропич. лесов о-вов Ю. В. Азии. Преим. донные, свободноживущие формы. Ползают по грунту или зарываются в ил. Многие строят защитную трубку, к-рую никогда не покидают. Нек-рым М. ч. свойственно свечение. Большинство раздельнополы.

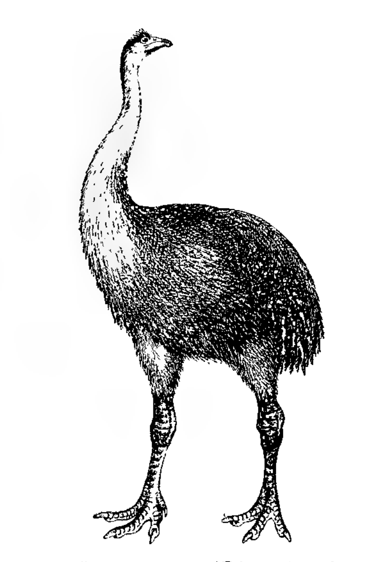


Многощетинковые черви: *1* — рода *Nereis*; *2* — рода *Lepidonotus*; *3* — пескожил рода *Arenicola*; *4* — сабеллида *Bispira polymorpha* (сросток трубок на камне); *5* — она же (червь, вынутый из трубки); *6* — тихоокеанский палоло (*Eunice viridis*).

Оплодотворение наружное. Из яйца развивается личинка — трохофора. Бесполое размножение редко. Питаются детритом, есть хищники и комменсалы.

● Ушаков П. В., Многощетинковые черви, Л., 1972—82 (Фауна СССР. Многощетинковые черви, т. 1—2. Нов. сер., № 102, 126).

МОАОБРА́ЗНЫЕ (Dinornithiformes), вымерший отряд бескилевых птиц. Известны из плейстоцена Нов. Зеландии (1 вид из верхнего миоцена — нижнего плиоцена). М.— нелетающие птицы с мощными задними конечностями, небольшой головой и однородным оперением. Размеры — от индюка (аномалоптерикс) до трёхметрового гиганта (динорнис). 6 родов, от 13 до 27 видов. Вымерли из-за неумеренной охоты на них маори и, видимо, в результате стихийных бедствий. Большие скопления костей М. найдены на охотничьих стоянках, в болотах и пещерах. В нач. 17 в. на о. Южном Нов. Зеландии ещё обитало неск. видов М. В сер. 19 в. там неск. раз видели, вероятно, *Megalapteryx hectori* (один из мелких видов). Жили в лесах. Растительноядные. Самки крупнее самцов. Ближайшие возможные родственники М.— киви. В музеях имеется неск. полных скелетов М., много костей, остатки шкур, перья и яйца.



Гигантский динорнис (*Dinornis giganteus*), реконструкция.

МОБИ́ЛЬНЫЕ ГЕ́НЫ, «прыгающие» гены, структурно и генетически дискретные фрагменты ДНК, способные перемещаться по геному клеток. Впервые предсказаны Б. Мак-Клинток в конце 40-х гг. 20 в. на основе генетич. экспериментов на кукурузе. Интенсивное изучение М. г. у прокариот началось с конца 60-х гг. У бактерий были обнаружены 2 осн. класса М. г., различающиеся по длине и сложности организации: инсерционные последовательности, или IS-элементы (от англ. insertion sequences), имеющие длину ок. 1000 пар нуклеотидов и содержащие только ген, ответственный за их перемещение, и транспозоны (дл. 3000—20 000 пар нуклеотидов), состоящие из ряда дополнит. генов, ответственных за устойчивость бактерий к разл. токсич. соединениям. В 70-х гг. были выделены и изучены на мол. уровне М. г. дрозофилы, а затем было показано, что они широко распространены у эукариот, составляя не менее 5—10% их генетич. материала. М. г. эукариот рассеяны по хромосомам и обычно имеют длину неск. тысяч пар нуклеотидов. Нек-рые из них по структурной организации напоминают интегрированные в хромосомы геномы ретровирусов позвоночных (возможно, они находятся с ними в эволюционном родстве). Механизм перемещения фрагментов ДНК по геному до конца не выяснен. Считается, что М. г. кодируют белки, ответственные за их перемещение и репликацию. М. г. вызывают множество наследств. изменений в клетках, являясь причиной инсерционного мутагенеза. Встраиваясь в разл. участки хромосом, они инактивируют или усиливают экспрессию клеточных генов, вызывают разл. хромосомные перестройки, т. е. вносят в геном факторы нестабильности и изменчивости, что, возможно, определяет их важную роль в эволюции.

● Хесин Р. Б., Непостоянство генома, М., 1984; Mobile genetic elements, N.Y., 1983.

МОГЕ́РЫ (*Mogera*), род кротовых. Глаза скрыты под кожей. Дл. тела 17,5—21 см. 3 вида. Распространены в Вост. Азии, включая Хайнань, Тайвань, Японию, Приморье; в СССР — 2 вида — дальневосточная, или уссурийская, М. (*M. robusta*) и средняя, или японская, М. (*M. woqura*). Обитают гл. обр. в увлажнённых широколиств. лесах с рыхлой, богатой перегноем почвой. Ходы обычно в верх. слоях почвы, тянутся на сотни метров. Размножаются 1 раз в год. Средняя М.— в Красной книге СССР.

МОГИ́ЛЬНИК (*Aquila heliaca*), птица рода орлов. Дл. ок. 80 см, крылья в размахе ок. 2 м. Самки крупнее самцов. Окраска бурая, иногда почти чёрная, на голове светло-жёлтое пятно, на плечах часто белые пятна. Распространён в Евразии и Сев.-Зап. Африке; в СССР встречается в лесостепи и степи, частично в пустыне, на В. до Байкала. Селится в лесах, уремах, саксаульниках. Охотится на открытых пространствах. Часто сидит на курганах-могильниках (отсюда назв.). В Красной книге СССР. Подвид испанский М. (*A. h. adalberti*), обитающий в горах центр. и юж. Испании, единств. в мире гнездовье в нац. парке Доньяна (Кото-Доньяна), — в Красной книге МСОП.

МОГИ́ЛЬЩИКИ (*Necrophorus*), род жуков сем. мертвоедов. Дл. 10—40 мм. Тело чёрное, надкрылья обычно с оранжевыми пятнами или поперечными перевязями. Распространены широко (кроме тропич. Африки и Австралии); в СССР — 27 видов. Жуки и личинки питаются падалью, очень прожорливы; жуки отличаются хорошо развитым обонянием, благодаря чему быстро собираются у свежего трупа. Закапывают мелкие трупы грызунов, насекомоядных и птиц в землю (отсюда назв.) и откладывают на них яйца, предварительно удалив с трупа волосяной покров. Потревоженные М. с помощью надкрылий издают характерный скрип. В СССР обычен рыжебулавый М. (*N. vespillo*), дл. 11—24 мм. См. рис. 17 в табл. 28.

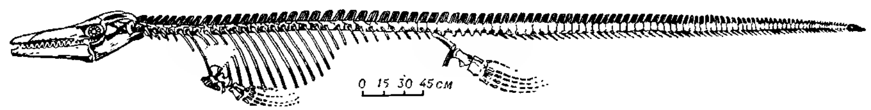
МОДИФИКА́ЦИИ (позднелат. modificatio, от лат. modus — мера, вид и facio — делаю), изменения признаков организма (его фенотипа), вызванные факторами внешней среды и не связанные с изменениями генотипа. Исторически явление М. связывали с «обычными» для существования данного вида организмов факторами внеш. среды и подчёркивали адаптивный и обратимый характер М. Так, УФ-лучи вызывают у человека усиление пигментации кожи — загар (причём у разных людей — в разной степени). После прекращения действия лучей загар постепенно исчезает. Т. о., М. являются изменениями в пределах нормы реакции, к-рая контролируется генотипом. Обычно М. не передаются следующим поколениям, однако существуют и т. н. длительные М., к-рые после прекращения действия вызвавшего их фактора исчезают постепенно, в течение неск. поколений. Механизм таких М. ещё не установлен, но есть основания предполагать, что они обусловлены изменениями цитоплазматич. структур (нек-рые биологи ошибочно полагали, что М.

могут закрепляться генетически и передаваться по наследству). Основой существования М. является то, что фенотип — это результат взаимодействия генотипа и внеш. условий, поэтому изменение внеш. условий может вызывать изменения фенотипа, не затрагивая генотип. Эволюц. значение М. заключается в том, что они позволяют организмам адаптироваться к изменяющимся в течение их онтогенеза факторам внеш. среды. Следовательно, естеств. отбор может благоприятствовать генотипам с определённой широтой нормы реакции в зависимости от характера изменений внеш. условий. Частные случаи М.— морфозы и *фенокопии*.

МО́ЕВКИ, трёхпалые чайки (*Rissa*), род чайковых. 2 вида: моевка (*R. tridactyla*) — в Сев. Атлантике и в сев. частях Тихого ок., красноногая М., или говорушка (*R. brevirostris*),— в Беринговом м. Гнездятся колониально по скалистым обрывам мор. побережий; массивные гнёзда на небольших уступах. В отличие от остальных чаек, птенцы М. остаются в гнезде пока полностью не оперятся и не приобретут способность к полёту. Вне периода размножения стайками кочуют по морю.

МОЖЖЕВЕ́ЛЬНИК (*Juniperus*), род вечнозелёных, б. ч. двудомных растений сем. кипарисовых. Небольшие деревья выс. до 10—12 м, реже до 20—30 м, или кустарники, иногда стелющиеся. Листья попарно супротивные или реже в мутовках, по 3, игловидные у молодых и чешуевидные или игловидные у взрослых. Микростробилы мелкие, овальные, в пазухах листьев или на концах боковых побегов, созревают и пылят весной, на 2-й год. После оплодотворения мегастробилы быстро разрастаются, срастаются между собой, превращаясь в сочные шишки (гл. отличит. признак М.), сине-чёрные или тёмно-бордовые, созревающие на 2—3-й год (иногда их наз. шишкоягодами или можжевеловыми ягодами). В зависимости от вида в шишке содержится от 1 до 12 семян. Шишки поедаются птицами и др. животными — осн. агентами расселения М. Размножаются семенами и укоренением ветвей (стланиковые формы в горах). Корневая система мощная и глубокая. Растут крайне медленно, живут до 500—1000 лет. Очень светолюбивы, страдают от дыма и копоти. Древесина прочная, устойчива против насекомых и гниения. Ок. 60 видов, в Сев. полушарии (в Вост. Африке заходят в Юж. полушарие), в подлеске светлых лесов или зарослями на равнинах и особенно в горах. В СССР — ок. 30 видов (в Ср. Азии их наз. арча). Наиб. известны евразиатский М. обыкновенный (*J. communis*) — кустарник или деревце выс. 1—5 м, с игловидными листьями и М. казацкий (*M. sabina*) — стелющийся кустарник выс. до 1,5 м, с чешуевидными листьями, растущий по склонам гор от Юж. Европы до Центр. Азии. Сладковато-пряные ароматные шишки М. применяют в пищ. и парфюмерной пром-сти. Листья и молодые побеги богаты эфирными маслами, очищающими воздух от микробов и применяемыми в медицине, ветеринарии и парфюмерии. Декоративны. М. высокий (*J. excelsa*), М. вонючий (*J. foetidissima*), М. твёрдый (*J. rigida*), М. Саржента (*J. sargentii*)— в Красной книге СССР. См. рис. 3 в табл. 13, а также при ст. *Стелющиеся растения*.

МОЗАЗА́ВРЫ (Mosasauridae), семейство вымерших гигантских мор. ящериц. Известны из верхнего мела всех материков (исключая Антарктиду), в СССР найдены в Европ. части, на Кавказе, в Казахстане. Дл. до 12 м. Голова и туловище удлинённые. Мощные челюсти с крупными острыми зубами. Парные конечности ластовидные, с увеличенным числом фаланг, без когтей, хвост длинный, сжатый с боков. М.— хищники мелководных морей, питались в осн. рыбой, нек-рые — моллюсками, иглокожими и др. беспозвоночными. Самые крупные М.— представители рода тилозавров (*Tylosaurus*). Руководящие ископаемые верхнего мела.



Скелет тилозавра *Tylosaurus proriger* (реконструкция).

МОЗАИЦИ́ЗМ, мозаичность [от слова мозаика (франц. mosaïque, от лат. musivum, греч. muséion, букв. — посвящённое музам)], явление, отражающее присутствие у многоклеточного организма клеток разного генотипа (исключая половые клетки в процессе мейоза). Такие организмы наз. мозаиками или химерами. Осн. причины М. — мутации, включая полиплоидию, и рекомбинация в митотически делящихся клетках. М. может быть связан также с наличием в пределах одной клетки различающихся между собой органоидов одного типа и их неравновероятным распределением в дочерние клетки при делении, напр. распределение разных хлоропластов в случае пестролистности у растений. Частный случай М.— *гинандроморфизм*. Генетический М. обнаружен и у человека — разл. пигментация радужной оболочки глаз (напр., один глаз карий, другой — голубой), кожи и волос (пегость и т. п.). В мед. генетике наиб. изучен хромосомный М. (напр., мозаичная форма болезни Дауна), при к-ром группа клеток организма имеет аномальное число или структуру хромосом. М. можно считать и искусств. объединение групп клеток или органов: трансплантацию, прививки у растений, объединение групп бластомеров, полученных от разных зигот.

М. используют для анализа мутаций, рекомбинаций, особенностей развития организмов и др. процессов. Аналогом М. у нек-рых микроорганизмов (напр., дрожжей) являются колонии генотипически разл. клеток, полученные при делении одной исходной клетки.

В эмбриологии животных существует понятие «мозаичные яйца», отражающее высокую степень дифференцировки цитоплазмы яйца. В этом случае выявляются биохимич., физиол. и даже морфологич. отличия разл. зон яйца. Этот тип М. характерен для нек-рых систематич. групп животных и не является генетическим.

МОЗАИ́ЧНАЯ ЭВОЛЮ́ЦИЯ, неодинаковый темп преобразования разл. органов при становлении новых групп организмов высокого ранга. М. э.— следствие независимости, в известной степени свойственной эволюции отд. структур и функций. В результате возникают смешанные формы, обладающие «мозаикой» признаков. Напр., у гоминид рано сформировавшийся комплекс признаков, связанных с прямохождением, сочетался со сравнительно небольшим объёмом мозга и рукой, во многом сохранявшей «обезьяньи» черты. Принцип М. э. сформулировал в 1954 Г. де Бир на основе анализа строения археоптерикса, к-рому присущи признаки и пресмыкающихся, и птиц. Ранее (в 1919) Д. Уотсон установил мозаичность в строении сеймурии, близкой к предкам пресмыкающихся. А. Л. Тахтаджян (в 1954) для разл. уровня дифференциации разных органов предложил термин «*гетеробатмия*». Принцип М. э. в той или иной степени осуществляется в филогенезе всех организмов.

МОЗГ, центральный отдел нервной системы у животных и человека, обеспечивающий регуляцию всех жизненных функций организма, в т. ч. и высшую нервную деятельность, а у человека — и психич. функции, включая мышление. Подробнее см. *Центральная нервная система*, *Головной мозг*, *Спинной мозг*.

МОЗГОВО́Й ГОРМО́Н, проторакотропный гормон, вырабатывается нейросекреторными клетками мозга насекомых; запасается и выделяется кардиальными или прилежащими телами под действием разл. стимулов. Стимулирует синтез и выделение экдизона проторакальными железами. По химич. природе — полипептид, мол. м. у тутового шелкопряда — ок. 4400, у табачного бражника — 2500. Механизм действия М. г. окончательно не установлен.

МОЗГОВО́Й ЧЕ́РЕП, мозговая коробка, осевой череп, нейрокраниум (neurocranium), отдел черепа, продолжающий кпереди осевой скелет туловища (позвоночник) и вмещающий головной мозг, органы обоняния и слуха, отчасти защищающий также органы зрения. Разделяется на отделы — задний (хордальный), развивающийся вокруг переднего конца хорды, и передний (прехордальный), или трабекулярный. У кистепёрых рыб прехордальный и хордальный отделы остаются разделёнными пожизненно, у всех остальных рыб и наземных позвоночных они сливаются на ранних стадиях развития. У большинства групп позвоночных в хрящевом дне, в затылочной и боковых стенках М. ч. формируются замещающие окостенения (сфеноиды, этмоиды, ушные и затылочные кости). Хрящевая крышка М. ч. почти никогда не бывает полной. Сверху М. ч. закрывают накладные кости дерматокраниума: носовые, лобные, теменные. Накладные кости развиваются также и по дну М. ч. (сошники, парасфеноид). У совр. круглоротых и хрящевых рыб М. ч. хрящевой.

МОЗГОВЫ́Е ОБОЛО́ЧКИ (meninges), соединительнотканные мембраны, окружающие головной и спинной мозг у позвоночных и защищающие его от механич. повреждений. Однослойная первичная М. о. характерна для большинства рыб. У наземных позвоночных она дифференцируется на твёрдую и мягкую, к-рая у млекопитающих разделяется на паутинную и вторичную мягкую (сосудистую) М. о. Самая наруж. из них — твёрдая М. о.— выстилает внутр. поверхность черепа и позвоночного канала; расщепляясь на листки, образует венозные синусы. Расположенная кнутри от твёрдой и плотно прилегающая к ней паутинная М. о.— тонкая; в полости черепа прилежит к поверхности извилин коры больших полушарий. Мягкая М. о.— тонкая, двуслойная, непосредственно покрывающая поверхность голов-

ного и спинного мозга и плотно соединённая с ней; богата кровеносными сосудами, питающими мозг. Содержит также сплетения капилляров, служащие для всасывания ликвора. При участии паутинной и мягкой М. о. формируются сосудистые сплетения желудочков. Пространства между М. о. заполнены мозговой жидкостью.

МОЗГОВЫ́Е ПУЗЫРИ́, расширения головного отдела нервной трубки у зародышей позвоночных. После замыкания (на стадии *нейруляции*) нервной пластинки в трубку в её переднем отделе образуются три М. п.: первичный передний мозг, средний мозг и первичный задний, или ромбовидный, мозг. В дальнейшем (у человека на 6 й нед. эмбриогенеза) передний и задний М. п. делятся каждый на две части. Так возникают пять М. п., преобразующихся в ходе развития в конечный мозг, промежуточный мозг, средний мозг, задний мозг и продолговатый мозг. Полости М. п. преобразуются в полости головного мозга.

МОЗЖЕЧО́К (cerebellum), отдел головного мозга позвоночных, часть заднего мозга. Расположен над продолговатым мозгом и варолиевым мостом. Участвует в координации движений, регуляции мышечного тонуса, в сохранении позы и равновесия тела. М. появляется у круглоротых в виде пластинки, функционально связанной с вестибулярным органом и боковой линией. Он достигает значит. размеров у рыб, менее развит у земноводных, сильно разрастается у птиц и особенно у млекопитающих. М. состоит из коры, к-рая имеет единый план строения у всех позвоночных и представлена неск. слоями нервных клеток, и ядер, впервые появляющихся в М. земноводных. Развитие двигат. активности сопровождается расширением связей М. со спинным мозгом и с передними отделами головного мозга. Для М. млекопитающих характерно наличие развитых полушарий, расположенных по бокам от ср. части — червя. Поверхность М. у них имеет складчатое строение, что ведёт к значит. увеличению его площади (у кошки ок. 100 см^2, у человека ок. 1500 см^2). Размеры М. находятся в прямой зависимости от размеров тела животного и сложности его двигат. активности. В М. млекопитающих различают медиальную область (червь и фастигиальные ядра), филогенетически наиб. древнюю, преим. связанную с вестибулярным аппаратом, спинным мозгом и каудальными отделами ствола мозга, промежуточную (медиальная область полушарий М. и промежуточные — у приматов шаровидные и пробковидные — ядра), связанную с красными ядрами среднего мозга и сенсомоторной областью коры больших полушарий, и латеральную (латеральная область полушарий и зубчатые ядра), связанную через таламус с сенсомоторной и др. областями коры больших полушарий. Латеральная область наиб. развита у приматов. Связь М. с др. отделами ЦНС осуществляется посредством нервных волокон, образующих три пары ножек М. Афферентные импульсы поступают в М. от всех центров, связанных с управлением движением, а также от проприоцепторов, вестибулярных, зрительных, слуховых и тактильных рецепторов.

В М. происходит выделение наиб. существенной информации о положении и тонусе мышц, характере выполняемых движений и о работе двигат. центров. На основании получаемой информации М. управляет сигналами, поступающими по нисходящим трактам от головного мозга к спинному, согласует разл. двигат. акты, а также приспосабливает двигат. реакции организма к условиям внеш. среды. От большинства др. двигат. центров М. отличается тем, что его поражения сопровождаются нарушением координации движений и не ведут к общему параличу двигат. активности или к выпадению к.-л. класса движений (за исключением нек-рых вестибулярных рефлексов). См. рис. при ст. *Головной мозг*.

● Фанарджян В. В., О нейронной организации эфферентных систем мозжечка, Л., 1975; Аршавский Ю. И., Гельфанд И. М., Орловский Г. Н., Мозжечок и управление ритмическими движениями, М., 1984.

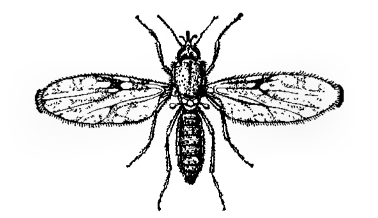
МОЗОЛЕНО́ГИЕ (Tylopoda), отряд млекопитающих, близкий к нотоунгулятам. На ступнях подушкообразные мозолистые утолщения (отсюда назв.). 2 сем., в т. ч. 1 совр.— верблюдовые. Иногда М. включают как подотряд в отр. парнокопытных.

МОЗО́ЛИ, локальное утолщение рогового слоя эпидермиса кожи, предохраняющее её от повреждений. Имеются у нек-рых млекопитающих, в т. ч. верблюдов, бородавочников, мн. приматов, на подошвах ног человека.

МОЗО́ЛИСТОЕ ТЕ́ЛО (corpus callosum), совокупность нервных волокон, соединяющих кору обоих больших полушарий головного мозга у плацентарных млекопитающих и человека. Волокна М. т. (комиссуральные) идут гл. обр. поперечно, связывая симметричные участки полушарий, а также дают коллатерали (ассоциативные волокна) к отделам полушария той же стороны. М. т. осуществляет обмен нервной импульсацией между обоими полушариями, что обеспечивает их координированную работу (напр., усиливает их функциональную асимметрию). М. т.— важная система переработки информации в механизмах обучения. Повреждение М. т. может привести к глубоким нервным и психич. расстройствам.

МО́ЙВЫ (*Mallotus*), род морских стайных рыб сем. корюшковых. Чешуя мелкая. Ниж. челюсть выдаётся вперёд. Зубы мелкие. Дл. до 22 см, масса до 17 г. Самцы крупнее самок. Хорошо выражен половой диморфизм — основание анального плавника у самцов вздуто. Единств. вид — мойва (*M. villosus*). Обитает в сев. частях Атлантич. и Тихого океанов и в Сев. Ледовитом ок. Половая зрелость на 2—3-м году. Нерест от весны до осени, на песчаных отмелях и банках, на глуб. от 5—10 до неск. сотен м. Плодовитость от 6 до 40 тыс. икринок, икра донная, клейкая. Питаются мелкими ракообразными. Объект промысла. См. рис. 27, 28 в табл. 34.

МОКРЕЦЫ́ (Ceratopogonidae), семейство комаров. Дл. 0,5—4 мм, тело горбатое, хоботок длинный, крылья часто пятнистые, покрыты чешуйками. Ок. 4 тыс. видов, распространены широко; в СССР — св. 500 видов. Самки мн. видов (роды *Culicoides*, *Lasiohelea*, *Leptoconops*) сосут кровь теплокровных животных и человека, нек-рые высасывают гемолимфу насекомых. Самцы и у ряда видов самки питаются нектаром растений. Личинки живут в пресной и солоноватой воде среди растений, в иле, песке, а также во влажной почве, лесной подстилке, муравейниках; питаются детритом, водорослями, мицелием низших грибов, мёртвыми мелкими животными, есть хищники, высасывающие нематод, мелких личинок насекомых и др. Кровососущие М., многочисленные в тайге,— один из компонентов гнуса; нападают в утренние и вечерние часы; могут переносить возбудителей разл. болезней (онхоцеркоз, гемоспоридиоз, филяриатозы, японский энцефалит, туляремия).



Жгучий мокрец (*Culicoides pulicaris*).

● Гуцевич А. В., Кровососущие мокрецы (Ceratopogonidae), Л., 1973 (Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 3, в. 5).

МОКРИ́ЦА, звездчатка средняя (*Stellaria media*), однолетнее растение рода звездчатка. Стебли сильно ветвящиеся, слабые, полегающие, укореняющиеся в узлах. Распространена почти по всему земному шару, но гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария. Злостный сорняк, преим. овощных культур. С весны до осени даёт 2 (реже 3) поколения; продолжает развитие и зимой, под снегом, часто образуя клейстогамные цветки. Одно растение даёт до 15—25 тыс. семян, сохраняющих всхожесть до 8 лет. Размножается также укоренением лежачих побегов (сорванные и брошенные при прополке растения легко укореняются). Иногда вызывает отравления и гибель кр. рог. скота и лошадей. Корм для свиней и домашних птиц.

МОКРИ́ЦЫ (Oniscoidea), подотряд равноногих ракообразных. Дл. 1—50 мм. Ок. 1000 видов, распространены повсеместно, в СССР — в осн. в Ср. Азии, на Кавказе, в Крыму. Большинство видов приспособилось к жизни на суше. Предпочитают места с повышенной влажностью (отсюда назв.). Активны ночью. В дневное время прячутся в убежищах. Норы обитающей в пустыне М. *Hemilepistus cristatus* достигают глуб. 1 м. Нек-рые М. дышат кислородом, растворённым в тонком слое влаги, покрывающей жаберные листочки, у других имеются приспособления для дыхания атм. воздухом. Наиб. примитивные М. связаны с водной средой: виды рода *Ligia* живут на мор. берегах и могут длительное время находиться под водой, М. рода *Ligidium* обитают в ручьях и ключах. Почти все М. растительноядные. Почвообразователи; нек-рые повреждают с.-х. культуры, особенно в парниках.

МОКРУ́ХА (*Gomphidius*), род грибов сем. мокруховых (Gomphidiaceae), порядка агариковых. Плодовые тела мясистые, покрытые толстым слоем слизи. У молодых грибов край шляпки соединён с ножкой слизисто-паутинистым частным покрывалом. Пластинки нисходящие. 3—4 вида. Распространены в Евразии, в СССР — в Европ. части, на Алтае, в Сибири. Наиб. известна М. еловая (*G. glutinosus*), с куполовидной или распростёртой тёмно-пурпурно-коричневой гладкой шляпкой диам. 5—12 см. Ножка часто утолщённая или суженная книзу. Растёт в еловых лесах с августа по сентябрь. Съедобна.

МОЛЕКУЛЯ́РНАЯ БИОЛО́ГИЯ, изучает осн. свойства и проявления жизни на молекулярном уровне. Важнейшими направлениями в М. б. являются иссле-

дования структурно-функциональной организации генетического аппарата клеток и механизма реализации наследственной информации (молекулярная генетика), исследование мол. механизмов взаимодействия вирусов с клетками (молекулярная вирусология), изучение закономерностей иммунных реакций организма (молекулярная иммунология), исследование появления разнокачественности клеток в ходе индивидуального развития организмов и специализации клеток (М. б. развития) и т. д. М. б. выделилась из биохимии и сформировалась как самостоятельная наука в 50-х годах. Рождение М. б. часто относят к 1953, когда была опубликована работа Дж. Уотсона и Ф. Крика о пространственной структуре молекулы ДНК (т. н. двойной спирали), причём биол. функция этой молекулы была увязана с её химич. строением (ещё в 1944 О. Эйвери с сотр. установил, что ДНК является носителем наследств. информации). В становлении М. б. сыграли большую роль идеи и методы классической генетики, микробиологии, вирусологии, использование достижений точных наук — физики, химии, математики, кристаллографии, особенно рентгеноструктурный анализ). Осн. объектами исследования в М. б. являются вирусы, в т. ч. бактериофаги, клетки и субклеточные структуры (ядра, митохондрии, рибосомы, хромосомы, клеточные мембраны), а также макромолекулы (белки, нуклеиновые к-ты).

Наиб. крупные достижения М. б.— расшифровка структуры нек-рых белков и установление связи между их структурой и функцией (М. Перуц, Дж. Кендрю, Ф. Сенгер, К. Анфинсен и др.), определение структуры и механизма биол. функции нуклеиновых к-т и рибосом (Дж. Уотсон, Ф. Крик, Р. Холли и др.), расшифровка генетич. кода (М. Ниренберг, С. Очоа), открытие обратной транскрипции (Х. Темин, Д. Балтимор), механизма осн. этапов биосинтеза белковой молекулы (Ф. Крик, Ф. Жакоб, Ж. Моно) и нуклеиновых к-т (А. Корнберг, С. Очоа), установление структуры вирусов и механизмов их репликации, разработка методов генетической инженерии (П. Берг, В. Арбер, Г. О. Смит, Д. Натанс), синтез гена (Х. Корана) и др.

Сов. учёным принадлежит формулирование принципа матричного синтеза биополимеров (Н. К. Кольцов), формирование основ совр. биоэнергетики и механохимии (В. А. Энгельгардт), доказательство существования ДНК у высших растений (Н. А. Белозерский), создание вирусогенетич. теории возникновения рака (Л. А. Зильбер), установление последовательности нуклеотидов в транспортной РНК (А. А. Баев), открытие и изучение информосом (А. С. Спирин) и др.

М. б. имеет важное практическое значение в развитии с. х-ва (направленное и контролируемое изменение наследственного аппарата животных и растений для получения высокопродуктивных пород и сортов), микробиологической промышленности (бактериальный синтез биологически активных полипептидов и белков, аминокислот и др.) и как теоретич. основа разл. разделов медицины (вирусология, иммунология и др.). Перед М. б. стоят задачи решения проблем мол. основ злокачественного роста, предупреждения наследственных заболеваний, выяснения молекулярных основ катализа, действия гормонов, токсич. и лекарственных веществ, познания механизмов памяти, природы нервных процессов. Большое значение приобретает развитие генной инженерии, позволяющей целенаправленно оперировать генетич. аппаратом животных организмов. М. б. вместе с биохимией, биофизикой, биоорганической химией часто объединяют в одно общее направление — физико-химическую биологию.

● Бреслер С. Е., Молекулярная биология, Л., 1973; Ашмарин И. П., Молекулярная биология, 2 изд., Л., 1977; Уотсон Дж., Молекулярная биология гена, пер. с англ., М., 1978; Зенгбуш П., Молекулярная и клеточная биология, пер. с нем., т. 1-3, М., 1982.

МО́ЛИ, общее название мн. семейств (до 40) низших бабочек. Мелкие формы с узкими бахромчатыми крыльями. Ок. 15 тыс. видов. Наиб. известно сем. настоящих М. (Tineidae); ок. 2000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 200 видов. Гусеницы живут в шелковинных трубках или чехликах на растит. и животных остатках, грибах, лишайниках; многие вредят продовольств. запасам (зерновая М.— *Nemapogon granellus*), портят шерсть, меха, перо (платяная М.— *Tineola bisselliella*, шубная М.— *Tinea pellionella* и др.). Горностаевые М. (Yponomeutidae) получили назв. за белую окраску с чёрным крапчатым рисунком у осн. рода; гусеницы — в паутиноподобных гнёздах на кустарниках и деревьях (иногда группами) или минируют листья и хвою, выедают почки и т. д.; хорошо известны яблонная М. (*Yponomeuta malinellus*) и плодовая (*Y. padellus*). Для выемчатокрылых М. (Gelechiidae) характерна глубокая вырезка под вершиной заднего крыла; гусеницы сплетают листья, нередко минируют их; живут в стеблях, плодах, иногда образуют стеблевые галлы; обычны зерновая М. (*Sitotroga cerealella*), хлопковая М., или розовый коробочный червь (*Pectinophora gossypiella*), персиковая М. (*Anarsia lineatella*). Узкокрылые М. (Momphidae), с очень узкими крыльями, по образу жизни близки к выемчатокрылым; отд. виды хищничают (за счёт кокцид). Зубатые М. (Micropterygidae) — самое архаичное сем. чешуекрылых, часто выделяемое в самостоят. подотряд и даже отряд. Ротовые органы у бабочек грызущие (питаются цветочной пыльцой); ноги у гусениц — на всех сегментах тела. Минирующие М. объединяют ряд семейств (Nepticulidae, Tischeriidae, Phyllocnistidae, Lyonetiidae, Gracillariidae и др.), среди к-рых — наиб. мелкие формы бабочек; гусеницы часто безногие, мины в листьях иногда сложные, обычно специфичны для вида. Молевидный облик имеют бабочки и ряда др. семейств. См. рис. 18 в табл. 27.

● Загуляев А. К., Настоящие моли (Tineidae), ч. 2—6, М.— Л., 1960—79 (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые, т. 4); Watson A., Whalley P. E. S., The dictionary of butterflies and moths in color, L., 1983.

МОЛЛИЕНЕ́ЗИИ (*Mollienesia*), род рыб сем. пецилиевых. Близки к меченосцам, от к-рых отличаются отсутствием «меча» у самцов, высоким спинным и более широким хвостовым плавниками. Дл. самцов 6—9 см, самок 12—15 см. Разнообразно окрашены. 8 видов, гл. обр. в юж. части Сев. Америки, в пресных и солоноватых водах. В природных популяциях *M. formosa* известны только самки, икру к-рых стимулирует к развитию сперма самцов др. видов (*гиногенез*), М. парусная (*M. velifera*), М. высокоплавничная (*M. latipinna*) и др. — популярные аквариумные рыбы. Самки рождают мальков регулярно через 4—6 нед. Выведено неск. декор. форм, в т. ч. бархатно-чёрная молли. Получены также формы с лировидным хвостом, вуалевидным спинным плавником и др. Скрещивание с гуппи даёт бесплодное потомство.

МОЛЛЮ́СКИ, мягкотелые (Mollusca), тип беспозвоночных животных. Возникли предположительно в докембрии; из нижнего кембрия уже известно неск. классов М. Произошли, вероятно, от малосегментных червеподобных предков (аннелид) или непосредственно от плоских червей (турбеллярий). М.— вторичнополостные, исходно билатерально-симметричные животные (у нек-рых симметрия вторично нарушена). Тело состоит из несегментированного туловища (лишь у части примитивных М. обнаруживаются признаки метамерии), головы и ноги; со спинной стороны покрыто раковиной (у нек-рых она недоразвита или отсутствует). Голова имеет рот, щупальца и часто глаза; иногда частично или полностью редуцирована. Нога — чаще на брюшной стороне, служит для ползания, но может превращаться в орган плавания или редуцироваться. Туловище (внутренностный мешок) окружено кожной складкой — мантией. Между мантией и туловищем в мантийной полости

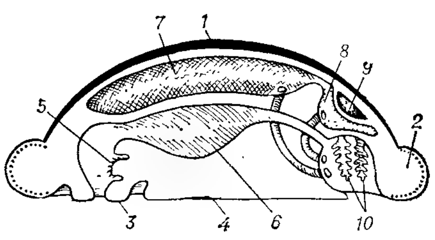


Рис. 1. Общая схема организации моллюска: *1* — раковина; *2* — мантия; *3* — головная лопасть; *4* — нога; *5* — радула; *6* — средняя кишка; *7* — гонада; *8* — перикард; *9* — сердце; *10* — ктенидии.

располагаются органы дыхания, нек-рые органы чувств, в неё открываются наруж. отверстия половых и выделительных органов и анальное отверстие. Сквозной кишечник М. состоит из 3 отделов — переднего, в к-ром расположена радула и в к-рый открываются протоки слюнных желёз, среднего — с желудком, в к-рый впадают протоки обычно парной пищеварит. железы («печени»), и заднего, открывающегося в мантийную полость. Органы дыхания — ктенидии; у наземных М. видоизменённая мантийная полость функционирует как лёгкое. Кровеносная система незамкнутая; сердце состоит из желудочка и 1—4 (чаще 2) предсердий. Органами выделения служат почки, исходно парные. Нервная система у примитивных М. состоит из окологлоточного нервного кольца и 4 продольных нервных стволов, на к-рых у высших М. формируется неск. пар ганглиев.

Все М. объединяются в 2 подтипа: боконервные (2 или 3 класса) и раковинные (5 классов). 130 тыс. совр. видов, в т. ч. в СССР — ок. 2000, и ок. 50 тыс. вымерших. Среди ископаемых М. наиб. известны головоногие.

Распространены по всему земному шару. Большинство обитает в морях (мн. в прибрежной зоне тропич. морей); сравнительно небольшое число видов — в солоноватых и пресных водах. На суше встречаются от тундры до тропиков. Образ жизни морских и пресноводных М.— в осн. донный — выработал у них разнооб-

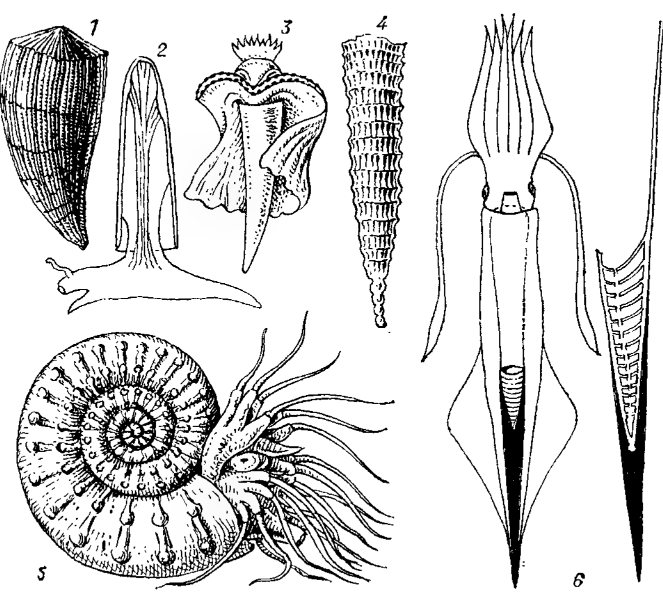


Рис. 2. Представители ископаемых моллюсков: *1* — рудистов (*Hippurites* sp.); *2* — ксеноконхий (*Xenoconchia* sp.), схема; *3* — хиолитов (*Hyolithes* sp.); *4* — тентакулитов (*Novakia* sp.); *5* — аммоноидей (*Peltoceras athleta*); белемнитов (*Belemnites* sp.), справа — ростр (схема).

разные жизненные формы и приспособления; они могут быть роющими, прикреплёнными и ползающими; детритофагами, хищниками и некрофагами; растительно- и всеядными соскребателями. Мн. виды брюхоногих (особенно пресноводных и наземных) являются промежуточными хозяевами паразитич. червей.

Размножение половое, есть раздельнополые и протандрические или одновременные гермафродиты. Оплодотворение наружное (у примитивных форм) или внутреннее (у высших). Раздельнополым М. часто свойствен половой диморфизм. Из оплодотворённого яйца выходит или личинка (трохофора, велигер), или сформировавшийся М. Личинки в осн. свободноплавающие, у нек-рых проходят стадию паразитирования на рыбах. У головоногих и нек-рых брюхоногих спариванию предшествует сложный ритуал ухаживания. Продолжительность жизни М.— от неск. месяцев до неск. десятков лет. Водные моллюски часто являются доминирующей группировкой донных биоценозов. М.— важный кормовой объект в питании промысловых беспозвоночных, рыб, нек-рых китов. Съедобные М. (устрицы, мидии, гребешки, кальмары, ахатины, виноградная улитка и др.) — традиционный объект промысла (ежегодно в мире добывают ок. 1,5 млн. т, по др. данным — 5 млн. т различных М.) и аквакультуры (мировая продукция составила в 1985 ок. 3,2 млн. т). Разл. виды морских жемчужниц являются объектом пром. разведения в Персидском зал., у о. Шри Ланка, у берегов Японии. С древности раковины М. использовались как украшения, в качестве денег, в культовых ритуалах, в декор.-прикладном искусстве. Нек-рые М. входят в обрастания; камнеточцы, корабельный червь могут повреждать морские суда, портовые и др. гидротехнич. сооружения; слизни, улитки и др. вредят с.-х. культурам. Из за перелова и разрушения местообитаний мн. виды нуждаются в охране, напр. нек-рые тридакны, ципреи, конусы и др. 19 видов М. в Красной книге СССР. См. табл. 31 и рис. 8—39 в табл. 32.

● Жадин В. И., Моллюски пресных и солоноватых вод СССР, М.— Л., 1952; Фауна СССР. Моллюски, т. 3, в. 4 6, т. 5, в. 1, М.— Л., 1962—80.

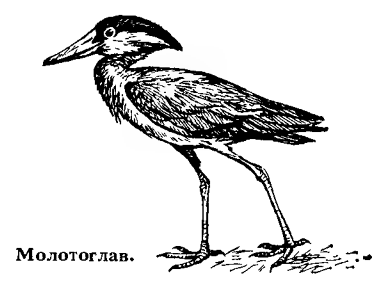
МОЛОДИ́ЛО, ж и в у ч к а (*Sempervivum*), род многолетних трав сем. толстянковых. Листья мясистые, очередные, нижние — в густой розетке. Нецветущие побеги в виде шаровидных розеток. Цветки 6—16-членные, обоеполые, желтоватые, розовые или пурпурные, в щитковидно-метельчатых соцветиях. Ок. 30 видов, в Европе (преим. на юге), Зап. Азии, 1 вид — в Сев. Африке (Атлас). Растут б. ч. в горах, по каменистым местам; размножаются гл. обр. посредством столонов; после плодоношения растения отмирают. В СССР 15 видов, в Европ. части и на Кавказе. В Европ. части по сухим песчаным местам, гл. обр. в борах, растут М. русское (*S. ruthenicum*) и М. отпрысковое (*S. soboliferum*). Последний вид часто выделяют в род *Jovibarba*. Мн. виды разводят как декоративные. См. рис. 2 при ст. *Толстянковые*.

МОЛО́ЗИВО (colostrum), секрет молочных желёз, образующийся в последние дни беременности и в первые дни после родов. М.— желтоватая, густая, вязкая жидкость с солоноватым вкусом и специфич. запахом. В отличие от молока, М. имеет повышенную кислотность, содержит больше белков (гл. обр. альбуминов и глобулинов), жиров, минер. веществ и витаминов, меньше сахаров. По набору и сочетанию питат. веществ М. обладает высокой биол. ценностью и калорийностью, что совершенно необходимо для нормального развития новорождённых. Иммунные тела М. создают пассивный иммунитет у новорождённых. Под влиянием систематич. опорожнения молочных желёз при сосании или доении М. постепенно превращается в молоко. У большинства млекопитающих молозивный период продолжается от 2—3 до 7—10 сут.

МОЛО́КИ, сперма у рыб с наруж. осеменением; иногда М. наз. целые семенники этих рыб. Цвет — молочно-белый (отсюда назв.). Сперматозоиды в М. неподвижны. Объём М. у щуки ок. 0,1 л, карпа 0,1—0,3 л, осетра 0,5 л; в 1 мл М. осетра содержится 2—3 млрд. сперматозоидов, щуки — 14 млрд., карпа — 28 млрд. М. содержат высокопитат. белки и используются для получения нек-рых лекарств. препаратов. У рыб с внутр. осеменением (акулы, нек-рые костистые) сперматозоиды образуют скопления — сперматофоры или спермоцейгмы. М. используются в рыбоводстве для искусств. осеменения рыб.

МОЛОКО́, секрет молочных желёз, вырабатываемый в период лактации и предназначенный для вскармливания детёнышей. В состав М. входят более 100 разл. компонентов: вода, белки (казеин, сывороточные белки), молочный сахар (лактоза), молочный жир, минер. вещества (в т. ч. микроэлементы), витамины, ферменты, гормоны, иммунные тела. Не к-рые из осн. компонентов М. (казеин, лактоза) ни в каких др. природных продуктах не встречаются. Состав М. у разных видов млекопитающих неодинаков, что связано с потребностями развивающегося новорождённого в тех или иных компонентах М., скоростью роста детёнышей и с экологич. факторами. М. ряда домашних животных — ценный пищ. продукт.

МОЛОТОГЛА́ВОВЫЕ, т е н е в ы е п т и ц ы (Scopidae), семейство аистообразных. Единств. вид — молотоглав (*Scopus umbretta*). Дл. ок. 55 см. Клюв сжат с боков. На затылке длинный хохол; голова напоминает молот (отсюда назв.). Распространён в тропич. Африке, на Мадагаскаре и на Ю.-З. Аравийского п-ова. Обитает в лесах по берегам рек. Крытые трёхкамерные гнёзда диам. до 1,5 м, с узким входом, строит из сучьев, земли и травы в развилках деревьев или в расселинах скал. В кладке 3—6 яиц. Питается водными животными.



Молотоглав.

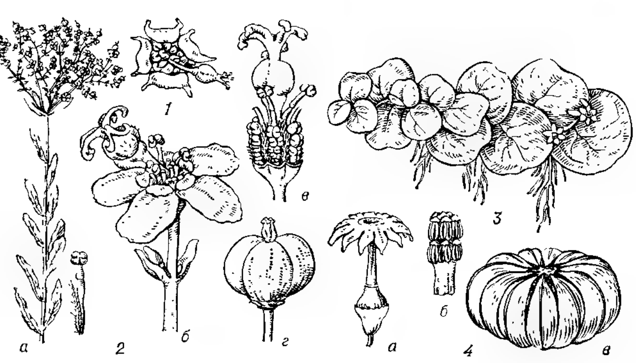
МОЛОТОГОЛО́ВЫЕ АКУ́ЛЫ, а к у л ы - м о л о т ы (Sphyrnidae), семейство рыб. Дл. обычно до 3,5—4 м при массе ок. 450 кг, у гигантской акулы молота (*Sphyrna mokarran*) — до 6 м. Голова уплощена, с двумя большими боковыми выростами, напоминает молот, на краях выростов — глаза и большие ноздри. 7 видов, преим. в тропич. океанич. водах. Обыкновенная акула-молот (*S. zygaena*) заходит в умеренные воды, иногда встречается в Японском м. М. а.— обитатели пелагиали и прибрежий, встречаются в солоноватых водах. Живородящие или яйцеживородящие, у разных видов от 6 до 40 детёнышей. Питаются крупными донными беспозвоночными, кальмарами и рыбами. Объект промысла. Крупные особи опасны для человека. См. рис. 1 в табл. 38А.

МОЛОТО́ЧЕК (malleus), слуховая косточка среднего уха млекопитающих; передаёт звуковые колебания от барабанной перепонки к наковальне и стремечку. В филогенезе возникает из сочленовной кости ниж. челюсти пресмыкающихся. Форма, масса и подвижность М. значительно варьируют — у землероек и летучих мышей он срастается с наковальней в единый комплекс, у кротов — облегчён за счёт образования обширных пустот и истончения костных стенок. См. рис. при ст. *Ухо*.

МОЛО́ХИ (*Moloch*), род ящериц сем. агамовых. Дл. до 22 см. Внеш. вид необычен: широкое и уплощённое туловище, покрыто изогнутыми, разной величины роговыми шипами, образующими над глазами и на затылке подобие рогов. Окраска тела коричнево-жёлтая и охристых тонов, с тёмными полосами; меняется в зависимости от колебаний темп-ры окружающей среды. Единств. вид рода — австралийский М. (*M. horridus*), обитает в песчаных пустынях Австралии. Питается преим. муравьями. Активен днём. Самка откладывает в нору 3—8 яиц. См. рис. 19 в табл. 42.

МОЛОЧА́Й (*Euphorbia*), род растений сем. молочайных. Содержат млечный сок (отсюда назв.). Многолетние травы, кустарники (часто суккулентные, кактусовидные), реже древовидные формы. Цветки в соцветиях — циатиях, образующих часто зонтиковидное соцветие. Ок. 2000 видов, преим. в тропиках и субтропиках, а также в умеренных поясах. В СССР — св. 200 видов, гл. обр. в Ср. Азии и на Кавказе; растут б. ч. по сухим горным склонам. М. лозный (*E. virgata*) и М. острый (*E. esula*) растут по лугам, кустарникам, по чаще на залежах, засоряют посевы. Мн. виды ядовиты. Млечный сок тропич. и субтропич. М. используют в медицине, ветеринарии, парфюмерии. М. часто разводят в оранжереях и комнатах, а также в открытом грунте. Эндемик Предкавказья М. остроконечный (*E. aristata*) — в Красной книге СССР.

МОЛОЧА́ЙНЫЕ, порядок (Euphorbiales) и семейство (Euphorbiaceae) двудольных растений. Деревья, кустарники и травы, часто содержащие млечный сок. Листья б. ч. очередные, с прилистниками. Цветки, как правило, однополые, безлепестные, иногда без околоцветника. Гинецей обычно паракарпный; завязь верхняя.



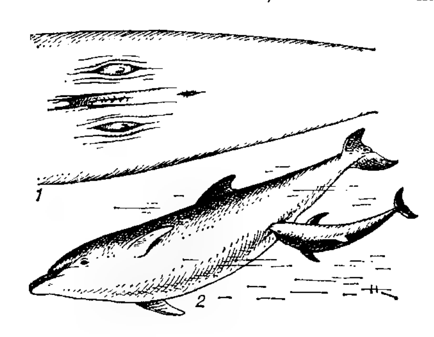
Молочайные: *1* — молочай изменчивый (*E. commutata*), циатий (вид сверху); *2* — молочай венчиконосный (*E. corollata*), *а* — цветущий побег, *б* — циатий, *в* — он же с удалённой обёрткой, *г* — плод; *3* — филлантус плавучий (*Phyllanthus fluitans*); *4* — хура взрывающая (*Hura crepitans*), *а* — женский цветок, *б* — андроцей, *в* — плод-регма.

Плод — чаще коробочка. Семена с обильным эндоспермом (реже без него). 4 сем.: М., дихапеталовые (Dichapetalaceae) и др. В сем. М. цветки б. ч. в колосовидных или головчатых соцветиях или в т. н. циатиях, имитирующих отд. обоеполые цветки. Опыление насекомыми, иногда птицами или ветром. Плод — дробная коробочка (регма), при созревании нередко с шумом растрескивается, далеко разбрасывая семена; иногда плод костянковидный. Семена у многих М. имеют придаток — карункулу и разносятся муравьями, реже — птицами или рукокрылыми. Ок. 300 родов, объединяющих св. 7,5 тыс. видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках, реже в умеренных поясах; в СССР 11 родов (ок. 250 видов). Среди М. — каучуконосные (гевея), масличные (тунг, клещевина), смолоносные (кротон), пищевые (маниок), плодовые (виды филлантуса — *Phyllanthus* и др.), лекарственные (виды молочая, кротон, секуринега, клещевина) растения. Нек-рые М. (молочай, пролесник, тунг и др.) ядовитые. Многие разводят как декоративные.

МОЛО́ЧНАЯ КИСЛОТА́, $CH_3CH(OH)COOH$, монокарбоновая оксикислота. Обнаружена в тканях животных, растений, а также в микроорганизмах. В значит. кол-вах накапливается при молочнокислом брожении (при скисании молока, квашении капусты, солении овощей, созревании сыра, силосовании кормов). Соли М. к. — лактаты — конечные продукты анаэробного распада гликогена или глюкозы; образуются при восстановлении пирувата, катализируемом ферментом лактатдегидрогеназой. При интенсивной работе мышц концентрация лактата резко повышается в мышцах и крови и может достигать 100 мг%. В печени лактат вновь превращается в глюкозу, к-рая частично окисляется, а частично идёт на синтез гликогена (см. *Кори цикл*, *Глюконеогенез*).

МОЛОЧНОКИ́СЛЫЕ БАКТЕ́РИИ, возбудители молочнокислого брожения. Факультативные анаэробы, бесспоровые грамположительные палочки и кокки. Используют в качестве источника энергии углеводы, к-рые сбраживают до молочной к-ты. Развиваются только на сложных питат. средах. Встречаются в молоке и молочных продуктах, на растениях и разлагающихся растит. остатках, в кишечнике человека и животных. Гомоферментативные М. б. расщепляют сахара с образованием гл. обр. молочной к-ты, применяются для приготовления кисломолочных продуктов (*Streptococcus lactis*, *Lactobacillus bulgaricus* и др.), пром. получения молочной к-ты (*L. delbrüeckii*). Гетероферментативные М. б. сбраживают углеводы до молочной и уксусной к-т, CO_2, иногда до этанола. Участвуют в процессах силосования кормов, квашения капусты (*L. plantarum* и др.), используются для получения декстранов (*Leuconostoc mesenteroides*), из к-рых готовят заменитель плазмы крови.

МОЛО́ЧНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, млечные железы (glandulae mammariae, mammae), органы жен. особей млекопитающих, секретирующие молоко в период лактации. У муж. особей М. ж. остаются в течение жизни в рудиментарном состоянии. Закладываются М. ж. в ранний период эмбриогенеза в виде парных утолщений эпителия (т. н. молочных линий), к-рые проходят вдоль брюшной поверхности зародыша. Позднее молочные линии распадаются на узелки (молочные точки), из к-рых в зависимости от вида животного развиваются или множеств. железы по всей длине брюшной поверхности (свиньи), или происходит смещение почек и преимуществ. развитие получают грудные М. ж. (слоны) или паховые (лошади). К моменту рождения М. ж. развиты относительно слабо, наибольший их



Расположение сосков у кита в специальных мышечных карманах (*1*), кормление молоком детёныша у китообразных под водой (*2*).

рост и развитие происходят под регулирующим влиянием нервной системы и эндокринных желёз при половом созревании, наступлении беременности и последующей лактации.

М. ж. — дольчатые альвеолярные железы с ветвящимися мелкими и крупными выводными протоками и концевыми (секреторными) отделами — аденомерами, эпителиальные клетки к-рых вырабатывают молоко. Выводные протоки, объединяясь, открываются наружу в области соска. Аденомеры (альвеолы) и мелкие выводные протоки покрыты миоэпителием, способным к сокращению. Между дольками в соединительнотканных прослойках к альвеолам и протокам подходят кровеносные и лимфатич. сосуды и нервные волокна. Почти у всех млекопитающих М. ж. — парные органы. Наиб. примитивны М. ж. у клоачных — у них нет сосков, а выводные протоки от отд. долек железы открываются на брюшной стенке в области т. н. железистого поля (молоко стекает по волосам и слизывается детёнышем). У сумчатых соски М. ж. открываются в выводковую сумку. У китообразных соски находятся в особых карманах в паховой области, мощная мускулатура к-рых сжимает М. ж. и молоко сильной струёй (диам. до 1 см) выбрасывается в воду. Изменяться может как число М. ж. (от 2 до 20), так и способность секретировать молоко определённого качеств. состава. См. также *Лактация*.

МОЛО́ЧНЫЕ ЗУ́БЫ (dentes lactei), первая генерация зубов у млекопитающих животных и человека. М. з. обычно выпадают, сменяясь постоянными зубами (дифиодонтизм).

МОМО́ТОВЫЕ (Momotidae), семейство ракшеобразных. Дл. 17—47 см. Края клюва зазубрены. Опахала пары средних рулевых перьев в предвершинной части оголены (птицы сами их ощипывают). В окраске преобладает зелёный цвет в сочетании с синим, рыжим и чёрным. 6 родов, 8 видов, в тропич. лесах Центр. и Юж. Америки, синегорлый момот (*Aspatha gularis*) живёт в горных дубово-сосновых лесах на С. Центр. Америки и на Ю. Мексики на выс. до 3000 м. Гнёзда в норах (глуб. до 2—3 м и более). В кладке 3—4 яйца. Питаются насекомыми, мелкими позвоночными, плодами.

МОНА́ШЕНКА (*Lymantria monacha*), бабочка сем. волнянок. Крылья в размахе

35—55 мм. В лесной и лесостепной зонах Евразии (к С. до 58° с. ш.). Лёт в июле—сентябре. Яйца (300 и более) откладывает кучками в трещины и неровности коры. Зимуют гусеницы в оболочке яйца. Для гусениц старших возрастов характерно светлое пятно на спине. Питаются хвоей и листьями лесных пород; повреждают гл. обр. ель, сосну, лиственницу, меньше — бук, граб, дуб. При благоприятных условиях может давать вспышки массового размножения, длящиеся 7—8 лет. См. рис. 10 в табл. 27.

МОНИТО́РИНГ (от лат. monitor — тот, кто напоминает, предупреждает), комплексная система наблюдений, оценки и прогноза изменений состояния биосферы или её отд. элементов под влиянием антропогенных воздействий. М. может быть локальным, региональным и глобальным. В М. состояние биосферы характеризуется геофизич., физико геогр., геохимич., биол. параметрами. Напр., биологический М. на изменения окружающей среды возможен по функциональным (прирост биомассы в единицу времени, скорость поглощения разл. веществ растениями и животными) и структурным (численность и состав видов, общая биомасса и др.) биол. признакам. Интенсивно развивается М. загрязнения окружающей природной среды: в воздухе более 450 городов СССР постоянно определяются пыль, окислы серы, азота, углерода и пр., более 5000 пунктов наблюдений расположены на реках, озёрах и водохранилищах, в почвенном покрове на больших площадях определяются пестициды, тяжёлые металлы и пр. Важную роль в М. имеет глобальная система биосферных заповедников. В службе М. растёт роль дистанц. и автоматич. методов наблюдений (данные из труднодоступных мест передаются по радио, через спутники и т. п.). Система М. является информационной, она не включает управление качеством окружающей природной среды.

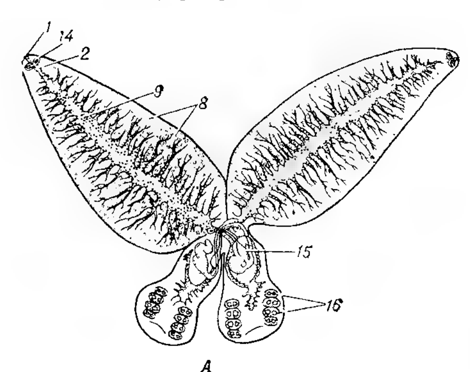
● Осуществление в СССР системы мониторинга загрязнения природной среды, Л., 1978; Израэль Ю. А., Экология и контроль состояния природной среды, 2 изд., М., 1984; Мэннинг У. Д., Федер У. А., Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений, пер. с англ., Л., 1985.

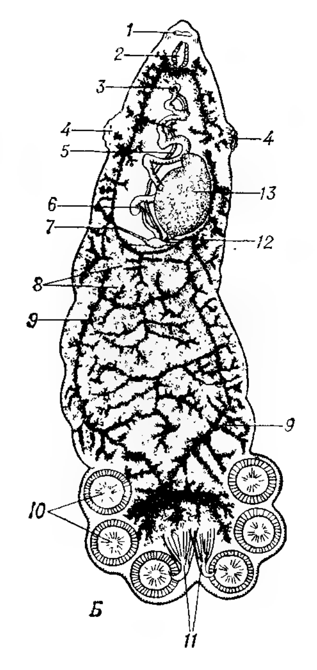
МОНО... (от греч. mónos — один, единый, единственный), часть сложных слов, означающая «одно», «едино» (напр., *монофагия*).

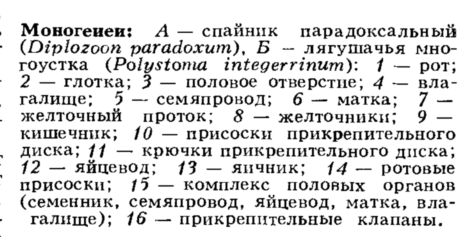
МОНОАМИНОКСИДА́ЗА, фермент класса оксидоредуктаз; катализирует окислит. дезаминирование моноаминов. Локализована во внеш. мембране митохондрий клеток животных и участвует в деградации биогенных аминов. Простетич. группа М.— ФАД, связанный ковалентно с белком. Для активности М. важны сульфгидрильные группы (-SH), к-рые, однако, не входят в активный центр фермента. Различия в свойствах ферментных систем дезаминирования аминов (по субстратной специфичности, отношению к ингибиторам — 8-оксихинолину, нек-рым алкалоидам) у разных видов животных и в разных тканях привели к представлению о множественности М. Выделить индивидуальные М. пока не удалось.

МОНОГА́МИЯ (от *моно...* и *...гамия*), форма отношений между полами у животных, при к-рой один самец за сезон спаривается с одной самкой. Как правило, при М. самец принимает участие в воспитании потомства. У млекопитающих М. встречается гораздо реже, чем *полигамия*. Сравнительно устойчивые пары формируются у волка, лисицы, барсука (обычно на 1 сезон) и человекообразных обезьян (на неск. лет); напр., у гиббонов моногамная семья устойчива и занимает определённую территорию. Половой диморфизм у моногамов выражен слабее, чем у полигамов. У птиц М. распространена широко. Лебеди, аисты, орлы, грифы образуют пары на неск. лет, иногда на всю жизнь, гуси — на сезон. Среди выводковых птиц встречается как М., так и полигамия. В процессе эволюции М. развивалась как более специализированное по сравнению с полигамией явление. Инстинкт к спариванию с одной самкой иногда теряется при одомашнивании. Напр., лисица в природе моногамна, но на звероферме самец может спариваться с неск. самками. В пределах вида могут быть переходы от М. к полигамии (бобры). М. встречается и у насекомых (напр., жуки-короеды); к моногамным относят также виды насекомых, к-рые в силу биол. особенностей спариваются только один раз (напр., медоносная пчела).

МОНОГЕНЕ́И, моногенетические сосальщики, многоустки (Monogenea), класс плоских червей. Дл. от долей мм до 2—3 см. Эктопаразиты, обитают гл. обр. на поверхности тела и в жабрах рыб; реже эндопаразиты, живущие во внутр. органах земноводных и пресмыкающихся (черепах). На заднем конце тела прикрепит. диск, вооружённый набором прикрепит. органов (крючков, присосок, разл. типа клапанов). Рот на переднем конце. Кишечник мешковидный или ветвистый. Выделит. система — протонефридиальная, с боковыми выделит. порами. Гермафродиты, с совокупит. органом типа пениса, часто снабжённым иглами и крючьями. Обычно яйцекладущи, реже яйцеживородящи или живородящи (сем. Gyrodactylidae). Жизненный цикл без чередования поколений [исключение — лягушачья многоустка (*Polystoma integerrinum*)]. Свободноплавающая личинка, вооружённая 10—16 крючьями, заражает нового хозяина. 2 подкласса: низшие М. (Polyonchoinea) и высшие М. (Oligonchoinea). Ок. 2000 видов. Ряд видов — паразиты молоди рыб и могут вызывать её гибель, особенно в прудовых х-вах.







Моногенеи: *А* — спайник парадоксальный (*Diplozoon paradoxum*), *Б* — лягушачья многоустка (*Polystoma integerrinum*): *1* — рот; *2* — глотка; *3* — половое отверстие; *4* — влагалище; *5* — семяпровод; *6* — матка; *7* — желточный проток; *8* — желточники; *9* — кишечник; *10* — присоски прикрепительного диска; *11* — крючки прикрепительного диска; *12* — яйцевод; *13* — яичник; *14* — ротовые присоски; *15* — комплекс половых органов (семенник, семяпровод, яйцевод, матка, влагалище); *16* — прикрепительные клапаны.

МОНОГЕНИ́ЗМ (от *моно...* и греч. génos — род, происхождение), система взглядов, согласно к-рой все существующие расы человека — это внутривидовые подразделения единого вида *Homo sapiens*, образовавшиеся в результате заселения человеком разных геогр. зон земного шара. М. подтверждается множеством антропологич. фактов и прежде всего тем, что все расы человека при смешении дают плодовитое потомство. На позициях М. стоит большинство совр. учёных. См. также *Полигенизм*.

МОНОКАРПИ́ЧЕСКИЕ РАСТЕ́НИЯ (от *моно...* и греч. karpós — плод), цветут и плодоносят раз в жизни, после чего обычно погибают. Одно- и двулетние растения, из многолетних — нек рые виды зонтичных, агавовых, бамбуков, пальм и др. Многолетние М. р. в течение мн. лет — от 3—10 у зонтичных и до 50—60 у агавы — накапливают запасные вещества, поэтому цветоносные побеги у них мощные и дают много цветков и плодов. Ср. *Поликарпические растения*.

МОНОНУКЛЕОТИ́ДЫ, нуклеозидмонофосфаты, соединения, построенные из азотистого основания (пуринового или пиримидинового), углевода (рибозы или дезоксирибозы) и одного остатка фосфорной к-ты. Мономеры, из к-рых состоят нуклеиновые к ты и предшественники этих к т. Играют важную роль в обмене веществ и энергии; разл. М. входят в состав коферментов и служат веществами-аккумуляторами энергии. См. также *Нуклеотиды*.

МОНО́НХИ, однозубы (*Mononchus*), род почвенных нематод из отр. Dorylaimida подкласса аденофорей. Дл. до 2 мм. Обширная ротовая полость имеет крупный зуб. Хищники. Питаются гл. обр. личинками др. нематод (*M. papillatus* за день съедают св. 80 личинок галловой нематоды). Ок. 70 видов, распространены всесветно. Перспективны для биол. борьбы с нематодами — паразитами с. х. растений.

МОНОПЛАКОФО́РЫ (Monoplacophora), класс наиб. примитивных раковинных моллюсков. Долгое время были известны только по ископаемым остаткам (с кембрия до девона). В 1952 был описан первый совр. вид М.— *Neopilina galatheae*. Известно 8 совр. видов из 4 родов. Вымершие виды группируются в 3 отряда. Тело покрыто колпачковидной или плоскоспи-

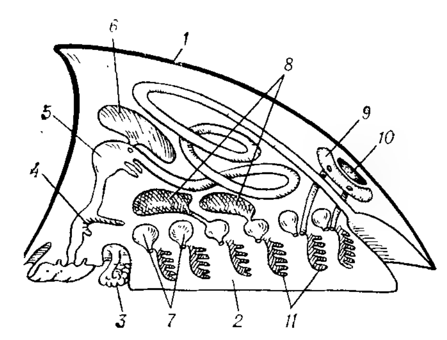


Схема организации моноплакофор: *1* — раковина; *2* — нога; *3* — послеротовые щупальца; *4* — радула; *5* — желудок; *6* — печень; *7* — почки; *8* — гонады; *9* — перикард; *10* — сердце; *11* — жабры.

ральной (у вымерших) раковиной. Имеется от 1 до 8 пар мышц-ретракторов, втягивающих тело в раковину. В мантийной борозде 5—6 пар перистых жабр (у нек-рых вымерших предположительно 1—2). В отличие от др. моллюсков, у современных М. 6 пар почек. Сердце из 2 желудочков и 2 пар предсердий. Кровеносная система не замкнута. Имеется статоцист. Раздельнополы, половых желёз 2 пары. Донные животные (на глуб. 200—700 м). См. рис. 1 в табл. 31.

МОНОПО́ДИЙ (от *моно...* и греч. pús, род. падеж podós — нога), осевой орган растения (ствол, ветвь, стебель, корневище, корень), образованный в результате деятельности одной верхушечной меристемы, напр. ствол пальмы, стебель подсолнечника. В разветвлённой моноподиальной системе побегов или корней каждая ось — моноподий: главная и соподчинённые ей боковые (ствол и ветви хвойных, корневище и цветоносные побеги вороньего глаза, главный и боковые стебли большинства однолетников, главный и боковые корни). См. также *Ветвление*.

МОНОСАХАРИ́ДЫ, простые сахара, одна из осн. групп углеводов. Представляют собой обычно полиоксиальдегиды (альдозы) или полиоксикетоны (кетозы). Углеродная цепь может содержать 3 и более атомов углерода (триозы, тетрозы, пентозы, гексозы и т.д.). Существуют в ациклич. и циклич. формах (фуранозной или пиранозной). Наиб. распространённые М.— D-глюкоза, D-галактоза, D-фруктоза, D-ксилоза, L-арабиноза. Кроме карбонильной и гидроксильных групп в молекулу М. могут входить вместо OH группы атом водорода (дезоксисахара), аминогруппа NH_2 (аминосахара), меркаптогруппа SH (тиосахара), —COOH при C_6 (уроновые к-ты) и т. д. М. могут обладать разветвлённым скелетом, иметь дополнит. кислородный цикл, двойную углерод-углеродную связь и т. д. В природе М. в свободном виде встречаются редко (кроме D-глюкозы и D-фруктозы). Входят в состав олиго- и полисахаридов, смешанных биополимеров (гликопротеидов, гликолипидов и др.) в качестве мономеров, связанных друг с другом и с неуглеводным компонентом молекулы гликозидной связью. Производные М. активно участвуют в метаболизме живой клетки. С их многочисл. превращениями связаны обеспечение клетки энергией, детоксикация и вывод ядовитых веществ, биосинтез аминокислот и сложных биополимеров. Центр. путь биосинтеза М. в живых клетках — *глюконеогенез*. Фото- и хемоавтотрофы способны также к восстановлению CO_2 с образованием глюкозы. В клетках гетеротрофных организмов источником глюкозы могут быть продукты превращения аминокислот, молочной к-ты и др. соединения.

МОНОСО́МИЯ (от *моно...* и *сома*), отсутствие в хромосомном наборе диплоидного организма одной из гомологичных хромосом; частный случай *анеуплоидии*. М. в норме встречается у самцов нек-рых кузнечиковых, имеющих только одну половую хромосому.

МОНОСПЕРМИ́Я (от *моно...* и *сперма*), оплодотворение яйцеклетки одной муж. гаметой. М.— самый обычный способ оплодотворения, вследствие к-рого яйцеклетка оказывается невосприимчивой к др. гаметам. В очень редких случаях у цветковых растений яйцеклетка может оплодотворяться двумя спермиями (диспермия).

МОНОФА́ГИЯ (от *моно...* и *фагия*), существование животного (монофага) за счёт единств. вида пищи; крайняя степень специализации в питании, вид *стенофагии*. Чаще встречается в группах с большим числом видов, особенно у насекомых, нек-рых червей, ракообразных и моллюсков; очень редка у позвоночных. М. отмечена у растительноядных насекомых (напр., нек-рые короеды, листоблошки, тли), а также у паразитич. видов (напр., нематода *Cystoopsis acipenseris* живёт лишь в стерляди, моногенея *Anchylodiscus siluri* найдена только у сома). М. встречается у кровососущих насекомых, напр. у вшей. Среди позвоночных М. наблюдается у нек-рых фитофагов, напр. пальмовый гриф (*Gypohierax angolensis*) питается плодами масличной пальмы, мн. колибри сосут нектар цветков только определённых видов растений. Ср. *Полифагия*.

МОНОФИЛИ́Я (от *моно...* и греч. phýlon — племя, род, вид), происхождение группы организмов от общего предка; один из осн. принципов эволюции органич. мира. Классич. понимание М. подразумевает возникновение таксона любого ранга от единств. родоначального вида на основе *дивергенции* или *адаптивной радиации*, при этом филогенез изображается в виде родословного древа. Широкое распространение в филогенезе разл. групп организмов явлений эволюц. *параллелизма* затрудняет практич. использование классич. концепции М. в систематике, поскольку границу между предковым и дочерним таксонами зачастую пересекают неск. параллельно эволюционирующих филетич. линий, общий предок к-рых существовал на более ранних этапах филогенеза. Этот частный случай М. наз. иногда парафилией. Дж. Симпсон (1960) предложил рассматривать таксон как монофилетический, если он происходит одним или неск. корнями от одного таксона более низкого ранга (т. е. тип — от класса, класс — от отряда, отряд — от семейства и т. д.). По этому определению, напр., класс млекопитающих, возникший неск. линиями от отряда терапсид, является монофилетическим. Ср. *Полифилия*.

МОНОХА́ЗИЙ (от *моно...* и греч. chásis — разделение), цимозное соцветие с верхушечным цветком на гл. оси, ниже к-рого на боковой оси (перерастающей главную), развивается один цветок, зацветающий позднее. В простом М., напр. у ветреницы, от гл. оси отходит одна боковая ось (второго порядка); в сложном М., напр. у гладиолуса,— оси третьего, четвёртого порядка и т. д. Разновидности М.— *завиток* и *извилина*. См. рис. при ст. *Соцветие*. Монохазием наз. также симподиальный осевой орган, у к-рого при каждом перевершинивании развивается только одна замещающая ось (напр., корневище купены).

МОНОЦЕНТРИ́ЗМ (от *моно...* и лат. centrum — средоточие, центр), концепция о происхождении человека совр. типа (неоантропа), ещё не дифференцированного на расы в ограниченной области земного шара (вероятно, в Передней Азии) от одной или неск. групп палеоантропов. Согласно М., разл. расы человека возникли позднее в результате расселения неоантропа из области своего первоначального происхождения на обширные территории земного шара. Согласно концепции «широкого М.», область возникновения неоантропа была сравнительно большой территорией, вероятно включавшей С. и С.-В. Африки, Ю. и Ю.-В. Европы, Переднюю, Среднюю и часть Юж. Азии. Ср. *Полицентризм*.

МОНОЦИ́ТЫ (от *моно...* и *...цит*), одна из форм незернистых лейкоцитов (агранулоцитов). Диам. 12—20 мкм. Ядро бобовидное. В цитоплазме — мелкие плотные зёрнышки (лизосомы) и небольшие округлые митохондрии. Развиваются из стволовых кроветворных клеток костного мозга. М. способны к фагоцитозу и, выселяясь из крови в ткани, превращаются в макрофагов, напр. при воспалении. У человека в норме М. составляют 3—11% общего кол-ва лейкоцитов.

МОРДО́ВНИК (*Echinops*), род растений сем. сложноцветных. Травы б. ч. с колючими листьями и прямостоячими стеблями. Многочисленные цветки (одноцветковые корзинки) собраны на общем, часто шаровидном ложе соцветия. Ок. 125 видов, в Евразии и Африке; в СССР — ок. 60 видов, преим. по сухим открытым местам в Ср. Азии и на Кавказе. Размножаются вегетативно и плодами — семянками. Семена содержат алкалоид эхинопсин (сходен по действию со стрихнином). Хорошие медоносы; нек-рые виды разводят как декоративные. Мордовник зайсанский (*E. saissanicus*), редкий узкоэндемичный вид (Зайсанская котловина),— в Красной книге СССР.

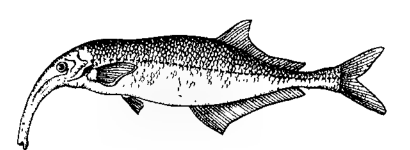
МОРЖ (*Odobenus rosmarus*), млекопитающее отр. ластоногих. Единств. вид в роде и семействе, с 3 подвидами. Дл. до 410 см, масса до 2000 кг. Голова спереди тупо срезана, по бокам морды по 300—350 вибрисс. Ушных раковин нет. Клыки верхней челюсти дл. 60—80 см (у самок тоньше и короче) направлены вниз. На толстой коже много складок. Ласты оканчиваются кожной оторочкой, задние подгибаются под туловище и участвуют в передвижении по суше. Волосяной покров очень редкий, у новорождённых (дл. 120—140 см) — густой. Ареал — прибрежные воды Северного Ледовитого ок. и полярных о-вов, почти кругополярно; в СССР — Берингово, Чукотское, Восточно-Сибирское, Лаптевых, Карское, частично Баренцево моря. Совершает миграции. Питается гл. обр. донными моллюсками. Размножение на льдах. Беременность ок. 1 года. Лактация 2 года. Численность дальневост. подвида (*O. r. divergens*) ок. 200 тыс. особей (1983). Промысел разрешён только коренному на-

селению. Атлантич. подвид (*O. r. rosmarus*) — в Красной книге СССР, лаптевский подвид (*O. r. laptevi*) — в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 1—3 в табл. 40.

● Перри Р., Мир моржа, пер. с англ., Л., 1976.

МОРКО́ВЬ (*Daucus*), род растений сем. зонтичных. Двулетние, редко одно-, многолетние травы. Листья и листочки обёрток у зонтиков многократно перисторассечённые. Цветки протандричные; опыление перекрёстное. Ок. 60 видов, в Средиземноморье, на Ю. Европы, в Зап. и Ср. Азии, Африке, Австралии и Америке; в СССР 1 дикорастущий вид — М. дикая (*D. carota*), двулетник с тонким несъедобным корнем. Растёт в юж. р-нах на сухих местах (Европ. часть, Закавказье, Ср. Азия). Медонос. В культуре — двулетник с утолщённым сочным корнем (т. н. корнеплод) оранжевого, жёлтого, белого, розового и фиолетового цвета; нередко рассматривается как самостоят. вид — М. посевная (*D. sativus*). Оранжевые корни богаты провитамином А — каротином. Возделывают как пищевое и кормовое растение. Семена, особенно диких видов, имеют специфич. запах, богаты эфирными маслами. Родина — Юго-Зап. Азия и Средиземноморье. Начало культуры относят ко 2 в. до н. э., в Европе — с 14 в. н. э.

МОРМИРООБРА́ЗНЫЕ, клюворылообразные (Mormyriformes), отряд костистых рыб. Родственны араванообразным. Дл. от 8 до 150 см. Открытопузырные. Плавники без колючек. Спинной плавник один. Брюшные плавники обычно из 6—7 лучей (у гимнарховых брюшные, анальный и хвостовой плавники отсутствуют). Чешуя циклоидная, мелкая. Глаза развиты плохо. Рыло у многих удлинённое, клювовидное или хобото-



Гнатонемус (*Gnathonemus* sp.).

видное. Мозжечок сильно увеличен, у нек-рых М. его масса достигает 1/50 массы тела и сопоставима с массой мозжечка птиц и млекопитающих. Есть электрич. органы в мышцах хвоста. 2 сем.: клюворылые (Mormyridae) и гимнарховые (Gymnarchidae), 12 родов, ок. 110 видов, в пресных водах Африки. Питаются беспозвоночными и рыбой; электрич. органы используют для локации в мутной воде. Местный объект промысла.

МО́РОВЫЕ (Moridae), семейство рыб отр. трескообразных. Дл. 20—75 см. Обычно есть усик на подбородке. Спинных плавников 2, анальный — 1; есть хвостовой плавник. Выросты передней части плават. пузыря соединены со слуховыми капсулами черепа. Ок. 15 родов ок. 70 видов, во всех океанах, на глуб. 200—1500 м, иногда глубже. Придонные и пелагич. рыбы. Нек-рые имеют органы бактериального свечения на брюхе. Немногие, напр. лемонема,— объект промысла. См. рис. 3 при ст. *Трескообразные*.

МОРО́ЗНИК, зимовник (*Helleborus*), род растений сем. лютиковых. Многолетние травы с прикорневыми длинночерешчатыми листьями. Цветки крупные, правильные, протогиничные, чашелистики лепестковидные, зеленоватые, беловатые или пурпуровые; лепестки мелкие, жёлто-зелёные, трубчатые, преобразованные в нектарники. М. цветёт зимой и ранней весной; семена обычно не образуются из-за малочисленности в этот период насекомых-опылителей и частого вымерзания рылец. Размножаются гл. обр. вегетативно. Ок. 20 видов, на Ю. Европы, в Средиземноморье, Зап. Азии, в Зап. Китае, б. ч. в широколиств. лесах. В СССР — 5 видов, на З. Украины и на Кавказе. Ядовиты, содержат в корневищах гликозиды, используемые в медицине. Нек-рые М. разводят как декоративные. Кавказские виды М. сильно истребляются и запасы их как лекарств. сырья сокращаются, нуждаются в охране. См. рис. 6 в табл. 22.

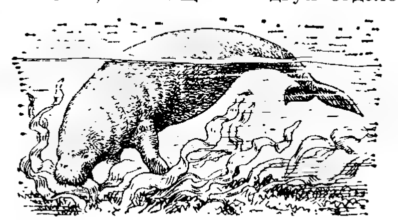
МОРО́ШКА (*Rubus chamaemorus*), растение рода рубус. Многолетняя трава выс. 5—20 см, с длинным ползучим корневищем. Листья почковидные, морщинистые, 5-лопастные. Цветки крупные, бе-

Морошка: слева — растение с плодом; справа — растение с цветком.

лые, одиночные, однополые (растения двудомные). Плод — оранжевая многокостянка. Размножение преим. вегетативное. Встречается гл. обр. в тундре, тайге, по сфагновым болотам, заболоченным местам. В СССР — в Европ. части, Сибири и на Д. Востоке. Плоды употребляют в пищу. Медонос.

МОРСКА́Я КАПУ́СТА, 1) народное назв. бурых водорослей из рода ламинария — ламинарии японской (*Laminaria japonica*), ламинарии сахаристой (*L. saccharina*). 2) Цветковое растение, один из видов *катрана*.

МОРСКА́Я КОРО́ВА, стеллерова корова (*Hydrodamalis gigas*), млекопитающее сем. дюгоневых. Открыта в 1741 и описана Г. Стеллером (спутником В. И. Беринга). Истреблена к 1768. Дл. 7,5—10 м, масса до 4 т. Туловище массивное, кожа грубая, складчатая. Хвостовой плавник двухлопастный. Передние конечности, состоящие из двух отделов,



заканчиваются кожистым образованием, напоминающим копыто. Губы двойные. Зубы отсутствуют; на нёбе и ниж. челюсти ребристые роговые пластины. Была распространена у Командорских о-вов. Обитала на мелководьях с обильной водной растительностью. Малопуглива, медлительна. Держалась семьями, собиравшимися в стада. Самка рождала одного детёныша, вероятно, раз в 2 года.

МОРСКИ́Е А́НГЕЛЫ, рашплевые (Squatinidae), семейство рыб отр. скватинообразных (Squatiniformes). Дл. до 2,5 м, масса до 70 кг. Тело в передней части широкое, уплощённое. Рыло закруглённое; грудные плавники увеличены, особенно в передней части. 1 род с 11 видами, в умеренных и субтропич. океанич. водах. В морях СССР М. а. нет. Обитают у дна, на небольших глубинах, часто зарываются в песок. Хищники и бентофаги. Яйцеживородящие, самка европейского М. а. (*Squatina squatina*) рождает до 25 детёнышей. См. рис. 2 в табл. 38А.

МОРСКИ́Е БЛЮ́ДЕЧКИ, три семейства (Patellidae, Tecturidae, Lepetidae) переднежаберных моллюсков, обладающих колпачковидной раковиной (диам. до 25 см). Распространены в морях Мирового ок. Почти все — протандрические гермафродиты. Оплодотворение наружное. Обитают от супралиторали до батиали (до 1200 м). Плотность поселения нек-рых видов (напр., *Collisella dorsuosa*), обитающих на литорали (Юж. Приморье), достигает 700 экз./м² при биомассе 25 г/м². Нек-рые крупные виды съедобны. См. рис. 6 в табл. 31.

Назв. «М. б.» используют также для обозначения жизненной формы представителей нек-рых др. семейств совр. переднежаберных и лёгочных моллюсков, вымерших брюхоногих и моноплакофор.

МОРСКИ́Е ДРАКО́НЧИКИ, рыбы-змейки (Trachinidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. до 35—45 см. Тело удлинённое, чешуя мелкая. Рот направлен косо вверх, глаза на верх. стороне головы. Спинных плавников 2. На жаберной крышке длинный острый шип. На нём и на шипах 1-го спинного плавника продольные борозды, у основания к рых — ядовитые железы. 1 род, 5 видов; 4 вида у берегов Европы и Зап. Африки и 1 вид у берегов Чили. В водах СССР 1 вид — большой дракончик, или морской скорпион (*Trachinus draco*), в Чёрном м., изредка в Балтийском м. Обитают на мелководье, часто зарываются в грунт. Питаются мелкими рыбами и беспозвоночными. Половая зрелость на 3 м году, нерест летом, икра мелкая, пелагическая. Плодовитость 9—75 тыс. икринок. Самые ядовитые рыбы умеренных вод (действие яда сходно со змеиным, в тяжёлых случаях укол может быть гибельным для человека). Мясо М. д. съедобно.

МОРСКИ́Е ЕЖИ́ (Echinoidea), класс иглокожих. Тело шарообразное, дисковидное (морской доллар) или сердцевидное, покрыто панцирем из сросшихся известковых пластинок с многочисл. иглами и педицелляриями. Диам. панциря от 2—3 мм до 30 см. В ископаемом состоянии известны с ордовика. Раздельнополые, яйца вымётывают в воду, развитие с плавающей личинкой — эхиноплутеусом. Нек-рые живородящие. Многие, т. н. правильные (ротовое отверстие в середине ниж. поверхности тела), М. е. питаются водорослями, к-рые соскабливают с субстрата зубами спец. жеват. аппарата — аристотелева фонаря. У неправильных (ротовое отверстие впереди ниж. поверхности тела) М. е. его нет, и они питаются детритом. Ок. 2 тыс. вымерших и ок. 800 совр. видов, широко распространённых в океанах и морях от литорали до глуб. 7 км. В морях СССР — ок. 50 видов. Донные, ползающие или зарывающиеся животные. М. е. служат пищей крабам, донным рыбам, ластоногим, каланам, морским птицам. Нек-рые мелководные М. е.— объект промысла (икра).

Мелководные тропич. М. е. рода *Diadema* опасны для человека, т. к. уколы их тонких зазубренных игл дл. до 25 см болезненны. Яйца нек-рых видов М. е.— классич. объект эмбриологич. исследований. См. рис. 10—13 при ст. *Иглокожие*.

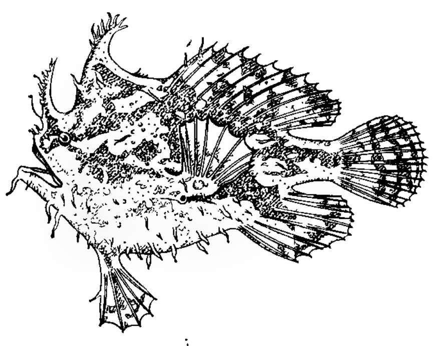
МОРСКИ́Е ЖЁЛУДИ, два подотряда (Balanomorpha и Verrucomorpha) усоногих раков отр. торациковых (Thoracica). Тело без стебелька, заключено в пластинчатую известковую раковину-домик (выс. до 20 см). Верх. пластинки могут раздвигаться, при этом грудные ноги высовываются и М. ж. загоняют ими в домик воду с пищ. частицами. Перепончатым или обызвествлённым дном домик прикрепляется к субстрату. Селятся на прибрежных камнях и скалах, в т. ч. и на расположенных выше уровня воды, довольствуясь лишь её брызгами во время прибоя. Ок. 400 видов. Отдельные виды живут на значит. глубине, нек-рые прикрепляются к водным животным, в т. ч. к коже китов. Большинство гермафродиты. М. ж.— осн. компонент обрастания днищ судов, разл. гидротехнич. сооружений, неводов и ставных сетей. Личинки М. ж. составляют иногда значит. часть прибрежного планктона и поедаются рыбами, а взрослые М. ж. ряда видов (напр., *Balanus psittacus*, *B. nubilis*) употребляются в пищу человеком. См. рис. 7 при ст. *Ракообразные*.

МОРСКИ́Е ЗА́ЙЦЫ, а п л и з и и (*Aplysia*), род заднежаберных моллюсков отр. Anaspidea. Тело (дл. до 40 см) ярко окрашено: по тёмно-фиолетовому или охряно-жёлтому фону разбросаны круглые белые пятна. На голове 2 пары щупалец, из к-рых задняя по форме напоминает заячьи уши (отсюда назв.). По бокам ноги кверху приподнимаются боковые лопасти, служащие для плавания. У взрослых особей раковина представлена тонкой пластинкой и прикрыта мантией, у молодых она ещё несёт следы спиральной закрученности. В мантийной полости расположены железы, выделяющие при раздражении окрашенную (пурпурную или белую) ядовитую жидкость. Ок. 35 видов, в тропич. и субтропич. морях. В СССР отсутствуют. Гермафродиты, в копуляции часто участвуют неск. особей, образующих цепочку. Растительноядные, пищу глотают целиком, измельчая её в мускулистом желудке, выстланном твёрдыми пластинками. Крупные нейроны М. з.— объект нейрофизиол. исследований. См. рис. 7 при ст. *Брюхоногие*.

МОРСКИ́Е ЗВЁЗДЫ (Asteroidea), класс иглокожих. Известны с ордовика. Тело б. ч. в виде пятилучевой, иногда многолучевой (до 50 лучей) звезды или пятиугольника, диам. от 1 см до 1 м. Многие ярко окрашены. Скелетные пластинки кожи с шипами, иглами, иногда педицелляриями. Вдоль борозды на ниж. стороне каждого луча расположены 2 или 4 ряда многочисл. амбулакральных ножек (см. *Амбулакральная система*). Хорошо развита способность к регенерации утраченных частей тела. 3 вымерших и 8 совр. отрядов, св. 1500 видов; в морях СССР— св. 150 видов. Широко распространены на дне океанов и морей от литорали до глуб. 10 км. Взрослые ползают по поверхности дна или закапываются в песок и ил. Большинство раздельнополые. Развитие обычно со свободноплавающими личинками — бипиннарией и брахиолярией, нек-рые живородящие. Питаются гл. обр. моллюсками и др. донными беспозвоночными; нек-рые глубоководные — грунтоеды. При массовом размножении нек-рые мелководные М. з., напр. астериасы, могут уничтожать промысловых моллюсков, терновый венец — рифообразующие кораллы. См. также *Бризингиды*. См. рис. 3—5 при ст. *Иглокожие*.

МОРСКИ́Е ЗМЕ́И (Hydrophiidae), семейство змей. Дл. до 2,75 м. Задняя часть туловища и хвост веслообразно сжаты с боков. Голова покрыта крупными щитками, маленькая. Зрачок круглый. Клапаны в ноздрях препятствуют проникновению воды в носовую полость. 16 родов, ок. 50 видов (по др. данным, ок. 100), в тропич. водах Индийского и Тихого океанов. Подолгу остаются под водой (кислород усваивают через оболочку ротовой полости, богатую кровеносными сосудами). Питаются преим. рыбами, чаще угреобразными, нек-рые — икрой рыб. Большинство яйцеживородящие. Самки рождают 1—2 крупных детёныша в воде, лишь немногие М. з. производят потомство на суше. Яд в неск. раз токсичнее, чем у наземных змей, и по действию сходен с ядом кобры. На людей в воде нападают редко. В СССР (в Японском м.) по одному разу обнаружены двуцветная пеламида (*Pelamys platurus*) и большой плоскохвост (*Laticauda semifasciata*). См. рис. 13 в табл. 43.

МОРСКИ́Е КЛО́УНЫ, к л о у н о в ы е (Antennariidae), семейство рыб отр. удильщикообразных. Некрупные рыбы. Тело сжато с боков. Рот верхний. Колючий спинной плавник с 3 лучами. Грудные и брюшные плавники в виде подвижных конечностей, приспособленных для ползания. Окраска у многих яркая и пёстрая, приспособительная, может изменяться, тело часто покрыто кожными выростами, способствующими маскировке. 9 родов, ок. 60 видов, в тёплых водах всех океанов. Хищники-засадчики. Обычны среди коралловых рифов и скоплений водорослей. Характерный представитель — саргассовый морской клоун (*Histrio histrio*), дл. до 18 см, живёт среди плавучих саргассов.



Морской клоун *Antennarius histrio*.

МОРСКИ́Е КОНЬКИ́, несколько родов рыб сем. игловых. Дл. от 4 до 20 см. Тело напоминает фигуру шахматного коня с наклонённой к туловищу головой и сворачивающимся хвостовым отделом. У самца в задней части хвоста расположена выводковая камера, в к-рую самка откладывает икру. Ок. 30 видов, во всех морях. В СССР — 2 вида: черноморский М. к. (*Hippocampus guttulatus*), в Чёрном и Азовском морях, и японский М. к. (*H. japonicus*), в Японском м. Нерест весной. Самцы вынашивают от 100 до 200 икринок. Планктофаги. Держатся в зарослях подводной растительности, обладают способностью маскироваться под субстрат. См. рис. 2 при ст. *Колюшкообразные*.

МОРСКИ́Е КО́ТИКИ, два рода ушастых тюленей. Род северных М. к. (*Callorhinus*) представлен единств. видом — северным М. к. (*C. ursinus*). Дл. самцов до 2 м, масса до 250 кг. Новорождённые (дл. 60—70 см) чёрные, взрослые самки серовато-коричневые, взрослые самцы (секачи) тёмно-бурые. Ареал — сев. часть Тихого ок.; в СССР — у Юж. Сахалина, вост. берегов Камчатки, Курильских и Командорских о-вов. В период размножения (летом) образует береговые лежбища. В гареме на 1 самца приходится 15—20 (до 50) самок. Совершает регулярные дальние миграции. В связи с интенсивным промыслом ради ценного меха численность в 19 в. резко сократилась. В 1957 заключена Международная конвенция (СССР, США, Канада и Япония) о сохранении котиков сев. части Тихого ок. Численность восстановилась, ок. 2 млн. особей (1970-е гг.), в водах СССР — 400—500 тыс. Объект промысла — молодые самцы. Род южных М. к. (*Arctocephalus*) представлен 6 видами (иногда выделяют до 9). Ареал — умеренные и умеренно-холодные воды Юж. полушария, к Ю. почти до 60° ю. ш.; 1 вид на Галапагосских о-вах. Мех менее ценный, чем у сев. М. к. Ведётся промысел. 3 вида в Красной книге МСОП. См. рис. 7—9 в табл. 40.

МОРСКИ́Е ЛЕЩИ́ (Bramidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Тело высокое, дл. 50—70 см (редко до 120 см), масса до 6 кг. Спинной и анальный плавники очень длинные. 9 родов, 10—15 видов, во всех океанах от тропич. до умеренной зоны; в СССР 2 вида — атлантический М. л. (*Brama brama*), у Мурманского побережья Баренцева м., и японский М. л. (*B. japonica*), у вост. берегов Камчатки. Пелагич. рыбы открытого океана. Питаются ракообразными и рыбой. Объект промысла.

МОРСКИ́Е ЛИ́ЛИИ (Crinoidea), класс иглокожих. Свободноподвижные (бесстебельчатые) или прикреплённые (стебельчатые) донные животные, напоминающие цветок. Тело в виде чашечки, в центре к-рой находится рот. От чашечки отходит венчик из 5 перистых, б. ч. ветвящихся лучей. От основания чашечки у стебельчатых отходит прирастающий ко дну членистый стебелёк дл. до 1 м, а у бесстебельчатых — многочисл. подвижные отростки — цирры, служащие для передвижения по субстрату и временного прикрепления к нему. Бесстебельчатые М. л. часто пёстро и ярко окрашены, способны ползать и плавать; размах лучей до 90 см. Совр. М. л. (ок. 700 видов; в т. ч. ок. 550 бесстебельчатых) относятся к подклассу Articulata, известному с триаса. Неск. подклассов достигли расцвета и вымерли в палеозое. Ископаемых видов св. 5000, известны с нижнего ордовика. Развитие с плавающей личинкой долиолярией и прикреплённой стебельчатой стадией. Питаются мелкими планктонными организмами и детритом, улавливаемыми расправленным против течения венчиком лучей и их придатков — пиннул, к-рые образуют сложную ловчую сеть. Стебельчатые М. л. обычно глубоководные (на глуб. до 10 км), бесстебельчатые наиб. разнообразны на тропич. мелководьях. См. рис. 1, 2 при ст. *Иглокожие*.

МОРСКИ́Е ЛИСИ́ЦЫ (Alopiidae), семейство акул отр. ламнообразных (Lamniformes). Дл. до 6 м, масса до 450 кг. Характерная особенность М. л.— огромный хвостовой плавник, примерно равный длине туловища. 1 род, 3 вида, в тропич. и субтропич. водах всех океанов. Обык-

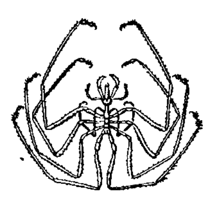
новенная М. л. (*Alopias vulpinus*) в тёплое время проникает в умеренные воды. Питается массовыми стайными рыбами и кальмарами, иногда поедает птиц, сидящих на воде. Хвост М. л. использует для оглушения добычи, вспугивания и концентрации стай рыб, на к-рых затем нападает. Яйцеживородящие, самка рождает 2—4 акулят дл. до 1,5 м. Глубоководная М. л. (*A. superciliosus*) отличается большими глазами. М. л.— второстепенный объект промысла. Для человека не опасны. Иногда М. л. наз. шиповатого ската (*Raja clavata*) из сем. Rajidae. См. рис. 7 в табл. 38А.

МОРСКИ́Е ЛИСИ́ЧКИ, агоновые (Agonidae), семейство рыб отр. скорпенообразных. Тело заключено в панцирь из продольных рядов костных пластинок, сильно сужено к хвосту. Дл. тела 10—20 см, редко до 40 см. Ок. 30 родов, ок. 50 видов, большинство — в сев. части Тихого ок., 4 вида — в Сев. Атлантике, 2 вида — в Юж. полушарии. В СССР — св. 25 видов в дальневост. морях и 3 вида в северных. Прибрежные донные рыбы. Нерест летом и осенью, реже весной. Икра донная. Бентофаги. Хоз. значения не имеют.

МОРСКИ́Е ЛЬВЫ, четыре рода сем. ушастых тюленей. В роде *Zalophus* единств. вид — калифорнийский, или северный, М. л. (*Z. californianus*). Дл. 200—250 см, масса 200—300 кг. Морда заострённая. Окраска тёмно-бурая. У самцов на шее грива. 3 подвида: *Z. c. californianus* — у Тихоокеанского побережья США (от Калифорнии до Британской Колумбии), *Z. c. wollebaecki* — у Галапагосских о-вов, *Z. c. japonicus* — у берегов Японии и Корейского п-ова. Японский М. л., возможно, полностью истреблён, в воды СССР ранее заходили лишь отдельные особи; в Красной книге МСОП. 2 других подвида относительно малочисленны, добыча не производится. 3 рода М. л. обитают в Юж. полушарии: род *Neophoca* (с единств. видом — австралийский М. л.— *N. cinerea*) — в прибрежных водах Австралии, род *Phocarctos* (с единств. видом — новозеландский М. л. — *Ph. hookeri*) — у берегов Нов. Зеландии, род *Otaria* (с единств. видом — южный М. л.— *O. byronia*) — у берегов Юж. Америки и ряда о-вов Антарктики (по Перуанскому течению поднимается к С. до Галапагосских о-вов). Численность невысока. Промысловое значение невелико. См. рис. 5, 6 в табл. 40.

МОРСКИ́Е О́КУНИ (*Sebastes*), род рыб семейства скорпеновых. Дл. от 20 см до 1 м, иногда св. 1 м. Спинной плавник разделён выемкой, в передней его части 13—16 колючих лучей. В анальном плавнике 3 колючих луча. Жаберная крышка с шипами. Глаза большие. Окраска тела от розовой до ярко-красной. Св. 100 видов, 4 из них — в сев. части Атлантич. ок., остальные — в сев. части Тихого ок. Из североатлантич. видов наиб. обычны золотистый окунь (*S. marinus*) и клювач (*S. mentella*), в СССР — в Баренцевом и, редко, в Белом морях, на глуб. 150—400 м, клювач — до глуб. 1000 м. В прибрежьях дальневост. морей СССР 4—5 видов, в т. ч. жёлтый окунь (*S. trivittatus*), трезубцевый окунь (*S. schlegeli*). Живородящие, самки М. о. вымётывают до 2 млн. личинок. Плодовитость золотистого окуня до 350 тыс. личинок. Нерест весной. Питаются беспозвоночными и рыбой. Живут до 30 лет. Уколы колючих лучей плавников и шипов жаберной крышки болезненны и могут вызвать осложнения. Объект промысла. См. рис. 4, 5 в табл. 36.

МОРСКИ́Е ПАУКИ́ (Pantopoda), класс морских членистоногих. Ископаемые М. п., известные с нижнего девона, мало отличаются от совр. форм. Дл. обычно от 1 до 72 мм. Голова слабо обособлена, имеет хоботок и 3 пары конечностей: хелифоры — с клешнёй на конце, щупальцевидные пальпы и яйценосные ножки. Грудь несёт длинные ходильные ноги, брюшко короткое, у совр. форм слитное. Особенность М. п.— сильно развитые ноги, в к-рых помещаются боковые выросты кишечника (вплоть до последних члеников) и трубковидные гонады. Рот расположен в хоботке и ведёт в мускулистую глотку, способную всасывать мягкие ткани жертв (мн. беспозвоночных). Нервная система — брюшная нервная цепочка, органы чувств — простые глазки на спинной стороне головы и чувствительные волоски по всему телу. 10 сем., ок. 600 видов, в морях с нормальной солёностью, изредка во внутр. опреснённых морях. Заселяют преим. мелководья, но проникают на глуб. до 7,5 км. Хищники и полупаразиты. Раздельнополые, развитие с метаморфозом, из яйца выходит шестиногая личинка «протонимфон», обычно питающаяся на гидроидных полипах.


Морской паук *Nymphon distensum.*

МОРСКИ́Е ПЕ́РЬЯ (Pennatularia), отряд восьмилучевых колониальных кораллов. Ствол колонии образован крупным осн. полипом, а многочисл. мелкие (выс. неск. мм) полипы сидят рядами на его боковых ветвях (вся колония напоминает птичье перо) или расположены пучком на его вершине. Мускулистым концом ствол колонии закапывается в мягкий грунт, в толще его мезоглеи находятся многочисл. скелетные спикулы и гибкий органич. стержень, поддерживающий колонию над дном. Ок. 300 видов, преим. в тропич. и субтропич. морях, от литорали до глуб. 6000 м; в СССР — ок. 10 видов, в дальневост. и сев. морях. Колонии нек-рых М. п. достигают выс. св. 2 м (*Umbellula encrinus*, в сев. морях). Мн. видам свойственна люминесценция.

МОРСКИ́Е СВИ́НКИ (*Cavia*), род грызунов сем. свинковых. Дл. тела до 35 см; хвост снаружи не заметен. Задние конечности трёхпалые. 5—6 видов (иногда более), на открытых пространствах Юж. Америки (к Ю. до сев. части Аргентины), включая болотистые окраины лесов. Держатся поодиночке или небольшими группами. Роют норы или занимают чужие. Активны ночью и в сумерках. Половозрелость в 55—70 дней. Беременность 60—70 дней. Детёнышей 1—4. Размножаются весь год. Продолжительность жизни ок. 8 лет. Морская С. (*C. porcellus*) одомашнена инками (использовали мясо). В 16 в. завезена в Европу (отсюда назв.— заморская свинка, изменённое позже на М. с.); лабораторное животное; выведено много пород, различающихся размерами, окраской и строением меха. См. рис. 30 при ст. *Грызуны*.

МОРСКИ́Е СВИ́НЬИ (*Phocoena*), род дельфинов. Дл. до 2 м. Голова короткая, притупленная, с низким лбом. Спинной плавник низкий. Зубов 64—110. 4 вида: 1 — в Сев. полушарии, 3 — в Южном. В СССР 1 вид — обыкновенная М. с. (*Ph. phocoena*). М. с. держатся мелкими группами близ берегов, заходя в устья рек. Беременность 10 мес, лактация ок. 4 мес. Питаются стайной рыбой, головоногими моллюсками и ракообразными. 1 вид в Красной книге МСОП. К роду М. с. близки 2 рода, в каждом по 1 виду: белокрылая М. с. (*Phocoenoides dalli*) — в Сев. полушарии, и беспёрая М. с. (*Neophocaena phocaenoides*) — в тропиках Тихого и Индийского океанов. См. рис. 20 в табл. 39.

МОРСКИ́Е СЛОНЫ́ (*Mirounga*), род тюленевых. 2 вида. Южный М. с. (*M. leonina*) — самое крупное из ластоногих, дл. до 6,5 м, масса до 3,5 т. На конце морды у самцов кожный мешок (хобот) дл. до 40 см, увеличивающийся при возбуждении до 80 см. У новорождённого (дл. 75—80 см) волосяной покров чёрный, через 2 мес серебристо-серый; у взрослых — светло-бурый или коричневый. Ареал — субантарктич. и умеренные воды Юж. полушария. Совершает сезонные миграции. Полигам. Размножение на берегу, в гареме обычно до 20 самок. Питается головоногими моллюсками и рыбой. В начале века был значительно выбит. Сохранился лишь на о-вах Юж. Георгия, Маккуори и Кергелен. Числ. ок. 700 тыс. особей (1980-е гг.). Наибольшие колонии на о-вах Юж. Георгия и Кергелен (летом по 250 тыс.). Промысел был запрещён, затем разрешён, но ограничен (до 10 тыс. голов в год). Северный М. с. (*M. angustirostris*) по размерам и осн. чертам биологии сходен с южным М. с. Ареал — прибрежные воды Мексики и Юж. Калифорнии. Числ. ок. 20 тыс. Находится под охраной. См. рис. 21—23 в табл. 40.

МОРСКИ́Е СОБА́ЧКИ, собачковые (Blenniidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. от неск. см до 1 м. Кожа голая. Спинной и анальный плавники длинные, брюшные у большинства расположены на горле, имеют колючку. Ок. 95 родов, св. 400 видов, в тропич. водах всех океанов, немногие — в умеренной зоне. В СССР — ок. 10 видов рода *Blennius* и 1 вид рода *Coryphoblennius*, в Чёрном м. Литоральные и шельфовые рыбы, обитатели коралловых рифов, литоральных ванн (образуются при отливах). Нерест порционный, весной и летом. Икру откладывают на камни и в пустые раковины моллюсков. См. рис. 26 в табл. 35.

МОРСКИ́Е У́ТОЧКИ (Lepadomorpha), подотряд усоногих ракообразных отр. торациковых (Thoracica). Тело делится на головку, одетую симметрично расположенными известковыми пластинками, и голый или покрытый чешуйками мясистый стебелёк (передняя вытянутая часть головки), с помощью к-рого животное прикрепляется к субстрату. Св. 400 видов, гл. обр. в тёплых водах. Донные и нейстонные животные (прикрепляющиеся к плавающим в воде предметам, водным животным, днищам судов). Ряд видов живёт на большой глубине (до 7 км). Фильтраторы. Гермафродиты и раздельнополые. Самцы редуцированные, в мантийной полости самки или гермафродитной особи. Нек-рые виды используются в пищу человеком.

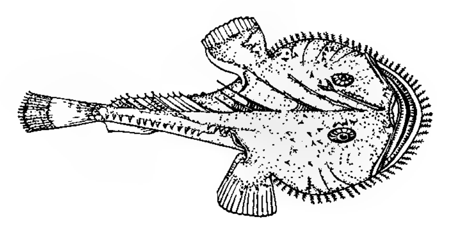
МОРСКИ́Е У́ШКИ, галиотисы (Haliotidae), семейство морских переднежаберных моллюсков. Известны с мела. Раковина (дл. до 20 см) уховидная, с низким завитком и уплощённым последним оборотом, снаружи окраска защитная, внутри перламутровая. Слева, вблизи края раковины, проходят отверстия для выброса воды. 6 родов, ок. 70 видов, в прибрежных водах тропич. и субтропич. морей; в СССР у о. Монерон обитает

вид *Sulculus discus*, личинки к-рого заносятся тёплым течением с побережья Японии. Раздельнополые. Оплодотворение наружное. Личинки планктонные. Обитают в зоне прибоя и местах с интенсивным движением воды, на твёрдых субстратах. Питаются соскребая радулой обрастания с субстрата. Объект промысла и аквакультуры. Мясо употребляют в пищу (США, Китай, Япония, Нов. Зеландия и др.). Раковина используется в прикладном искусстве. См. рис. 4 в табл. 31.

МОРСКИ́Е ФИ́НИКИ, камнееды (*Lithophaga*), род сверлящих двустворчатых моллюсков сем. Mytilidae (иногда Lithophagidae). Ископаемые формы известны с позднего палеозоя. Раковина (дл. до 10 см) низкая, удлинённо-цилиндрическая, с тонкой радиальной скульптурой, тёмно коричневая или чёрная; внутр. поверхность перламутровая. Замковых зубов нет. Железы, расположенные по краю мантии, выделяют кислый секрет, при помощи к-рого М. ф. сверлят известняк. Ок. 10 видов, в Средиземном и Красном морях, у зап. берегов Африки, в Карибском м., в тёплых водах Индийского и Тихого океанов. Живут в проделанных ими ходах, прикрепляясь к стенкам биссусом и выставляя длинные сифоны. Массовые скопления (до 4 тыс. ходов на 1 $м^2$) одного или неск. видов М. ф. наносят вред коралловым и др. известковым монолитам. Средиземноморский вид — обыкновенный М. ф. (*L. lithophaga*), форма раковины к-рого напоминает косточку финика (отсюда назв.), издавна считается лакомством. См. рис. 3 при ст. *Камнеточцы.*

МОРСКИ́Е ЧЕРЕПА́ХИ (Cheloniidae), семейство черепах. Дл. панциря от 80 см до 1,4 м, масса до 600 кг. Панцирь невысокий, обтекаемой формы, покрыт роговыми щитками. Голова и короткая шея не полностью убираются под панцирь. Конечности невтяжные, преобразованы в ласты; передние — веслообразные (с 1—2 коготками), длиннее задних и служат осн. органом движения. 4 рода с 6 видами, в тропич. и субтропич. морях, изредка заходят в бореальные широты. Быстро плавают и глубоко ныряют. В поисках пищи и мест размножения мигрируют на сотни и даже тысячи км. Лишь для откладки яиц (от неск. десятков до 200 и более шаровидных яиц с кожистой оболочкой) самки выходят на сушу. Питаются моллюсками, рыбами и мор. водорослями. Самая крупная из М. ч.— зелёная, или суповая, черепаха (*Chelonia mydas*), дл. её панциря до 1,4 м, масса до 600 кг. Численность резко сократилась из-за хищнич. промысла — используют мясо, яйца (в т. ч. для получения т. н. черепахового масла) и панцири. К крупным М. ч. относятся также логгерхед, или головастая черепаха (*Caretta caretta*), дл. панциря до 1 м, иногда заходит в воды СССР; тихоокеанская ридлея, или оливковая черепаха (*Lepidochelys olivacea*), дл. панциря до 80 см, и атлантическая ридлея (*L. kempi*). В сем. М. ч. включают и биссу. Иногда к М. ч. относят крупную кожистую черепаху (*Dermochelys coriacea*) из др. семейства, дл. панциря до 2 м, массой до 600 кг. Все 6 видов в Красной книге МСОП. См. рис. 7, 11 в табл. 44.

МОРСКИ́Е ЧЕ́РТИ (Lophiidae), семейство рыб отряда удильщикообразных. Дл. до 1,5 м, масса до 20 кг и более. Туловище и голова уплощённые. Рот большой, зубы сильные. Колючий спинной плавник из 6 лучей (передние 3 на голове). По бокам тела бахрома из кожистых мочек. 4 рода, ок. 20 видов, в тропич. и умеренных водах Атлантич., Индийского и Тихого океанов. Донные хищники-засадчики, питаются беспозвоночными и рыбой. Типичный представитель — морской чёрт, или европейский удильщик (*Lophius piscatorius*), обитает в морях Европы — от Баренцева до Чёрного, на глуб. 50—200 м. Для нереста отходит на глубины, плодовитость 1,3—3 млн. икринок, личинки пелагические. Второстепенный объект промысла.



Морской чёрт (*Lophius piscatorius*).

МОРСКИ́Е ЯЗЫКИ́ (Soleoidea), надсемейство рыб отр. камбалообразных. Дл. от 15 до 60 см. Тело листовидное или языковидное. Передний край головы закруглён и выступает вперёд. Рот маленький, дугообразный или искривлённый. Глаза на правой или левой сторонах, маленькие. 2 сем.: косоротые, или правосторонние, М. я. (Soleidae) и левосторонние М. я. (Cynoglossidae). Ок. 40 родов, неск. десятков видов, в тропич. и субтропич. водах Атлантич., Индийского и Тихого океанов, нек-рые М. я. живут в эстуариях и пресных водах. Бентофаги и хищники. В СССР 1 вид — косорот (*Solea laskaris*), дл. до 30 см, в Чёрном и Азовском морях. Обитает в прибрежной зоне. Плодовитость до 150 тыс. икринок. Мн. М. я.— объект промысла. См. рис. 3 при ст. *Камбалообразные.*

МОРСКО́Й ЗА́ЯЦ, лахтак (*Erignathus barbatus*), млекопитающее сем. тюленевых. Единств. вид в роде. Дл. 2,2—2,4 м, масса 225—320 кг, редко до 360 кг. На морде длинные вибриссы. Новорождённые (дл. 115—130 см) с мягким, густым, серо-коричневым волосяным покровом. Ареал — арктич. воды, почти кругополярно, и прилегающие к ним районы Атлантич. и Тихого океанов; в СССР — мелководья дальневост. и сев. морей. Совершает небольшие кочёвки в поисках пищи (гл. обр. донные и придонные ракообразные, моллюски и черви). Размножение преим. на льдах. Беременность 10—11 мес. Скоплений, как правило, не образует. Числ. ок. 500 тыс. (1980-е гг.). Промысел гл. обр. в Охотском и Беринговом морях; добыча лимитирована. См. рис. 10 в табл. 40.

МОРСКО́Й КОТ (*Dasyatis pastinaca*), рыба сем. хвостоколовых. Тело голое. Дл. до 1—2 (редко до 2,5) м, масса до 8—10 кг. Мелкие шипики на коже только у крупных особей. На хвосте 1 шип. Самки крупнее самцов. Распространён у берегов Европы и Африки, в Средиземном, Чёрном и Азовском морях. Обитает у дна, часто зарывается в илистый или песчаный грунт. Питается мелкими рыбами и донными беспозвоночными. Теплолюбив, при темп-ре 6—7°C погибает. Самка рождает от 4 до 12 детёнышей. М. к.— объект местного промысла, печень содержит до 70% жира, богатого витамином D. Уколы хвостового шипа болезненны. См. рис. 1 в табл. 38Б.

МОРСКО́Й ЛЕОПА́РД (*Hydrurga leptonyx*), млекопитающее сем. тюленевых. Единств. вид в роде. Дл. до 3,5 м, масса, как правило, до 400 кг. Новорождённые (дл. 1,5—1,6 м) с длинным мягким волосом. Окраска взрослых несколько напоминает окраску леопарда (отсюда назв.). Ареал — кругополярно в зоне дрейфующих льдов Антарктики, подходит к берегам Антарктиды, Австралии, Нов. Зеландии и Африки. Скоплений не образует. Питается рыбой и головоногими моллюсками, единственный из ластоногих, нападающий на птиц и тюленей. Числ. ок. 800 тыс. (1980-е гг.). Не промышляется. См. рис. 18 в табл. 40.

МОРСКО́Й ЛУК (*Urginea maritima*), многолетнее травянистое растение сем. лилейных. Луковица крупная, диам. до 16 см (до трёх и более кг). Листья дл. 25—60 см, шир. 4—10 см, ремневидные, с голубым восковым налётом. Соцветие — многоцветковая кисть на длинном (50—150 см) цветоносе. Вегетирует с осени до весны; летом сбрасывает листья и после этого цветёт. Размножается семенами, в культуре также и луковицами-детками. Зацветает на 4—5 й год. Дико растёт по сухим (б. ч. песчаным) местам Средиземноморья. В СССР только в культуре на Черномор. побережье Кавказа. М. л. с древности применяют как лекарств. растение. Экстракт или порошок из разновидности М. л. с красными луковицами— средство для борьбы с мышевидными грызунами (ядовит только для них). М. л. часто относят к роду дримия (*Drimia*).

МОРСКО́Й ТАРАКА́Н (*Mesidothea entomon*), рак отряда равноногих. Дл. до 8 см. Тело уплощено в спинно-брюшном направлении. Уроподы загибаются на брюшную сторону и полностью прикрывают брюшные ножки. Последние очень тонкостенные и несут дыхат. функцию. Распространён широко, в морях и солоноватых водоёмах, может подниматься вверх по рекам более чем на 1 тыс. км. М. т.— пища мн. рыб. Иногда повреждает сети и пойманную в них рыбу.

МО́РУЛА (новолат. morula, от лат. morum — тутовая ягода), стадия зародышевого развития нек-рых губок, кишечнополостных, плоских червей, членистоногих, большинства млекопитающих в период дробления. Ранее М. считали стадией развития, предшествующей бластуле; теперь иногда её рассматривают как один из типов бластулы. У млекопитающих М. переходит в стадию *бластоцисты.* На стадии М. зародыш представляет собой б. или м. шаровидное скопление плотно прижатых друг к другу бластомеров, лишённое полости. У млекопитающих внутр. бластомеры составляют источник дальнейшего развития зародыша — эмбриобласт, а наружные, обеспечивающие его питание,— трофобласт. См. рис. при ст. *Бластула.*

МО́РФА (от греч. morphē — вид, форма), резко выделяющаяся по внеш. виду группа фенотипов внутри вида или популяции. Примером М. служат альбиносы и меланисты разных позвоночных, рыжеволосые особи (хромисты) у европеоидной расы человека и т. п. Виды и популяции, имеющие М., наз. полиморфными. Иногда М. наз. сезонные (осенние, весенние) формы нек-рых насекомых, озёрные и речные формы нек-рых рыб (напр., форели).

МОРФАКТИ́НЫ, синтетич. химич. соединения (производные 9-оксифлуоренкарбоновой к-ты), тормозящие рост и органогенез молодых частей растений. После опрыскивания М. растения в результате подавления роста междоузлий остаются укороченными. М. проникают в

растение через листья и корни и накапливаются в апикальных меристемах. Они нарушают нормальные реакции геотропизма стебля и корня и тормозят транспорт гормональных соединений, гл. обр. ауксинов. Применяют преим. при исследовании транспорта гормонов.

МОРФИ́Н, алкалоид опийного мака. Обладает сильным болеутоляющим, выраженным снотворным и эйфорич. действием. Тормозит условные рефлексы и усиливает действие наркотич. снотворных и местноанестезирующих средств. Возбуждает рвотный центр и понижает возбудимость дыхат. и кашлевого центров, тормозит двигат. и секреторную активность желудочно-кишечного тракта. Понижает осн. обмен. Гидрохлорид М. используют в медицине как обезболивающее средство. Длит. применение приводит к наркомании (морфинизму).

МОРФОГЕНЕ́З (от греч. morphḗ — вид, форма и *...генез*), формообразование, возникновение новых форм и структур как в онтогенезе, так и в филогенезе организмов. У животных в ходе индивидуального развития возникают субклеточные, клеточные и многоклеточные структуры. В классич. эмбриологии под М. обычно понимают возникновение многоклеточных структур. Они образуются благодаря размножению, изменениям формы и перемещениям клеток развивающегося организма. М. определён генетически, но осуществляется благодаря эпигенетическим взаимозависимостям клеток и их комплексов. Формообразование путём клеточного размножения характерно для постэмбрионального развития животных, М. посредством изменений формы и движений клеток — гл. обр. для их эмбриогенеза (см. *Зародышевое развитие, Морфогенетические движения, Симметризация*). Примеры М. в эмбриональных тканях животных: образование трубчатых зачатков (формирование кишечника, нервной трубки), подразделение их (развитие мозговых пузырей), образование клеточных сгущений при вычленении сомитов. В М. решающее значение имеют контактные, в меньшей степени — дистантные взаимодействия клеток, обусловливающие морфогенетич. *корреляции* и контролируемые влияния со стороны более широкого клеточного окружения (целого зачатка или зародыша). Это обеспечивает характерное для М. сочетание точности с высокими способностями к регуляции искусств. или естеств. нарушений. Нерегулируемые искажения М. приводят к аномалиям развития (см. *Тератомы*). В процессе эволюции при наследуемых изменениях генома видоизменяются сложившиеся в организме морфогенетич. корреляции. Особи с изменённой структурой подвергаются действию естеств. отбора и при благоприятных условиях могут сохраниться, дав начало потомкам с новой структурой. Изучение М.— одна из осн. проблем комплекса морфологич. дисциплин, биологии развития и генетики.

● Шмальгаузен И. И., Регуляция формообразования в индивидуальном развитии, М., 1964; его же, Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, 3 изд., М., 1982; Уоддингтон К., Морфогенез и генетика, пер. с англ., М., 1964; Белоусов Л. В., Проблема эмбрионального формообразования, М., 1971.

М. растений — становление формы, образование морфологич. структур и целостного организма в процессе развития. Характерная черта М. растений — наличие постоянно действующих локализованных меристем, благодаря чему рост растения продолжается в течение всего онтогенеза. При этом формируются всё новые побеги, цветки, корни и создаётся метамерность строения тела. Процесс и результат М. определяются совместным действием факторов, специфичных для особи (её генотип во взаимодействии с условиями развития и её физиол. состояние в данный момент онтогенеза) и общих для всех организмов (полярность, симметрия, морфогенетич. корреляции). Вследствие полярности верхушечная меристема корня производит только корень, верхушка побега — побеги и соцветия. Полярность определяет также укоренение стеблевых и корневых черенков, отражает градиентность распределения ростовых и др. веществ в растении. Симметрия как определяющий фактор М. может быть радиальной (в корнях, стеблях, цветках), билатеральной (в листьях), винтовой симметрией подобия (спиральность расположения листьев на стебле, зачатков листьев и цветков на конусе нарастания, цветков в корзинке) и криволинейной (правые и левые листья, семена, плоды, сосуды древесины). Действующие в ходе М. корреляции обусловлены физиологически и генетически. Постоянство соотносительного неравномерного роста определяет дифференцировку зачатков в конусе нарастания, морфологич. особенности всех органов и создаёт характерный для вида общий габитус растения. Корреляции положения отражаются в ярусной изменчивости метамеров разного возраста, а в генеративной почке — в последовательности формирования органов цветка. На форме спор, семян, плодов при компактном их размещении сказывается также механич. воздействие их друг на друга. Естеств. нарушения корреляций М. приводят к разл. уродствам в строении организмов, а искусственные (прищипка, чеканка, обрезка) — к получению растений с полезными для человека признаками.

● Синнот Э., Морфогенез растений, пер. с англ., М., 1963; Левина Р. Е., О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции, «Бюлл. МОИП, отд. биол.», 1974, т. 79, в. 1.

МОРФОГЕНЕТИ́ЧЕСКИЕ ДВИЖЕ́НИЯ, перемещения клеток и клеточных пластов в развивающемся зародыше животных, приводящие к формированию зародышевых листков и зачатков органов. Наиб. интенсивные М. д. происходят в раннем эмбриогенезе, особенно в периоды гаструляции и нейруляции. М. д. у мн. представителей хордовых животных изучены посредством маркировки отд. участков яйца или бластулы и прослеживания их положения на последоват. стадиях развития. М. д. клеток могут осуществляться на относительно далёкие расстояния, напр. при иммиграции клеток нервного гребня, инвагинации мезодермы и эпиболии эктодермы у позвоночных, а также путём образования складок и изгибов клеточного пласта, напр. впячивание стенки глазного пузыря, расчленение зачатка головного мозга на мозговые пузыри и т. д. В основе М. д. лежит приобретение клетками способности (в разной степени) к движению и адгезивности — избирательному образованию контактов друг с другом и с субстратом. См. также *Гаструляция, Нейруляция, Морфогенез*.

МОРФОГЕНЕТИ́ЧЕСКИЕ ПО́ЛЯ, 1) области зародыша, в к-рых происходит развитие зачатков тех или иных органов или их систем. Напр., М. п. (или просто поле) зачатка конечности — территория, в пределах к-рой данный зачаток развивается как в норме, так и после удаления значит. части его материала, при подсадке чуждого индуктора или др. недетерминированного чужеродного материала и др. эксперим. воздействиях. 2) Векторные (градиентные) поля в пространстве, порождаемые развивающимися зачатками и определяющие их *морфогенетические движения* в ближайший период развития. 3) Векторные поля в фазовом пространстве, имеющие зоны структурной устойчивости (см. *Креод*), разделённые неустойчивыми «прослойками».

Все интерпретации М. п. основаны на данных о регуляционном, структурно-устойчивом характере развития организма и о зависимости судьбы его частей от положения в целом. М. п. следует рассматривать как теоретико-математич. конструкции (иногда как математич. модели), задача к-рых — дать возможно более общее и адекватное описание осн. закономерностей морфогенеза.

● На пути к теоретической биологии, пер. с англ., М., 1970; Гурвич А. Г., Избр. труды, М., 1977.

МОРФО́ЗЫ (от греч. mórphōsis — вид, образ), ненаследственные изменения (модификации), вызванные экстремальными или необычными для вида факторами внеш. среды. М., индуцированные облучением, наз. рентгеноморфозами, химич. веществами — хемоморфозами. Характерная особенность М.— их ненаследуемый, неадаптивный и, как правило, необратимый характер. Именно поэтому М. рассматривают как «уродства», не свойственные виду в норме. Напр., при облучении личинок дрозофилы получают имаго с «вырезками» в разл. частях крыла, к-рые являются следствием гибели части клеток имагинальных дисков крыла в результате облучения. Эти вырезки (не характерные для имаго в норме) сохраняются в течение всей жизни имаго, но не наследуются и не имеют адаптивного характера. Ср. *Мутации*.

МОРФОЛО́ГИЯ ЖИВО́ТНЫХ (от греч. morphḗ — форма и ... *логия*), учение о форме и строении животных организмов в их индивидуальном (онтогенез) и историч. (филогенез) развитии (см. *Морфогенез, Органогенез*). Подробнее см. *Сравнительная анатомия животных, Гистология, Цитология, Эмбриология.*

МОРФОЛО́ГИЯ РАСТЕ́НИЙ, наука о закономерностях строения и процессах формообразования растений. В широком смысле М. р. изучает формы на всех уровнях от целого растения до клеточных органоидов и макромолекул, в узком — только макроструктуры. В этом случае из неё выделяются как самостоят. науки анатомия, эмбриология и цитология растений. Нек-рые разделы получили назв. от объектов изучения — палинология (изучает пыльцу), карпология (изучает плоды), ризология (изучает корневые системы).

Основоположник теоретич. М. р.— И. В. Гёте, сформулировавший учение о метаморфозе (1790) и предложивший термин «морфология» (1817). В 19 в. и нач. 20 в. развивались две осн. сравнит.-морфологич. концепции строения тела высших растений: фитонистические теории и учение о трёх осн. органах — корне, стебле и листе. Установление гомологий органов размножения высших споровых и голосеменных растений В. Гофмейстером (1851) положило начало эволюционной М. р., получившей даль-

нейшее развитие в трудах мн. ботаников 19 и 20 вв., в т. ч. рус. (И. Н. Горожанкин и др.). Обсуждение проблем происхождения вегетативных органов высших растений с использованием палеоботанич. данных привело к созданию *теломной теории* (В. Циммерман, 1930, 1965). Большую роль в эволюц. М. р. сыграли также *стелярная теория* эволюции проводящей системы высших растений, *эвантовая теория* и *псевдантовая теория* происхождения цветка.

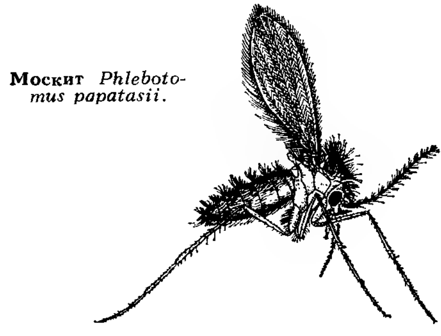
В тесной связи с эволюц. М. р. и физиологией растений развивались онтогенетическая и экспериментальная М. р. (последний термин предложен К. А. Тимирязевым, 1890). Большой вклад в этот раздел внесли А. Н. Бекетов (закономерности в строении вегетативных органов, 1858), Н. П. Кренке (теория циклич. старения и омоложения растений, 1940) и др. Осн. проблемы экологической М. р., основоположниками к-рой считают Й. Э. Варминга (1902—16) и К. Раункиера (1905—07),— изучение жизненных форм (биоморф) растений, воздействия внеш. и внутр. факторов на формообразование (работы Г. Н. Высоцкого, 1915—28, В. Н. Сукачёва, 1926—38, И. Г. Серебрякова, 1952—69, и мн. др.).

Важные совр. направления — дальнейшее развитие сравнит. М. р. (В. Тролль и его школа, 1935—1969); решение проблем морфологич. эволюции цветковых растений (А. Л. Тахтаджян, 1940—80, Дж. Л. Стеббинс, 1967, 1974, и др.); разработка теорий происхождения и эволюции цветка и соцветия; выявление принципиальных отличий морфологии однодольных и двудольных. Активно развивается учение о жизненных формах и об осн. закономерностях морфогенеза. В последнем случае среди прочих используются методы математич. моделирования.

● Серебряков И. Г., Морфология вегетативных органов высших растений, М., 1952; Мейер К. И., Морфология высших растений, М., 1958; Тахтаджян А. Л., Основы эволюционной морфологии покрытосеменных, М.— Л., 1964.

МОРЯ́НКА (*Clangula hyemalis*), птица сем. утиных. Дл. ок. 60 см. Окраска — сочетание белого, чёрного и ржавого — изменяется по сезонам. Распространена кругополярно, в тундре и лесотундре, в СССР — от Кольского п-ова до Камчатки и о. Беринга, на С. до о-вов Колгуев, Вайгач, Нов. Земля и Новосибирские. Зимует на морях. Объект охоты.

МОСКИ́ТЫ (Phlebotomidae), семейство комаров. Дл. 1,3—3,5 мм. Тело густо покрыто серыми или желтоватыми волосками. Св. 130 видов, гл. обр. в тропиках и до 40-х широт к С. и Ю.; в СССР — ок. 30 видов, в Молдавии, на Ю. Украины, в Закавказье, Юж. Казахстане и Ср. Азии. Обитают в пещерах, трещинах скал, норах животных, жилых помещениях, постройках для скота и птиц. Самки питаются кровью позвоночных. Укусы вызывают сильный зуд, появление волдырей, иногда повышается темп-ра. Личинки живут в умеренно влажной почве, богатой органич. остатками, норах, гнёздах. М. могут переносить возбудителей москитной лихорадки (папатачи), кожных (пендинская и др. язвы) и висцерального лейшманиозов. Входят в состав гнуса.


Москит *Phlebotomus papatasii.*

● Перфильев П. П., Москиты, М.— Л., 1966 (Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 3, в. 2).

МОСКО́ВКА, чёрная синица (*Parus ater*), птица сем. синицевых. Дл. в среднем 11,5 см. Обитает в осн. в хвойных, особенно елово-пихтовых, и в смешанных лесах Евразии, в Сев.-Зап. Африке живёт в лесах из пробкового дуба. Зимой кочует; в годы неурожая семян хвойных М. в массе откочёвывает в др. районы. Иногда запасает семена в щелях коры.

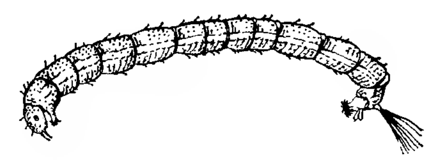
МОТИВА́ЦИИ (от позднелат. motivus — движущий, побуждающий), активные состояния мозговых структур, побуждающие высших позвоночных животных и человека совершать действия (акты поведения), направленные на удовлетворение своих потребностей. М. делают поведение целенаправленным, ориентируя его либо наследственно (сложные безусловные рефлексы, инстинкты), либо благодаря ранее накопленному условнорефлекторному опыту. Различают М. индивидуальные, направленные на поддержание гомеостаза организма (голод, жажда, избегание боли, половое влечение и др.), групповые (забота о потомстве, поиск места в групповой иерархии), познавательные (исследоват. поведение, игровая деятельность) и т. д.

Разработана нейрофизиология гл. обр. индивидуальных М. Биохимич. сдвиги во внутр. среде организма, как и действие внеш. стимулов, трансформируются в процесс возбуждения, к-рый активирует спец. структуры гипоталамуса. Отсюда мотивационное возбуждение распространяется на лимбическую систему и кору больших полушарий головного мозга, где формируется программа поведения, способного привести к удовлетворению соотв. потребности.

● Леонтьев А. Н., Потребности, мотивы и эмоции, М., 1971; Судаков К. В., Биологические мотивации, М., 1971; Милнер П., Физиологическая психология, пер. с англ., М., 1973; Нюттен Ж., Мотивация, в кн.: Экспериментальная психология, пер. с франц., М., 1975.

МОТИЛИ́Н, гормон, вырабатываемый хромаффинными клетками слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта, преим. двенадцатиперстной и тощей кишок. Стимулирует двигат. активность желудка и кишечника, секрецию пепсина. Предполагают, что гл. функция М. состоит в замедлении выведения пищи из желудка путём дискоординации моторики желудка и двенадцатиперстной кишки. М.— полипептид, состоящий из 22 аминокислотных остатков; мол. м. ок. 2700. Осуществлён химич. синтез аналога М. (метионин в 13-й позиции замещён норлейцином), обладающего биол. и иммунологич. активностью природного М. См. также *Гастроинтестинальные гормоны.*

МОТЫ́ЛЬ, личинки ряда видов комаров-звонцов, в осн. рода *Chironomus.* Обитают в толще ила стоячих и медленно текучих эвтрофных водоёмов. Дл. до 25 мм, тело узкое, цилиндрическое, со склеротизированной головой и 2 парами ложных ножек на переднем и заднем (подталкиватели) концах. Содержащийся в их гемолимфе растворённый гемоглобин обусловливает красный цвет тела. Строят трубочки в иле, питаются органич. веществом, пропуская его через кишечник. Составляют осн. массу бентоса мн. водоёмов. Пища бентосоядных, а также аквариумных рыб; наживка при любительской рыбной ловле. Как лабораторное животное М. используют в генетич. и физиол. исследованиях.


Мотыль *Chironomus plumosus.*

● Мотыль Chironomus plumosus L. Систематика, морфология, экология, продукция, отв. ред. Н. Ю. Соколова, М., 1983.

МОТЫЛЬКИ́, небольшие ночные чешуекрылые, напр. луговой М., стеблевой, или кукурузный, М.

МОТЫЛЬКО́ВЫЕ, подсемейство сем. бобовых; нередко рассматривается как самостоят. сем. (Fabaceae, или Leguminosae, или Papilionaceae).

МОХНА́ТКИ (Lagriidae), семейство жуков подотр. разноядных. Близки к чернотелкам. Дл. 5—20 мм, тело вытянутое, покрыто волосками (отсюда назв.). Ок. 600 видов, в осн. в тропиках. В СССР — 5 видов, из них в Европ. части 1 вид — обыкновенная М. (*Lagria hirta*), дл. 7—10 мм, чёрная, надкрылья жёлтые. Жуки встречаются на листьях и цветках кустарников, личинки в лесной подстилке. См. рис. 56 в табл. 28.

МОХОВИ́ДНЫЕ, мохообразные, мхи (Bryophyta), отдел высших наземных (реже пресноводных), преим. многолетних растений. Известны с карбона. Низкорослые, от 1 мм до неск. см, реже до 60 см и более. Тело представляет собой слоевище (антоцеротовые, нек рые печёночники) или расчленено на стебель и листья. Однодомные или двудомные, нек-рые многодомные. Внутр. строение относительно простое. Частично обособлены ассимиляционная, водопроводящая и механич. ткани. Половое (гаметофит) и бесполое (спорофит) поколения М. существуют совместно на одном растении. Органы полового размножения — антеридии и архегонии. Образующиеся в антеридиях двухжгутиковые сперматозоиды передвигаются к яйцеклетке в архегонии лишь в капельно-жидкой воде. Из зиготы формируется многоклеточный диплоидный спорофит в виде специализир. органа спороношения — спорогона, состоящего из верх. спороносной части — коробочки и нижней — ножки со стопой, врастающей в ткань гаметофита. Из образующихся путём редукционного деления спор вырастает многоклеточная протонема (предросток) с многочисл. почками (этим объясняется характерный для М. рост дерновинками, куртинками, подушками), дающими начало пластинчатым талломам или облиственным побегам — гаметофитам. В осн. они выполняют функции автотрофного питания. Благодаря этому и способности гаметофита к вегетативному размножению цикл развития М. длит. время может происходить без образования спорофита (у нек-рых видов спорогоны не известны). У М. установлены апоспория и апогамия, гибридизация и полиплоидия. Наряду с этим у М. формируются клоны. М. объединяют 3

класса: антоцеротовые, печёночные и листостебельные мхи. 20—25 тыс. видов, распространены повсеместно; в СССР — ок. 1500 видов. Поселяются повсюду, кроме морей, засолённых почв и местообитаний, подверженных сильной эрозии. На моховых болотах образуют осн. массу торфяных залежей. Интенсивно развиваясь, М. способствуют заболачиванию почв, ухудшают качество лугов и др. с.-х. угодий. М.— обособленная ветвь в эволюции высших растений, происходящая, по-видимому, от древних зелёных водорослей. Нек-рые учёные считают предками М. риниофиты. Ископаемые М. третичного периода обнаруживают значит. близость с М. совр. флоры. Мхи четвертичного периода практически не отличаются от современных; существенно изменилось только их распространение. 32 вида в Красной книге СССР. См. табл. 11.

● Абрамов И. И., Савич-Любицкая Л. И., Тип Bryopsida. Мохообразные, в кн.: Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные..., М., 1963; Зеров Д. К., Очерк филогении бессосудистых растений, К., 1972; Жизнь растений, т. 4, М., 1978.

МОХОВИКИ́ (*Xerocomus*), род грибов сем. болетовых. Шляпка диам. 5—12 см, жёлтая, буровато-оливковая, каштановая. Гименофор трубчатый, обычно с довольно крупными порами, жёлтый, зеленовато-жёлтый. Ножка цилиндрическая, сплошная. Мякоть белая или желтоватая, часто синеющая на изломе. Растут в хвойных, листв. лесах, иногда на гниющей древесине, муравьиных кучах с августа по сентябрь (нек-рые с июня по октябрь). 4 вида, все съедобны. Распространены в Евразии, Сев. Америке; в СССР— в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке. Наиб. известны М. зелёный (*X. subtomentosus*) и М. желтомясый (*X. chrysenteron*). К М. относится также польский гриб.

МОЧА́ (urina), жидкость (экскрет), образующаяся в выделит. органах и выводимая из организма. С М. удаляются конечные продукты обмена веществ, избыток воды, разл. солей, органич. соединений, чужеродные вещества, а также ряд ферментов, гормонов, витаминов. Цвет М.— от светло-жёлтого до оранжевого в зависимости от уровня диуреза и содержания пигментов (преим. продуктов расщепления гемоглобина). Осмотич. давление М. у водных животных составляет доли атм, у пустынных грызунов может превышать 100—150 атм (М. концентрированная). Активная реакция М. зависит от характера пищи и степени развития выделит. органа и колеблется от кислой (pH 4,3) до слабощелочной (pH 8,0); обычно у плотоядных и всеядных М. кислая, у травоядных — слабощелочная. М. млекопитающих состоит из воды (ок. 96%), солей (1,5%) и органич. продуктов (2,5% — мочевина, мочевая к-та и др.). М. содержит те же ионы, что и плазма крови, в осн. Na^+, Cl^-, а также K^+, Mg^{2+}, NH_4^+, сульфаты, фосфаты. Кол-во и состав выделяемой М. зависят от интенсивности водного обмена, характера пищи, темп-ры окружающей среды, функц. нагрузки и др. факторов. За сутки взрослый человек выделяет 1200—1600 мл М. Большое кол-во М. экскретируется у рыб и земноводных, напр. лягушка, находящаяся в воде, выделяет в сутки ок. 32 мл М. на 100 г массы тела. Выделение больших кол-в мочевой к-ты с М. у птиц и пресмыкающихся, а также малое содержание воды в М. придаёт ей кашицеобразный вид. См. также *Выделение*, *Мочеобразование*.

МОЧЕВА́Я КИСЛОТА́, 2,6,8-триоксипурин. У приматов, в т. ч. у человека, М. к.— конечный продукт обмена пуринов, образуется при окислении ксантина ферментом ксантиноксидазой и выводится с мочой; у др. млекопитающих М. к. окисляется до аллантоина ферментом уриказой. У т. н. урикотелических животных — птиц, наземных пресмыкающихся и большинства наземных насекомых М. к.— конечный продукт не только пуринового, но и белкового обмена. Система биосинтеза М. к. (а не мочевины, как у большинства позвоночных) в качестве механизма связывания в организме токсич. аммиака развилась у этих животных в связи с характерным для них ограниченным водным балансом (М. к. выводится из организма с минимальным кол-вом воды или даже в твёрдом виде). Высохшие экскременты нек-рых птиц (гуано) содержат до 25% М. к. При нек-рых нарушениях обмена веществ у человека М. к. и её кислые соли (ураты) накапливаются в организме (камни в почках и мочевом пузыре, подагрич. отложения).

МОЧЕВИ́НА, карбамид, H_2NCONH_2, полный амид угольной к-ты. Присутствует в жидкостях и тканях животных, в грибах. Образование М.— один из механизмов связывания токсич. аммиака в организме. Конечный продукт белкового обмена у т. н. уреотелических животных — взрослых земноводных, млекопитающих и человека — выводится из организма с мочой и пóтом (в рубце жвачных обитают микроорганизмы, способные использовать М. для биосинтеза белка). В довольно высоких концентрациях М. содержится в тканевых жидкостях и крови хрящевых рыб, участвуя в осморегуляции. У растений М. используется как запасной источник азота. М. образуется в *орнитиновом цикле* из конечных продуктов распада белков (CO_2 и NH_3), а также при окислит. распаде пуриновых оснований из аллантоиновой к-ты и в нек-рых др. реакциях. Под действием фермента уреазы, найденного у высших растений, бактерий, грибов, М. расщепляется на угольную к-ту и NH_3; известны и др. пути распада М. В с. х-ве М. используют как азотное удобрение и как добавку в корм жвачных животных.

МОЧЕВО́Й ПУЗЫ́РЬ (vesica urinaria), полый мышечный орган у нек-рых беспозвоночных и большинства позвоночных, в к-ром накапливается моча перед её периодич. выведением из организма. Из беспозвоночных непарный М. п. у коловраток, множественный — у малощетинковых червей и пиявок и парный— у высших ракообразных. У позвоночных М. п. обычно непарный. У рыб М. п. развивается как расширение первичных мочеточников (вольфовых каналов) или обособляющихся от них протоков. У земноводных М. п. образуется из брюшного выроста клоаки, у амниот — из аллантоиса. У земноводных, пресмыкающихся, однопроходных млекопитающих М. п. открывается в клоаку, а у сумчатых и плацентарных млекопитающих — в мочеиспускат. канал, у самок нек-рых животных — в мочеполовой синус. У нек-рых пресмыкающихся (крокодилы, змеи) М. п. рудиментарен, у нек-рых ящериц (напр., амфисбен) отсутствует. У птиц (за исключением страуса) М. п. нет. В стенке М. п. находятся 3 слоя гладких мышечных волокон (ср. слой мышц образует сфинктер), при сокращении к-рых происходит мочеиспускание. Клетки слизистой оболочки М. п. могут реабсорбировать соли натрия, секретировать ионы H^+. У земноводных в М. п. накапливается гипотонич. моча. Во время пребывания животного на суше при необходимости вода из мочи всасывается и служит для осморегуляции.

МОЧЕОБРАЗОВА́НИЕ, сложный процесс, непрерывно происходящий в нефридиях и др. выделит. органах беспозвоночных и в почках позвоночных, обеспечивает выработку мочи и выделение её в мочевыводящую систему. Моча по мере движения по выделит. органу претерпевает значит. преобразования. Начальный этап М. млекопитающих — ультрафильтрация плазмы крови — происходит в почечном клубочке и продолжается до тех пор, пока существует разница между гидростатич. давлением крови в капиллярах почечного клубочка, коллоидно-осмотич. давлением в плазме и давлением в боуменовой капсуле. Из 100 л жидкости, прошедшей через клубочек почки человека, в мочу превращается только 1 л. Образующийся ультрафильтрат (первичная моча) содержит практически все вещества плазмы крови, кроме белков. В почках человека за 1 мин образуется в среднем 120 мл фильтрата. Б. ч. воды, фильтруемой из крови в капсуле клубочка, подвергается в канальцах обратному всасыванию — реабсорбции. В проксимальных канальцах помимо воды реабсорбируются необходимые для организма вещества (аминокислоты, глюкоза, витамины и др. органич. вещества, нек-рые электролиты), так что содержимое канальцев остаётся изоосмотичным крови, но отличается от неё по составу. Интенсивность фильтрации и реабсорбции у холоднокровных позвоночных в 20—100 раз ниже, чем у теплокровных. В проксимальном отделе нефрона происходит также секреция из околоканальцевой жидкости в просвет нефрона органич. к-т (парааминогиппурат и др.) и оснований (холин, гуанидин и др.), ионов H^+ и др. веществ. У нек-рых видов мор. костистых рыб клубочков нет и М. основано только на секреции (Mg^{2+}, Ca^{2+}, сульфатов). По окончании проксимальной реабсорбции и секреции фильтрат переходит в дистальный отдел нефрона, способный работать против осмотич. градиента и отделять воду от растворённых в ней веществ. Дистальная реабсорбция в значит. степени определяет гомеостатич. деятельность почек. Моча в этом отделе может подвергаться как разведению, так и концентрированию в зависимости от водного режима организма. В дистальном отделе реабсорбируются электролиты и выводятся K^+ и H^+. Способность к осмотич. концентрированию мочи развита лишь у теплокровных животных в связи с формированием в их почке мозгового слоя (обусловлена накоплением в нём Na^+, Cl^- и мочевины).

Процесс канальцевой секреции способствует переходу из крови в мочу нек-рых продуктов обмена и чужеродных веществ, нек-рых органич. оснований. Реабсорбция воды из жидкости собират. трубок в мозговое вещество происходит по осмотич. градиенту вследствие увеличения проницаемости их стенки под влиянием антидиуретич. гормона. Регуляция М.

связана с влиянием на почки эфферентных нервов и разл. гормонов: реабсорбция Na изменяется под влиянием альдостерона, Ca — паратгормона и тирокальцитонина и др. Низкое снабжение артериальной кровью почек у мор. рыб, земноводных, пресмыкающихся и птиц компенсируется воротной (рено-портальной) венозной системой, по к-рой кровь поступает к зоне проксимальных канальцев, и обеспечивается необходимый уровень выделения веществ вследствие секреции в просвет нефрона. Ультрафильтрация, реабсорбция и секреция как осн. процессы М. в разной степени присущи выделит. органам беспозвоночных. См. также *Выделение*. См. рис. при ст. *Нефрон*.

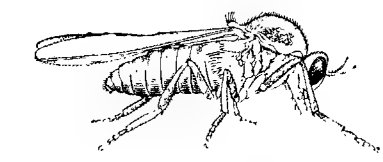
● Наточин Ю. В., Ионорегулирующая функция почки, Л., 1976; Riegel J. A., Comparative physiology of renal excretion, Edinburg, 1972; Vogel H. G., Ullrich K. (eds), New aspects of renal function, Amst., 1978.

МОЧЕПОЛОВА́Я СИСТЕ́МА, совокупность анатомически и функционально связанных между собой органов половой и выделит. систем у животных и человека. См. *Выделительная система*, *Половые органы*.

МОЧЕПОЛОВО́Й СИ́НУС (sinus urogenitalis), полость, в к-рую впадают выводные протоки половой и выделит. систем у мн. позвоночных. М. с. открывается в клоаку (акуловые и цельноголовые рыбы, черепахи, клоачные млекопитающие), а при её отсутствии — наружу (круглоротые, многопёрообразные, ганоидные, нек-рые самцы костистых рыб, живородящие млекопитающие). У самок плацентарных млекопитающих (грызуны, копытные, приматы) М. с. образует преддверие влагалища, отделённое от влагалища девств. плевой. У самцов живородящих млекопитающих из М. с. развивается верх. отдел мочеиспускат. канала.

МОЧЕТО́ЧНИКИ (ureteres), выводные протоки почек позвоночных, отводящие мочу наружу, в мочевой пузырь или клоаку. Различаются 3 типа М. соответственно 3 типам почек. М. пронефроса, или первичнопочечные каналы, в послезародышевом периоде функционируют только у круглоротых и открываются в мочеполовой синус. М. мезонефроса, первичные М., или *вольфовы каналы*, в послезародышевом периоде функционируют у рыб и земноводных. Первичные М. рыб открываются наружу непосредственно мочевым отверстием (все самки и нек-рые самцы костистых рыб), в мочеполовой синус (акуловые, цельноголовые и ганоидные, многопёрообразные и самцы большинства костистых рыб) или в клоаку (хрящевые и двоякодышащие рыбы). У большинства костных рыб М. впадают в мочевой пузырь. М. метанефроса, или вторичные М., функционируют в послезародышевом периоде у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Открываются в клоаку у большинства пресмыкающихся, у всех птиц и клоачных млекопитающих; у сумчатых, нек-рых пресмыкающихся, живородящих млекопитающих, в т. ч. человека,— в мочевой пузырь. У человека дл. каждого М. 30—35 см, диам. 7—9 мм (в широкой части). Движение мочи обеспечивается перистальтич. сокращениями мышц М. См. рис. при ст. *Почки*.

МО́ШКИ (Simuliidae), семейство комаров. Дл. 2—4 мм. Ок. 1000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 300 видов. Самки мн. видов — кровососы птиц и млекопитающих. Личинки живут в текучих водах, прикрепившись к субстрату; фильтраторы. Куколки частично покрыты коконом. М.— один из компонентов гнуса. Нападают днём. Укусы М. вызывают местные (папулы, опухоли) и общие (отёки, гиперемия, повышение темп-ры) реакции. М. заползают под одежду, в глаза, уши, рот. Нек-рые виды М.— специфич. переносчики возбудителей онхоцеркозов кр. рог. скота, северного оленя и человека, гемоспоридиозов птиц, а также механич. переносчики возбудителей туляремии и сиб. язвы.



Мошка *Odagmia ornata*.

● Рубцов И. А., Мошки (сем. Simuliidae), 2 изд., М. – Л., 1956 (Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 6, в. 6).

МОШО́НКА (scrotum), кожно-мышечное мешковидное образование у самцов большинства живородящих млекопитающих и мужчин, в к-ром заключены семенники.

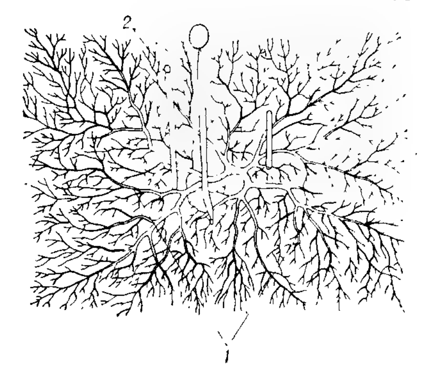
МРА́МОРНЫЙ ХРУЩ, пёстрый европейский хрущ, июльский хрущ (*Polyphylla fullo*), жук сем. пластинчатоусых. Дл. 25—40 мм, тело тёмно-бурое, на надкрыльях пятна из мелких белых волосков, образующие характерный мраморный рисунок (отсюда назв.). Распространён в Центр. и Юго-Вост. Европе, в СССР — на Ю. и Ю.-В. Европ. части, Сев. Кавказе. Лёт с конца июня до августа. Жуки растительноядные, обычны на деревьях, грызут листья, хвою; личинки развиваются 3—4 года, предпочитая песчаные почвы, питаются корнями; сильно повреждают лесные породы и с. х. культуры, особенно молодые посадки виноградной лозы. См. рис. 27 в табл. 28.

МУЖО́ЦИЯ (*Mougeotia*), род водорослей класса конъюгат. Нити неветвящиеся, из одного ряда клеток, с хлоропластом в виде осевой пластины, способной поворачиваться к свету (в зависимости от его интенсивности) всей поверхностью или ребром. Размножается подобно спирогире. 121 вид, в СССР — ок. 40 видов. Обитает в пресных водоёмах, где нередко образует большие скопления — тину.

МУЗЕ́ЙНЫЙ ЖУК (*Anthrenus museorum*), жук семейства кожеедов. Дл. 2—3,5 мм. Распространён в Евразии. Жуки встречаются на цветках, личинки на сухих трупах животных, повреждают зоол. коллекции, продукты животного происхождения (шерсть, меха и др.). См. рис. 33 в табл. 28.

МУКОПОЛИСАХАРИ́ДЫ, сложные биополимеры, состоящие из углеводов (70—80%) и белков. Представляют собой желеподобные вещества, выполняющие в животном организме роль природного смазочного материала; входят в состав разл. типов соединит. ткани и нек-рых биол. жидкостей (синовиальная жидкость суставов). Распространённые М.— гиалуроновая к-та, гепарин.

МУ́КОР (*Mucor*), род грибов порядка мукоровых (Mucorales) класса зигомицетов. На вершине одиночных бесцветных спорангиеносцев (дл. до 10 см) развивается по одному спорангию (диам. до 180 мкм). Оболочка зрелого спорангия, состоящая из каллозы, легко растворяется при наличии влаги, освобождая неск. тысяч многоядерных, неподвижных спорангиоспор. При половом процессе две ветви одного (у гомоталличных видов) или разных (у гетероталличных видов — большинство М.) мицелиев сливаются, образуя диплоидную зиготу, к-рая прорастает короткой ростковой гифой с зародышевым спорангием. Образовавшиеся после редукционного деления ядер спорангиоспоры дают начало новому поколению. Ок. 60 видов. Широко распространены в верх. слое почвы. Развиваются на органич. остатках растит. происхождения, продуктах питания, вызывая плесневение кормов, плодов и корнеплодов при хранении. Нек-рые виды, напр. М. китайский (*M. sinensis*), М. кистевидный (*M. racemosus*), обладают высокой ферментативной (гл. обр. амило- и протеолитич.) активностью и используются в качестве закваски («китайские дрожжи») для получения сброженных продуктов питания («соевый сыр» и др.), спирта из картофеля и т. п. Культуры



Вегетативное тело мукора: мицелий (*1*) со спорангиеносцами (*2*).

М. раманнианового (*M. ramannianus*) дают антибиотик рамицин. Нек-рые виды вызывают заболевания (мукоромикозы) человека и с. х. животных.

МУКСУ́Н (*Coregonus muksun*), полупроходная рыба рода сигов. Дл. до 75 см, масса до 8 кг. Верх. челюсть длиннее нижней. Жаберных тычинок 44—65. Обитает в опреснённых и прибрежных водах Сев. Ледовитого ок.; на нерест идёт в реки Сибири (от Кары до Колымы). Половая зрелость на 6—12-м году. Нерест не ежегодный, в октябре — ноябре, на галечном грунте. Плодовитость в среднем 40—60 тыс. икринок. Молодь скатывается в эстуарии на первом году, где нагуливается, питаясь зообентосом, затем рыбой. Ценный объект промысла и разведения. См. рис. 6 в табл. 37А.

МУЛЬТИВАЛЕ́НТ (от лат. multum — много и valens, род. падеж valentis — сильный), неск. гомологичных хромосом, объединённых в профазе редукционного деления (мейоза). Наблюдается преим. у анеуплоидных и полиплоидных организмов. Обычно истинная мейотическая конъюгация возможна лишь в одной паре гомологичных хромосом. Появление М., как правило, приводит к нарушению распределения хромосом в анафазе и образованию гамет с их аномальным числом, что является причиной полной или частичной стерильности развивающейся из них особи.

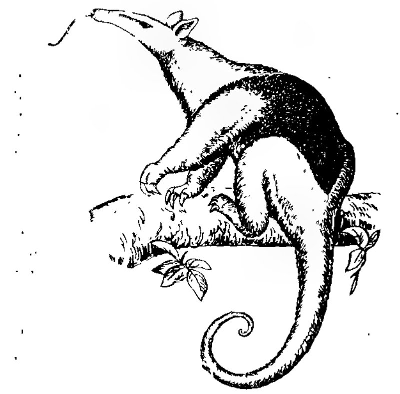
МУЛЬТИФУНКЦИОНА́ЛЬНОСТЬ О́РГАНОВ, выполнение данным органом одновременно нескольких функций, среди к-рых обычно можно выделить главную (основную) и ряд второстепенных.

В концепции М. о. под функцией понимается биол. роль органа (его адаптивное значение). Напр., осн. функция плават. пузыря у лучепёрых рыб — гидростатическая (регуляция плавучести путём изменения объёма), но этот орган используется и как барорецептор, сигнализирующий о глубине погружения, и как аппарат трансформации звуковых колебаний, повышающий чувствительность органа слуха, а у примитивных лучепёрых — и как дополнит. орган дыхания (первоначальная основная функция этого органа — функция лёгкого у древних костных рыб). Сосудистые пучки у растений — не только проводящие пути, но и важный конструктивный элемент, обеспечивающий поддержание формы растения. М. о. — важное свойство многих биол. систем, облегчающее их эволюц. перестройки путём *смены функций*.

МУ́НГО, полосатый мангуст (*Mungos mungo*), млекопитающее сем. виверровых. Единств. вид рода. Дл. тела 30—45 см, хвоста 23—29 см. Ноги короткие. Окраска серовато-бурая, на спине и боках тёмные поперечные полосы. Обитает в Африке (к Ю. от Сахары). Живёт группами, по берегам рек, в кустарниках. Детёнышей 3—6.

МУНТЖА́К (*Muntiacus muntjak*), млекопитающее сем. оленевых. Дл. тела ок. 1 м, масса ок. 25 кг. У самцов небольшие, кончающиеся вилкой рога, сидящие на высоких выростах лобных костей. Верх. клыки выступают из-под верх. губы. Окраска желтовато-серая. Распространён в джунглях Юго-Вост. Азии, включая о-ва Суматра, Ява, Калимантан. Объект охоты. Акклиматизирован в Европе, США. См. рис. 2 при ст. *Оленевые*.

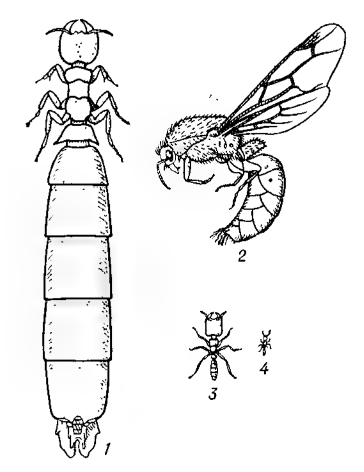
МУРАВЬЕ́ДОВЫЕ (Myrmecophagidae), семейство неполнозубых. Известны с нижнего миоцена Юж. Америки. Дл. тела 15—120 см, хвоста до 90 см. Конец морды у большинства трубковидный. Когти на передних лапах длинные, загнутые и острые. Длинный клейкий язык служит



Четырёхпалый муравьед (*Tamandua tetradactyla*).

для ловли насекомых (гл. обр. муравьёв и термитов). Зубов нет. 3 монотипич. рода: гигантские М. (*Myrmecophaga*), тамандуа (*Tamandua*) и карликовые М. (*Cyclopes*). Распространены от Юж. Мексики до Парагвая. Обитают в тропич. лесах, но встречаются и в саваннах. Наземные и древесные животные. Раз в год рождают 1 детёныша. Гигантский, или трёхпалый, М. (*M. tridactyla*) — в Красной книге МСОП.

МУРАВЬИ́ (Formicoidea), надсемейство жалящих перепончатокрылых с единств. совр. семейством Formicidae. 1-й, часто и 2-й сегменты брюшка тонкие, образуют стебелёк. У мн. М. развито жало и ядовитые железы; в составе их выделений — муравьиная к-та. Ок. 10 тыс. видов; распространены широко, кроме Антарктиды и Крайнего Севера; особенно многочисленны в тропиках; в СССР — ок. 350 видов. Живут семьями в сложных гнёздах от неск. десятков до сотен тысяч



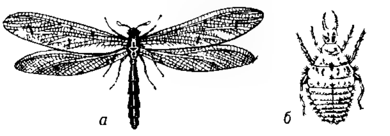
Африканский бродячий муравей (*Dorylus helvosus*): *1* — самка; *2* — самец; *3* — солдат; *4* — рабочий.

особей. В составе семьи — бескрылые рабочие (самки с недоразвитыми половыми органами, длина у разных видов от 0,8 до 30 мм), а также крылатые самцы (появляются лишь на короткое время и после спаривания погибают) и самки-основательницы. Оплодотворённые самки теряют крылья, основывают новые гнёзда (или остаются в своём гнезде) и откладывают яйца; живут до 20 лет. У нек-рых видов в гнезде может быть неск. таких самок — «цариц». Рабочие часто выполняют разные функции (полиэтизм — возрастной и кастовый): фуражиров, снабжающих гнездо пищей; солдат, охраняющих его; особей, служащих резервуарами для жидкой пищи (т. н. медовые бочки) и др. Механизмы регуляции полиморфизма и полиэтизма крайне разнообразны: неравноценность яиц, откладываемых «царицей» в разное время года; влияние на развитие личинок «царицы» (прямое и косвенное — через рабочих), а также физиол. состояния и поведения выкармливающих их рабочих; влияние размерных и др. различий между личинками на их последующее развитие и судьбу. В основе существования целостной семьи лежит обмен между особями пищей, выделениями желёз (трофаллаксис) и тесные взаимоотношения между яйцекладущей самкой и рабочими, гл. обр. посредством химич. чувства (обоняние, вкус). Исключительно велика в регуляции жизнедеятельности семьи роль феромонов. Нек-рые семьи подразделяются на части, имеющие постоянный состав особей, свои кормовые участки и способные перейти к самостоят. существованию — т. н. колонны. Ряд видов М. образует колонии, состоящие из неск. семей, поддерживающих обмен особями, пищей, совм. охрану колонии и т. д. Гнёзда строят в земле, под камнями, в трухлявой древесине (М. древоточцы); иногда сооружают надземные конусы (муравейники) из сухих веточек, хвои и т. п. М. ряда тропич. видов сшивают гнёзда из листьев. Бродячие М. (подсем. Dorylinae), обитающие в тропиках, гнёзд не строят. Пища М. — др. насекомые, семена растений; фуражиры собирают также нектар цветков, сладкие выделения тлей и кокцид; М. мн. видов разводят в своих гнёздах этих насекомых или грибницу. Нек-рые М., т. н. рабовладельцы, не имеют собств. рабочих, а используют таковых др. видов. Ввиду важной положит. роли ряда видов М. (особенно рыжих лесных рода *Formica*) в биоценозах. в СССР и ряде др. стран принимаются меры по их охране. 1 вид — *Liometopum microcephalum* — в Красной книге СССР. См. также рис. 22, 23 в табл. 25.

● Длусский Г. М., Муравьи рода формика, Л., 1967; Захаров А. А., Муравей, семья, колония, М., 1978.

МУРАВЬИ́НАЯ КИСЛОТА́, HCOOH, монокарбоновая к-та. В свободном виде содержится в крапиве, хвое, в выделениях муравьёв, пчёл. В форме сложных эфиров обнаружена в нек-рых плодах (напр., яблоках). Отрицательно заряженный ион М. к. — формиат, образуя активное соединение с тетрагидрофолиевой к-той, участвует в синтезе пуринов, в образовании формилметионин-т РНК, инициирующей синтез полипептидных цепей, и др. важнейших биосинтетич. реакциях организма. У растений М. к. синтезируется из гликолевой к-ты.

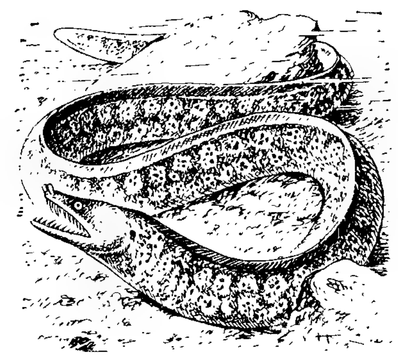
МУРАВЬИ́НЫЕ ЛЬВЫ́ (Myrmeleontidae, Myrmeleonidae), семейство сетчатокрылых. Взрослые М. л. похожи на стрекоз. Летают плохо. Ок. 2000 видов, преим. в тропиках; в СССР — ок. 10



Обыкновенный муравьиный лев (*а*) **и его личинка** (*б*).

видов, наиб. обычен обыкновенный М. л. (*Myrmeleon formicarius*). Личинки — хищники, с вытянутыми серповидными челюстями, превышающими длину головы; подстерегают добычу на поверхности почвы или на дне конусовидной ямки-ловушки, зарывшись в песок и выставив челюсти, движением к-рых сбрасывают вниз насекомых (напр., муравьёв), скатывающихся по сыпучему песку, схватывают их и высасывают.

МУРЕ́НОВЫЕ, мурены (Muraenidae), семейство рыб отр. угреобразных. Дл. до 3 м. Тело змеевидное, кожа голая.



Средиземноморская мурена (*Muraena helena*).

Спинной плавник начинается впереди жаберного отверстия, грудные отсутствуют. Челюсти вооружены длинными острыми зубами. Ядовитых желёз у оснований зубов нет. Окраска яркая, жёлто- или коричнево-зелёная, с пятнами и полосами разл. формы. Св. 10 родов, более 100 видов, в тропич. и субтропич. морях. Обитают у берегов в расщелинах камней, в подводных гротах и пещерах. Хищники, подкарауливают добычу — рыб, каракатиц, кальмаров. Иногда нападают на человека. Как и др. угри, М. проходят в своём развитии стадию лептоцефала (имеет короткое тупое рыло, закруглённый хвостовой плавник, слабую пигментацию). Мясо средиземноморской мурены (*Muraena helena*), достигающей дл. 1,5 м и массы 6 кг, издавна употребляют в пищу. Мясо нек-рых М. ядовито и может вызвать отравление. Крупные тропич. М.— объект спортивного лова.

МУСКА́ТНИК (*Myristica*), род вечнозелёных двудомных деревьев сем. мускатниковых порядка магнолиевых. 100—120 видов, от Юж. Индии и о. Шри-Ланка до Малайского архипелага и Полинезии. М. душистый (*M. fragrans*), родом с Молуккских о-вов, выс. 10—15 м, с кожистыми листьями и мелкими душистыми цветками, культивируют в тропиках обоих полушарий. Его жёлто-оранжевые плоды, величиной с куриное яйцо, имеют мясистый околоплодник и крупное семя (т. н. мускатный орех), снабжённое ветвистым красным ариллусом (присемянником), к-рый в высушенном виде наз. мускатным цветом или мацисом (пряность).

МУ́СКУС (лат. muscus, от санскр. мушкас — мошонка, яичко), пахучий продукт животного или растит. происхождения. Животный М.— продукт выделения мускусных желёз нек-рых пресмыкающихся и млекопитающих; играет роль химич. сигнала для мечения территории, привлечения особей др. пола и т. п., служит для смазки шерсти. Растит. М. содержится в корне дягиля лекарственного, в семенах гибискуса и в нек-рых др. растениях. Душистое начало растит. М.— макроциклич. лактоны, животного М.— макроциклич. кетоны. Используется в парфюмерии (обладает облагораживающим и фиксирующим действием). Запахом М. обладают нек-рые синтетич. вещества, применяемые вместо дорогостоящего натурального М.

МУ́СКУСНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, видоизменённые кожные железы нек-рых пресмыкающихся и млекопитающих, вырабатывающие мускус. У крокодилов одна пара М. ж. лежит по бокам ниж. челюсти, другая открывается в клоаку и может выпячиваться при спаривании. У черепах М. ж. находятся на месте соединения спинного и брюшного щитов. Среди млекопитающих М. ж. есть у самцов и самок выхухоли (в основании хвоста), бобра (в анальной области, в виде крупного мешка со складчатыми стенками и широким просветом), ондатры (крупные видоизменённые сальные железы, лежащие под кожей у корня муж. половых органов), виверровых. У самцов кабарги мускусный мешок, в стенке к-рого лежат крупные сальные и апокриновые железы, расположен на ниж. стенке живота.

МУССО́ННЫЕ ЛЕСА́, сезонные тропич. леса, в к-рых большинство деревьев сбрасывает листву на время резко выраженного сухого сезона, продолжающегося 4—5 мес. Особенно развиты в области действия муссонов (отсюда назв.) в Юж. и Юго-Вост. Азии (п-ова Индостан, Индокитай, Малакка); наиб. типичные М. л. занимают ниж. границу лесного пояса Ю.-В. Гималаев. В Австралии М. л. представлены эвкалиптовыми двухъярусными лесами, сходными с листопадными. М. л. встречаются также в Юж. Америке (вост. склоны Анд) и на Тихоокеанском побережье Центр. Америки. Различают 3 осн. группы формаций М. л. С м е ш а н н ы е М. л. с преобладанием в древостое терминалий (*Terminalia tomentosa* и др.), видов дальбергии (*Dalbergia*), альбиции (*Albizzia*), бомбакса и др., в подлеске — бамбуков, невысоких пальм. В т и к о в ы х М. л. древостой образован чаще всего тиковым деревом (*Tectonia grandis*), выс. 20—25 (иногда до 40) м, подлесок — неск. видами акации, сбрасывающими листву, и вечнозелёными видами бутеи (*Butea*), альбиции; в травяном покрове обильны однолетники, в более сухих вариантах таких лесов господствуют многолетние злаки. Для с а л о в ы х М. л., в древостое к-рых доминирует саловое дерево (*Schorea robusta*), характерна примесь из видов терминалии, стеркулии (*Sterculia*), диллении (*Dillenia*) и др. Во всех группах М. л. лианы и эпифиты немногочисленны. Широкое использование в х-ве ценной древесины осн. лесообразующих пород привело к усиленной вырубке М. л. (в Таиланде, напр., в 1963 М. л. составляли 53% лесов, а в 1978 25%). См. также *Тропический лес*.

МУСТА́НГ, одичавшая домашняя лошадь, завезённая европейцами в Сев. Америку. Была широко распространена в прериях Сев. Америки. Местное население охотилось на М. и приручало их. В 18 в. М. было ок. 4 млн., к 20 в. численность сократилась до 20 тыс.

МУТАГЕНЕ́З (от *мутации* и . . . *генез*), искусственное получение мутаций с помощью физич. или химич. мутагенов. Один из важнейших приёмов эксперим. генетики. В селекции М. используют для получения перспективных мутантов животных, растений и микроорганизмов. Часто термины «мутагенез» и «мутационный процесс» отождествляются, что не оправдано, т. к. мутационный процесс — это многоэтапный процесс возникновения спонтанных или индуцированных мутаций, а М.— процесс индукции мутаций. См. также *Мутации*, *Мутант*, *Мутагены*.

МУТАГЕ́НЫ (от *мутации* и греч. -genēs — рождающий, рождённый), физич. и химич. факторы, воздействие к-рых на живые организмы приводит к появлению мутаций с частотой, превышающей уровень спонтанных мутаций. К физич. М. относятся все виды ионизирующих излучений (гамма- и рентгеновские лучи, протоны, нейтроны и др.), ультрафиолетовое излучение, высокие и низкие темп-ры, к химич.— мн. алкилирующие соединения, аналоги азотистых оснований нуклеиновых к-т, нек-рые биополимеры (чужеродные ДНК или РНК), алкалоиды и мн. др. М., увеличивающие частоту мутаций в сотни раз (нитрозопроизводные мочевины), наз. супермутагенами. М. нередко являются канцерогенами и тератогенами. В СССР и др. странах мира созданы спец. ин-ты и лаборатории, проверяющие на мутагенность все новые химич. соединения.

МУТА́ЗЫ, ферменты класса изомераз или трансфераз, катализирующие обратимые реакции переноса отд. групп от одного участка молекулы к другому. Напр., М. осуществляют перенос фосфорильного остатка в молекулах фосфосахаров из положения 1 в положение 6 при гликогенолизе или превращении 3-фосфоглицерата в 2-фосфоглицерат при гликолизе (см. также *Киназы*).

МУТА́НТ, наследственно изменённая в результате мутации форма организма. М. могут возникать спонтанно либо под воздействием мутагенов. Большинство М. отличается от исходных организмов (т. н. диких форм) нарушениями разл. структур и функций и, как правило, имеют пониженную жизнеспособность. Гораздо реже возникают М., обладающие в обычных условиях среды селективными преимуществами (в т. ч. при искусств. отборе — хозяйственно ценными). Такие М. широко используют для выведения новых сортов растений и пород животных, а также для получения штаммов микроорганизмов — продуцентов аминокислот, витаминов, антибиотиков и др. биологически активных веществ. В генетике М. используют для изучения закономерностей мутационного процесса, строения и функционирования генетич. аппарата, путей биосинтеза разл. веществ и др. М. играют важную роль в эволюции, т. к. представляют собой исходный материал для естеств. отбора.

МУТА́ЦИИ (от лат. mutatio — изменение), внезапные, естественные или вызванные искусственно наследуемые изменения генетич. материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма. Основы учения о М. заложены Х. Де Фризом в 1901, молекулярные механизмы М. стали выясняться с развитием молекулярной генетики в сер. 20 в.

М. называют прямыми, если их проявление приводит к отклонению признаков от т. н. дикого типа (наиб. распространённого в природе), и обратными, или реверсиями, если их проявление приводит к полному или частичному восстановлению дикого типа. М. бывают генеративными (происходят в половых клетках и в этом случае передаются последующим поколениям), соматическими (происходят в любых других — соматич.— клетках организма и в этом случае наследуются только при вегетативном размножении), ядерными (затрагивают хромосомы ядра) и цитоплазматическими (затрагивают генетич. материал, заключённый в цитоплазматич. органоидах клетки — митохондриях, пластидах и т. п.). В зависимости от характера изменений в генетич. материале, различают М.: точковые, инсерции, хромосомные перестройки, или аберрации, и М., заключающиеся в изменении числа хромосом. Т о ч к о в ы е М. представляют собой вставки или выпадения, а также изменения (транзиции и трансверсии) пары нуклеотидов ДНК (или нуклеотида РНК). Они могут изменять функцию отд. генов, а также неск. соседних генов одного оперона в случае полярного эффекта, т. е. выключения всех генов, расположенных дистально от оператора по отношению к возникшей М. (полярные М.). И н с е р ц и и — вставки молекул ДНК в ген, приводящие чаще всего к его инактивации или к сильному полярному эффекту в оперонах. Х р о м о с о м н ы е п е р е с т р о й к и возникают в осн., по-видимому, за счёт «незаконной» рекомбинации, т. е. рекомбинации негомологичных участков генетич. материала. К ним относятся: делеции, в т. ч. дефишенси (концевые нехватки хромосом), характерные для эукариотич. организмов, имеющих линейные группы сцепления; инверсии, дупликации, транслокации, транс-

позиции — перемещения участков генетич. материала, соизмеримых по длине с геном, между хромосомами или в пределах одной хромосомы. Изменения числа хромосом в клетках организма м. б. кратными гаплоидному набору (полиплоидия или гаплоидия), а также не кратными гаплоидному набору (анеуплоидия).

Нередко М. разделяют на генные, хромосомные и геномные, в соответствии с уровнями носителей генетич. информации. К генным относят все точковые М., к геномным — изменения числа хромосом. Хромосомные аберрации м. б. отнесены как к генным, так и к хромосомным М. в зависимости от размера участка, затрагиваемого аберрацией. В зависимости от фенотипич. проявления М. нередко подразделяют на морфологич., биохимич., летальные и т. д., а в зависимости от доминантности или рецессивности мутантных признаков — на доминантные и рецессивные. Фенотипич. проявление могут иметь не только генные, но и хромосомные мутации вследствие нарушения целостности генов, в к-рых локализуются разрывы хромосом, являющиеся причиной перестроек. Кроме того, фенотипич. проявление перестроек м. б. обязано эффекту положения генов.

М. присущи всем живым организмам. Индуцированные М. возникают в результате вызванного действием мутагенов нарушения нормальных процессов редупликации, рекомбинации, репарации, или расхождения носителей генетич. информации. Спонтанные М. возникают как ошибки при воспроизведении генетич. материала, поскольку редупликация не происходит с абс. точностью, а процессы репарации не обладают абс. эффективностью. Генные М., составляющие осн. долю всех М., вызывают чрезвычайно разнообразные изменения признаков. Большинство из М. вредны для организма (нередко мутантный ген может обусловить наследственное заболевание, уродство и даже гибель развивающегося организма). Очень редко возникают генные М., улучшающие те или иные свойства, но именно они дают осн. материал для естеств. и искусств. отбора, являясь необходимым условием эволюции в природе и селекции полезных форм растений, животных и микроорганизмов. Частота спонтанного мутирования у каждого вида генетически обусловлена и поддерживается на оптим. уровне.

● Ауэрбах Ш., Проблемы мутагенеза, пер. с англ., М., 1978; Дубинин Н. П., Пашин Ю. В., Мутагенез и окружающая среда, М., 1978; Митрофанов Ю. А., Олимпиенко Г. С., Индуцированный мутационный процесс эукариот, М., 1980; Щербаков В. К., Мутации в эволюции и селекции растений, М., 1982.

МУТА́ЦИИ ВА́АГЕНА, разновидности одного и того же вида животных, сменяющие друг друга во времени. Термин введён В. Ваагеном (1869) для характеристики резких морфологич. отличий между формами юрских аммонитов, сменяющими друг друга в последовательно стратиграфич. слоях. По мнению Ваагена, смена форм определяется внутр. факторами развития вида, а внеш. условия незначительно влияют на этот процесс (см. *Ортогенез*). В дальнейших работах представления Ваагена были развиты др. учёными. Дж. Симпсон в 1943 применил термин «хроноклин» для обозначения постепенного изменения к.-л. признака в популяциях или видах, сменяющих друг друга во времени.

МУТАЦИОНИ́ЗМ, концепция в биологии, рассматривающая эволюцию как скачкообразный процесс, происходящий в результате крупных единичных наследств. изменений. Согласно М., подобные изменения, наз. макромутациями или сальтациями, возникая у особей исходного вида, сразу создают новые жизненные формы, к-рые при наличии благоприятных условий среды становятся родоначальниками новых видов. Рассматривая в качестве движущей силы эволюции внутренний, по отношению к организму, фактор изменения наследственности, М. отрицает творческую роль естеств. отбора, отводя ему значение фактора, ограничивающего разнообразие жизненных форм (посредством устранения вариантов организации, не соответствующих окружающей среде). В этом М. близок к автогенезу, от к-рого отличается отрицанием непрерывности эволюции. М. не представляет собой единой теории — это течение эволюционизма поддерживали разные авторы и с разл. позиций. Основателем М. является Х. Де Фриз, создавший мутационную теорию эволюции. Подобные взгляды лежат в основе теории преадаптации (Л. Кено), сальтационной теории (Р. Гольдшмидт) и ряда менее известных концепций.

● Современные проблемы эволюционной теории, Л., 1967.

МУТАЦИО́ННАЯ ТЕО́РИЯ, утверждает, что из двух категорий изменчивости — непрерывной и прерывистой (дискретной), только дискретная изменчивость передаётся по наследству. Разработана голл. ботаником Х. Де Фризом в 1901—1903. Осн. положения М. т.: мутация возникает внезапно, без всяких переходов; мутантные формы вполне устойчивы; мутации — изменения качественные и в отличие от ненаследств. изменений (флуктуаций) не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа (моды); мутации возникают в разных направлениях и могут быть как полезными, так и вредными; выявление мутаций зависит от числа проанализированных особей; одни и те же мутации могут возникать повторно. Осн. ошибкой в М. т. Де Фриза было утверждение, что в результате мутации без участия естеств. отбора могут сразу возникать новые виды. В действительности мутационная изменчивость наряду с комбинативной создаёт материал для естеств. отбора, к-рый формирует виды в процессе эволюции. В дальнейшем выяснилось, что ошибка Де Фриза была связана с тем, что растение энотера (*Oenothera lamarkiana*), с к-рым он работал, представляло собой сложную полигетерозиготу, а изменения, к-рые Де Фриз принял за мутации,— результат расщепления этой гетерозиготы. Тем не менее реальность мутационной изменчивости была в дальнейшем доказана многочисл. исследователями и осн. положения М. т. получили развитие и эксперим. подтверждение (см. *Мутации*). Сходную систему представлений о роли дискретных наследств. изменений в эволюции (теория гетерогенезиса) разработал С. И. Коржинский (1899).

● Коржинский С. И., Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов, СПБ, 1899 (Записки АН. Серия 8. Отдел физико-математич., т. 9, № 2); Де Фриз Г., Избр. произв., [пер. с нем.], М., 1932.

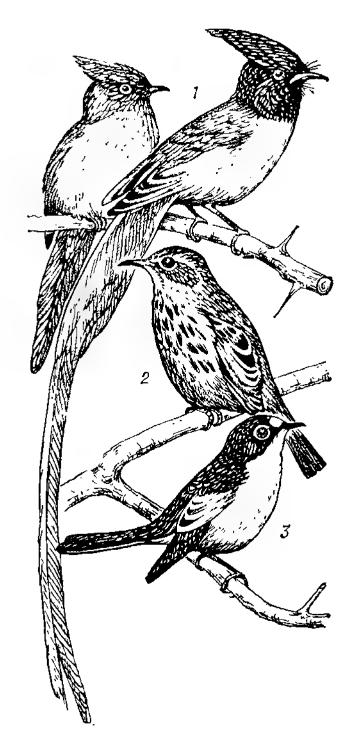
МУТО́Н, элементарная единица мутирования, т. е. наименьший участок генетич. материала, изменение к-рого представляет собой улавливаемую фенотипически мутацию и приводит к нарушению функции к.-л. гена. Термин «М.», предложенный С. Бензером в 1957, вышел из употребления, т. к. установлено, что единицей мутирования является пара нуклеотидов в двуцепочечной молекуле ДНК или один нуклеотид, если генетич. материал организма представлен одноцепочечной молекулой ДНК (нек-рые бактериофаги) или РНК (РНК-содержащие вирусы).

МУТУАЛИ́ЗМ (от лат. mutuus — взаимный), форма симбиоза, при к-рой два разл. организма возлагают друг на друга регуляцию своих отношений с внеш. средой. При этом отношения между партнёрами характеризуются взаимовыгодностью и ни один из них не может существовать без другого. Примером М. могут служить термиты и живущие у них в кишечнике жгутиконосцы, обладающие способностью переваривать поглощаемую термитами клетчатку, к-рую эти насекомые без симбионтов не способны усваивать.

МУХОЛО́ВКИ (Scutigeromorpha), отряд губоногих. Дл. 15—45 мм. 15 пар длинных тонких бегательных ног (чем М. похожи на пауков и сенокосцев) с многочлениковой лапкой. Развитая трахейная система и эпикутикула позволяют хорошо переносить недостаток влаги. Ок. 300 видов, гл. обр. в Средиземноморье; в СССР — 3 вида, в т. ч. обыкновенная М. (*Scutigera coleoptrata*), дл. 16—26 мм, на Кавказе и в Крыму. В сумерках быстро бегают в погоне за мухами (отсюда назв.) и др. насекомыми; нередко обитают в домах. Откладывают одиночные яйца. См. рис. 10 при ст. *Многоножки*.

МУХОЛО́ВКИ, несколько родов птиц (*Muscicapa*, *Ficedula*, *Cyanoptila* и др.) сем. мухоловковых, имеющих сходные признаки: широкий, плоский клюв со щетинками у основания и короткие ноги; цевка сзади одета двумя щитками. Дл. 11—15 см. В СССР — 13 видов. Серая М. (*M. striata*) распространена на В. до Читы, мухоловка пеструшка (*F. hypoleuca*) — до Енисея; сибирская (*M. sibirica*), пестрогрудая (*M. griseisticta*), ширококлювая (*M. latirostris*) и желтоспинная (*M. narcissina*) М. встречаются в Центр. и Вост. Сибири, синяя М. (*M. cyanomelana*) — только в Приморье и на Ю. Хабаровского кр. М. селятся в разрежённых лесных насаждениях и по опушкам леса; серая М. и мухоловка-пеструшка обычны в садах и у жилья человека. Поедают насекомых, в т. ч. наносящих ущерб сельскому и лесному х-вам. См. рис. 2, 3 при ст. *Мухоловковые*.

МУХОЛО́ВКОВЫЕ (Muscicapidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 9—23 см (исключая райских мухоловок, у к-рых очень длинные средние рулевые перья). Клюв у большинства широкий, плоский, с хорошо развитыми щетинками у основания, у австралийских мухоловок-толстоголовок он сжат с боков. Ноги короткие, как и у др. древесных птиц, мало пригодные для ходьбы. 82 рода, св. 330 видов, в Евразии, Африке, Австралии и на нек-рых о-вах Тихого ок. В СССР 4 рода — 3 рода мухоловок и райские мухоловки, 15 видов, в т. ч. 1 залётный. Распространены широко, кроме тундры и пустынь. Одиночные птицы. Гнёзда на деревьях, в дуплах, на строениях, в расселинах скал и обрывов. В кладке 2—6 яиц. Насекомоядные; добычу преим. хватают в воздухе, взлетая с наблюдат. пункта, реже кормятся на земле или в кронах деревьев. 2 вида в Красной книге МСОП. Иногда в сем. М. включают славковых и дроздовых. См. рис. на стр. 388.

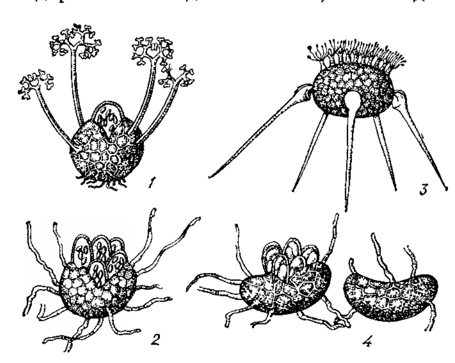


Мухоловковые: *1* — райская мухоловка (*Terpsiphone paradisi*), самка (слева) и самец; *2* — серая мухоловка (*Muscicapa striata*); *3* – мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*).

МУХОМО́РЫ (*Amanita*), род грибов сем. аманитовых (Amanitaceae) порядка агариковых. Плодовое тело у молодых М. заключено в общее покрывало, к-рое затем разрывается, оставляя в основании ножки мешковидное влагалище, а на поверхности шляпки разл. размеров белые лоскутки, бородавки или хлопья. Шляпка белая, зеленоватая, оливковая, сероватая, серо-фиолетовая, красно-буроватая, красная. Гименофор покрыт частным покрывалом, от к-рого при увеличении размеров плодового тела остаётся плёнчатое кольцо в верх. части ножки. Пластинки приросшие, свободные или нисходящие, белые или с желтоватым оттенком. Осн. пластинки чередуются с врастающими между ними укороченными пластинками. Растут в лесах разного типа, в умеренных широтах, в СССР с июня по октябрь. Микоризообразователи. Ок. 100 видов. Распространены в Евразии, Сев. и Юж. Америке, Австралии, Африке; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Сибири и на Д. Востоке. Широко распространён на всех континентах М. красный (*A. muscaria*), с ярко-оранжевой или красной шляпкой, сначала клейкой, позднее блестящей. Содержит холин, алкалоиды мускарин и мусцилин, гидроксиловую к-ту — токсичные вещества, действующие возбуждающе на нервную систему и вызывающие галлюцинации. В СССР растёт повсюду (кроме Армении, Азербайджана, Ср. Азии) с июля по сентябрь. В странах Юж. Америки, в Индии, у народов Крайнего Севера считается «божественным грибом». Также повсеместно встречается М. пантерный (*A. pantherina*), со шляпкой разл. оттенков коричневого цвета и клубневидной у основания ножкой; растёт как в листв., так и в хвойных лесах с августа по сентябрь. Содержит алкалоид гиосциамин, близкий к атропину. Водный экстракт этого гриба обладает инсектицидными свойствами. Имеются съедобные виды, напр. М. серо-розовый (*A. rubescens*), цезарский гриб (*A. caesaria*), и смертельно ядовитые — бледная поганка и М. вонючий (*A. virosa*). М. щетинистый (*A. solitaria*) — в Красной книге СССР.

МУЦИ́НЫ, сложные белки (гликопротеиды), входящие в состав секретов слизистых желёз. Содержат гл. обр. кислые полисахариды, соединённые с белком ионными связями. Ф у к о м у ц и н ы (с высоким содержанием фукозы) встречаются в большинстве секретов слизистых желёз желудочно-кишечного тракта, придают слизистой оболочке влажность и эластичность, предохраняя её от воздействия протеолитич. ферментов, к к-рым М. устойчивы. С и а л о м у ц и н ы (с высоким содержанием N-ацетилнейраминовой к-ты) слюны подчелюстной и подъязычной желёз способствуют смачиванию и склеиванию пищ. комка и его прохождению по пищеводу. Фолликулы яичника содержат фукомуцины или сиаломуцины.

МУЧНИСТОРОСЯНЫ́Е ГРИБЫ́, э р и з и ф о в ы е г р и б ы (Erysiphales), порядок пиреномицетов. Поверхностный мицелий со спец. присосками — аппрессориями, в эпидермальные клетки растений проникают короткие гифы с гаусториями. В цикле развития обычно 2 стадии: бесполая — конидиальная и половая — сумчатая. В течение вегетационного периода размножаются конидиями (в условиях тропиков часто только конидиальная стадия). Конидии располагаются цепочкой или одиночно, на поверхности поражённого органа образуют характерный мучнистый налёт (отсюда назв. заболевания — мучнистая роса). Плодовые тела (клейстотеции) диам. 50—180 мкм, шаровидные или неск. вогнутые на вершине, с простыми или разветвлёнными выростами — придатками; содержат от 1 до 22 асков, в каждом



Типы клейстотециев некоторых родов мучнисторосяных грибов: *1* — подосфера (*Podosphaera*); *2* — эризифе (*Erysiphe*); *3* — филлактиния (*Phyllactinia*); *4* — левейллула (*Leveillula*).

из которых от 2 до 8 аскоспор. Классификация М. г. основана на строении плодовых тел. 20 родов, ок. 100 видов, распространены широко. Облигатные паразиты растений, многие приурочены к определённому растению-хозяину. Гриб *Erysiphe graminis* вызывает мучнистую росу злаков, имеет неск. специализир. форм — пшеничную, ржаную, ячменную; *E. piso*, *E. trifolia* паразитируют на бобовых, *E. betae* — на сахарной свёкле, формы *E. cichoracearum* — гл. обр. на сложноцветных, тыквенных, табаке, картофеле. Грибы рода подосфера (*Podosphaera*) поражают плодовые культуры, сферотека (*Sphaerotheca*) — розы и мн. др. кустарники.

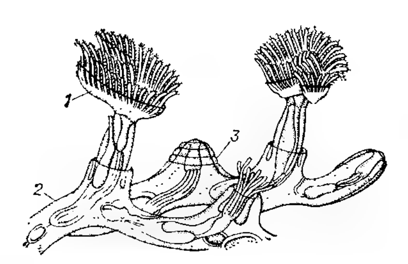
МУЧНЫ́Е ХРУЩАКИ́, жуки родов *Tenebrio* и *Tribolium* сем. чернотелок. Большой М. х. (*Tenebrio molitor*), дл. 12—16 мм, чёрный или бурый, издаёт резкий неприятный запах. Личинка (мучной червь) светло-жёлтая. Распространён по всей Европе, живёт в домах и складах в муке, хлебопродуктах, отрубях, изредка встречается также в почве и гниющей древесине. Малый М. х. (*Tribolium confusum*) похож на большого, но мельче (дл. 3—4 мм), красно-рыжий. Распространён широко, повреждает муку, хлебопродукты, крупы, горох, табак. В тёплых помещениях даёт неск. поколений в год. При массовом размножении М. х. портят заселённую ими муку, к-рая становится комковатой, с неприятным запахом и вкусом (в пищу непригодна). См. рис. 11 в табл. 29.

МУШМУЛА́ (*Mespilus*), род листопадных деревьев или кустарников сем. розовых с единств. видом М. германская, или обыкновенная (*M. germanica*). Растёт на Балканском п-ове, в М. Азии, Иране,

Мушмула: *1* — мушмула германская: *а* — цветущая ветвь, *б* — плод; *2* японская мушмула: *а* — цветущая ветвь; *б* - плод.

в СССР — на Кавказе, в Крыму, Туркмении. Возделывают там же как плодовую культуру (плод — округлый, костянковидный). Служит подвоем для эриоботрии японской (*Eriobotrya japonica*), к-рую часто называют также японской М. Вечнозелёное дерево или кустарник, выс. до 6 м (того же семейства), в Китае и Японии. Плодовая культура. Из семян готовят суррогат кофе.

МША́НКИ (Bryozoa), класс щупальцевых. Известны с ордовика. Колониальные животные. Колонии древовидные, коркообразные, иногда значит. размеров (до неск. см). Состоят из отд. особей — зооидов (дл. до 1 мм). Нежная передняя часть каждой особи — п о л и п и д — неск. выдаётся над колонией и при раздражении может целиком втягиваться в заднюю часть — ц и с т и д, одетый утолщённой кутикулой. Полипид несёт рот, окружённый щупальцами, и спинной анус. Подковообразный лофофор (или т. н. щупальценосец) свойствен лишь пресноводным М. (отр. Phylactolaemata); у других щупальца расположены по кругу. Вторичная полость тела (целом) тонкой перегородкой делится на передний (щупальцевый) и задний (туловищный) отделы. Кишка петлеобразная. Дыхат. и выделит. систем нет. Кровеносная система редуцирована. Нервная система — из одного ганглия и отходящих от



Мшанка *Plumatella repens* **(участок колонии):** *1* - полипид с расправленным лофофором; *2* — стенка цистида; *3* — втянутый полипид.

него первов. Гермафродиты. Яйца развиваются в воде, в полости тела или в выводковых камерах. Личинки разнообразны, иногда снабжены двустворчатой раковинкой (цифонаут); нек-рые лишены кишечника. Осев на дно, личинка образует почки двух первых особей колонии. Для мор. М. характерен резкий полиморфизм особей колонии. 4 отр., ок. 4000 современных и почти столько же ископаемых видов. Обитают преим. в морях (от прибрежных камней до больших глубин). В пресных водах обычны представители рода *Plumatella*, к-рые образуют стелющиеся по субстрату ветвящиеся колонии или массивные наросты, и *Cristatella*, способные к передвижению.

МЫ́ЛЬНОЕ ДЕ́РЕВО (*Sapindus*), род вечнозелёных или листопадных деревьев сем. сапиндовых. Листья очередные, перистые. Цветки в метельчатых соцветиях. Ок. 15 видов, в тропиках Азии и Америки. Плоды богаты сапонинами и используются местным населением как заменитель мыла. Виды М. д. культивируют в тропиках и субтропиках гл. обр. для получения сапонинов. В СССР на Черномор. побережье Кавказа выращивают как декоративные 3 вида, в т. ч. М. д. настоящее (*S. saponaria*). Иногда М. д. наз. кёльрейтерию метельчатую (*Koelreuteria paniculata*), дерево того же семейства, растущее в Вост. Азии и содержащее сапонины в коре.

МЫЛЬНЯ́НКА, сапонария (*Saponaria*), род одно- или многолетних трав сем. гвоздичных. Ок. 30 видов, в умеренном поясе Евразии, гл. обр. в Средиземноморье. В СССР — 10 видов, в т. ч. М. лекарственная (*S. officinalis*) — корневищный многолетник с белыми или розовыми цветками; встречается по заливным лугам, опушкам, кустарникам; часто разводится как декоративное (преим. махровые формы) и легко дичает. Цветки протандричные, опыляются бабочками (бражниками). Размножается семенами. Корневища и корни (т. н. красный мыльный корень) содержат сапонины, пектины, слизь и применяются в медицине и в ветеринарии; используются также для мытья шерсти и шёлка, при изготовлении халвы, шипучих напитков, пива. См. рис. 4 при ст. *Гвоздичные*.

МЫ́ТНИК (*Pedicularis*), род многолетних или реже одно- и двулетних трав сем. норичниковых. Цветки в верхушечных колосовидных или кистевидных соцветиях. Ок. 600 видов, в Сев. полушарии, большинство в Гималаях и Китае, 1 вид — в Юж. Америке; в СССР — ок. 110 видов, большинство в Ср. Азии. Произрастают гл. обр. в горах и в арктич. областях. Мн. виды обладают сезонным диморфизмом. М. способны к паразитизму: проникая гаусториями в корни растений разл. семейств, они истощают их, иногда вызывая гибель высасыванием воды и растворённых в ней веществ. Нек-рые М. ядовиты, другие (растущие в тундре виды) поедаются оленями. Иногда М. используют в народной медицине и в ветеринарии (гл. обр. как инсектициды).

МЫШЕВИ́ДКИ, сумчатые мыши (*Antechinus*), род хищных сумчатых. Наиб. примитивные и специализированные в семействе формы. Дл. тела 7—17 см, хвоста 6—18 см. Конечности пятипалые. Вместо выводковой сумки у ряда видов кожная складка. Зубная система примитивная. 12—14 видов, в Австралии, Тасмании, Нов. Гвинее. Лесные, наземные или полудревесные животные. Питаются насекомыми и др. беспозвоночными. 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 2 в табл. 49.

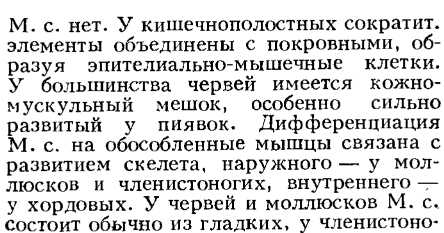
МЫШЕ́Й, название нек-рых сорных растений сем. злаков из родов полевичка (*Eragrostis*) и *щетинник*.

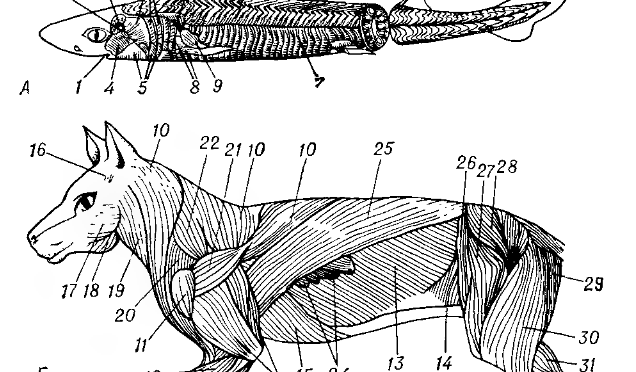
МЫШЕХВО́СТЫ, ланцетоносы (Rhinopomatidae), семейство летучих мышей. По ряду анатомич. признаков наиб. примитивные из летучих мышей. Хвост длинный, тонкий, лишь у основания заключённый в очень узкую межбедренную перепонку. Дл. тела 6—8 см, хвоста ок. 6 см. Единств. род *Rhinopoma*, 4 вида. Распространены на Аравийском п-ове, в Сев. Африке и Юго-Вост. Азии. Обитают преим. в р-нах с засушливым климатом, держатся большими колониями в пещерах, развалинах, разл. постройках. Наиб. известный представитель — большой М. (*R. microphyllum*), часто обитающий в древнеегипетских памятниках (гробницах фараонов).

МЫ́ШЕЧНАЯ СИСТЕ́МА, мускульная система, совокупность сократит. элементов мышечной ткани, объединённых обычно в мышцы и связанных между собой соединительной тканью. У одноклеточных и низших многоклеточных животных (трихоплакс, губки) М. с. нет. У кишечнополостных сократит. элементы объединены с покровными, образуя эпителиально-мышечные клетки. У большинства червей имеется кожно-мускульный мешок, особенно сильно развитый у пиявок. Дифференциация М. с. на обособленные мышцы связана с развитием скелета, наружного — у моллюсков и членистоногих, внутреннего — у хордовых. У червей и моллюсков М. с. состоит обычно из гладких, у членистоногих — из поперечнополосатых мышц, прикреплённых к наруж. скелету. У позвоночных животных М. с. составляет до $^1/_2$—$^1/_3$ массы тела. Она обеспечивает двигательную активность животных (в тесной связи со скелетом), транспортировку пищи, крови и др. веществ внутри организма. В М. с. происходит превращение химич. энергии в механич. и тепловую. Деятельность М. с. регулируется нервной системой и гуморально, питание её осуществляется кровью и лимфой. М. с. бесчерепных и позвоночных делят на *висцеральную мускулатуру* и соматическую, или *париетальную мускулатуру*. В последней выделяют осевую и мускулатуру конечностей.

Первично осевая мускулатура служила для передвижения животного в воде при горизонтальных изгибах тела и была представлена (как у совр. ланцетника) двумя продольными боковыми мышцами, разделёнными поперечными миосептами на миомеры, соответствующие миотомам. Из 3 предушных миотомов головы развились глазодвигательные мышцы. У рыб горизонтальная миосепта отделяет более мощную спинную часть туловищной мускулатуры с продольным направлением волокон от брюшной, в к-рой часть волокон идёт продольно (часто косо) от мышц живота. У наземных позвоночных спинная мускулатура развита слабее, чем у рыб, а в брюшной различаются прямая и косые мышцы живота.

Мускулатура парных плавников у рыб (первичная мускулатура конечностей) представлена мышцами — поднимающей и отводящей плавник (абдукция) и опускающей и приводящей его (аддукция). Отд. мышечные волокна могут выдвигать плавник вперёд (протракция) или оттягивать назад (ретракция). У наземных позвоночных мускулатура конечностей развивается из двух мускульных масс, сопоставимых с мышцами парных плавников рыб, образуя систему сгибателей и разгибателей, обособляется укрепляющая плечевой поясвторичная мускулатура, в к-рую входит трапециевидная мышца висцерального происхождения. См. также *Мышцы*.





Мышечная система. *А* — акула (рыбы); *Б* — кошка (млекопитающие): *1* — ротовое отверстие; *2* — брызгальце; *3* — мышца, поднимающая нёбно-квадратный хрящ; *4* — мышца, приводящая нижнюю челюсть; *5* — общий сжиматель висцерального аппарата (дорсальный — сверху, вентральный — снизу); *6* — спинная мускулатура; *7* — брюшная мускулатура; *8* — мышца, поднимающая грудной плавник и *9* — опускающая его; *10* — трапециевидная; *11* — дельтовидная; *12* — разгибатель предплечья; *13—14* — мышцы живота (*13* — наружная косая, *14* — прямая); *15* — грудная; *16* — височная; *17* — жевательная; *18* — двубрюшная; *19* — грудино-сосцевидная; *20* — надостистая; *21* — подостистая; *22* — поднимающая лопатку; *23* — трёхглавая плеча; *24* — нижние зубчатые; *25* — широкая мышца спины; *26* — портняжная; *27* — напрягающая фасцию бедра; *28* — средняя и большая ягодичные; *29* — полусухожильная; *30* — двуглавая бедра; *31* — икроножная.

МЫ́ШЕЧНАЯ ТКАНЬ (testus muscularis), составляет осн. массу мышц и осуществляет их сократит. функцию. Выделяют поперечнополосатую М. т.— скелетные и сердечная мышцы (иногда сердечную М. т. выделяют особо), гладкую и с двойной косой исчерченностью. У позвоночных почти вся скелетная М. т. развивается из парных метамерных зачатков мускулатуры тела — миотомов. Эмбриональные одноядерные клетки — миобласты — интенсивно делятся и, сливаясь друг с другом, дают начало «мышечным трубочкам», к-рые затем превращаются в дифференцированные мышечные волокна (см. *Поперечнополосатые мышцы*). Сердечная мышца развивается из прекардиальной мезодермы и состоит у позвоночных из прямоугольных сократит. клеток. Гладкая М. т. беспозвоночных развивается из мезодермальных листков и целомич. эпителия; у позвоночных гладкая М. т. кожи, стенок внутр. органов развивается из мезенхимы, а слюнных, потовых и молочных желёз — из эктодермы и состоит из одноядерных веретеновидных клеток (см. *Гладкие мышцы*). М. т. с двойной косой исчерченностью (в результате наблюдаемого в электронном микроскопе смещения тонких и толстых протофибрилл внутри каждой миофибриллы) встречается относительно редко — у нек-рых червей и в запирательных мышцах двустворчатых моллюсков. Особенность этой М. т.— медленное сокращение и возможность длительного (мн. часы) пребывания в сокращённом состоянии с миним. затратой энергии.

МЫШЕЧНОЕ ВЕРЕТЕНО́, сложный рецепторный орган в скелетных мышцах наземных позвоночных. Играет важную роль в организации движений, входит в систему проприоцепторов, участвует в формировании мышечного чувства. См. подробнее в ст. *Проприоцепторы*.

МЫ́ШЕЧНОЕ СОКРАЩЕ́НИЕ, укорочение или напряжение мышц в ответ на раздражение, вызываемое разрядом двигат. нейронов. Принята модель М. с., согласно к-рой при возбуждении поверхности мембраны мышечного волокна потенциал действия распространяется сначала по системе поперечных впячиваний поверхностной мембраны, а затем по системе продольных трубочек саркоплазматич. ретикулума. Вслед за этим из его трубочек и цистерн освобождаются ионы Ca^{2+}, к-рые переводят саркомер в активное состояние: молекулы актина и миозина, ориентированные параллельно оси мышц, сдвигаются относительно друг друга благодаря системе поперечных мостиков — элементов миозина. Т. о. длина миофибрилл в саркомере изменяется в результате скольжения актиновых нитей вдоль миозиновых, а сами нити при этом не укорачиваются. Каждый саркомер может укорачиваться примерно на 20% длины. По окончании состояния возбуждения происходит обратный поток Ca^{2+} внутрь саркоплазматич. ретикулума, поперечные мостики разрываются, мышечное волокно расслабляется.

М. с. сопровождается потреблением энергии, образующейся при гидролизе АТФ миозином. Быстрый ресинтез АТФ в мышце происходит благодаря креатинфосфату у позвоночных и ряда др. гуанидиновых фосфорилированных соединений у беспозвоночных (напр., аргининфосфат у иглокожих и членистоногих). Постоянное возмещение затрат богатых энергией связей этих соединений осуществляется в ходе процессов дыхания и гликолиза.

Различают М. с. изометрическое, когда мышца развивает усилие без изменения длины (при этом в ней растёт напряжение и расходуется энергия), и изотоническое, когда мышца укорачивается и утолщается, а напряжение её практически не изменяется. Напр., при совершении работы по перемещению груза мышца, как правило, сокращается сначала изометрически, а затем изотонически. Время одиночного сокращения для разных типов мышц колеблется от 5 до 200 мс. См. также *Миофибриллы*.

● Развитие сократительной функции мышц двигательного аппарата, Л., 1974; Хилл А. В., Механика мышечного сокращения, пер. с англ., М., 1972; Бэгшоу К., Мышечное сокращение, пер. с англ., М., 1985.

МЫ́ШЕЧНОЕ ЧУ́ВСТВО, ощущения, возникающие при раздражении чувствительных структур опорно-двигательного аппарата. Впервые на значение М. ч. указал И. М. Сеченов, назвав его «тёмным М. ч.». По совр. представлениям, ощущение движения (кинэстезия) складывается на основе информации, поступающей в ЦНС не только от рецепторов кожи, суставов и фасций, но и от мышечных веретён и сухожильных органов. Часто синонимом мышечной чувствительности считают термин «проприоцепция» (см. *Проприоцепторы*).

МЫ́ШИ (*Mus*), род мышиных. Дл. тела до 12,5 см, хвоста до 10,5 см. Ок. 40 видов, в Африке (исключая Сахару), в Евразии к Ю. от 60—63°, на нек-рых о-вах Малайского архипелага, Филиппинах. Ряд видов — синантропы. В СССР — 1 космополитич. синантропный вид — домовая М. и, по-видимому, 2—3 вида, постоянно обитающие в дикой природе. Семеноядны, активны ночью. В юж. р-нах и жилищах размножаются круглый год. Численность может резко колебаться.

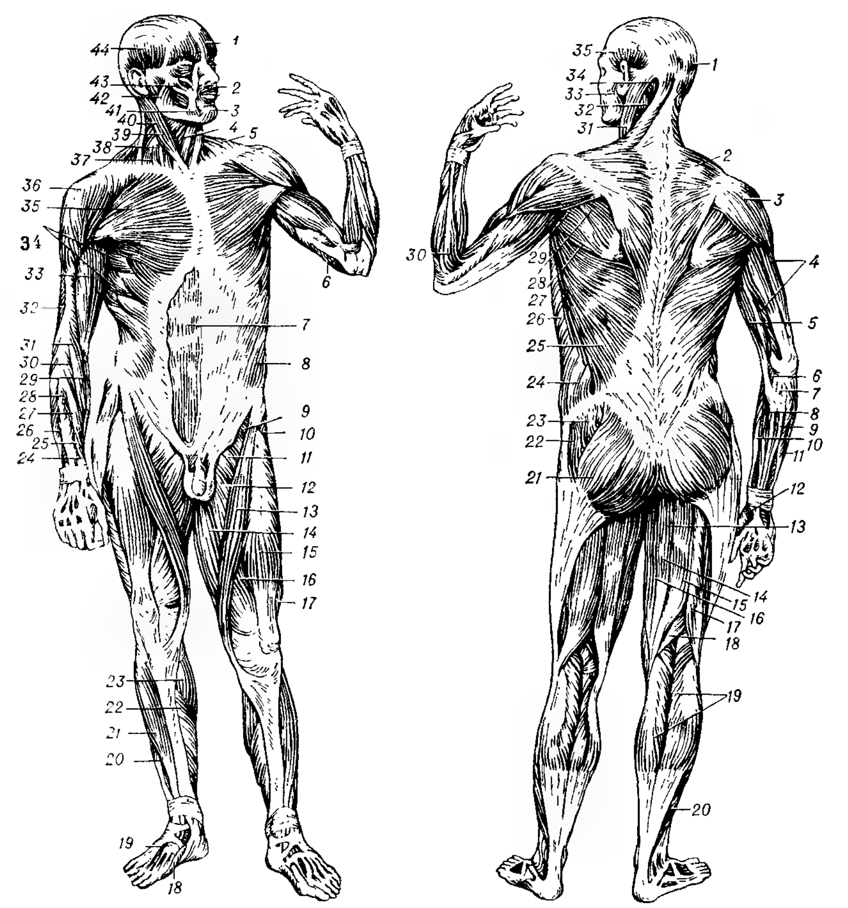
МЫШИ́НЫЕ (Muridae), семейство грызунов. Дл. тела от 5 до 48,5 см. Хвост длинный, у большинства голый. 100—120 родов, ок. 480 видов; в СССР — 5 родов: мыши, мыши-малютки (единств. вид), крысы и др., всего 12—13 видов. Распространены широко, исключая высокие широты в Вост. полушарии; нек-рые виды — синантропы из родов мышей и крыс — стали космополитами. Обычно роют норы. В спячку не впадают. В тёплом климате размножаются круглый год. В помёте от 1 до 22 детёнышей. Продолжительность жизни в естеств. условиях 1—3 года. Активны ночью и в сумерках. Наносят ущерб сельскому, лесному и складскому х-вам. Природные носители возбудителей не менее 20 инфекций, в т. ч. особо опасных: чумы, лептоспирозов, мышиных тифов и др. Мн. виды — объект генетико-популяционных и этологич. исследований. Мыши и крысы (чистые линии) — лабораторные животные. См. рис. 21, 22 при ст. *Грызуны*.

● Аргиропуло А. И., Мыши (Muridae), М.— Л., 1940 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, в. 5. Нов. сер., № 21).

МЫШО́ВКОВЫЕ (Sicistidae), семейство грызунов, иногда считают подсем. тушканчиковых. По размерам и внеш. виду напоминают мышей (дл. тела 5—9 см), хвост длиннее (6,5—11,5 см). 4 рода, в степной и лесной зонах Евразии и Сев. Америки; в горах до альп. лугов. В СССР 1 род — мышовки (*Sicista*), 6—9 видов. Активны ночью и в сумерках; зимой впадают в спячку. Делают норы или занимают чужие. Пища смешанная. См. рис. 25 при ст. *Грызуны*.

МЫ́ШЦЫ, мускулы (musculi), органы тела животных и человека, состоящие из мышечной ткани, способной сокращаться под влиянием нервных импульсов. Осуществляют перемещение тела в пространстве, смещение одних его частей относительно других (динамич. функция), активную фиксацию их положения относительно друг друга (статич. функция), изменение объёма полости тела или просвета сосуда, движение кожи и др. функции. В совокупности М. образуют *мышечную систему*. У человека М. составляют от 28—32% (женщины) до 35—45% (мужчины) массы тела. В зависимости от строения мышечных клеток различают *гладкие мышцы*, образующие *висцеральную мускулатуру*, и *поперечнополосатые мышцы*, формирующие *париетальную мускулатуру*. Большинство М., в осн. скелетные, относят к поперечнополосатым. Многочисл. М. (у человека ок. 600 скелетных М.) имеют разл. форму, строение, функцию и развитие. По форме различают М. длинные, короткие, широкие и круглые, по внутр. организации — простые (мышечные волокна параллельные) и перистые (косые волокна присоединяются к сухожилию с одной или двух сторон), по положению — поверхностные и глубокие, наружные и внутренние, латеральные и медиальные, по числу вовлекаемых в движение суставов — одно-, дву- или многосуставные М. Работа простых М. зависит от числа волокон и величины их сокращения, к-рое может превышать половину первонач. длины волокна. Перистые М., как правило, сильнее простых, дают выигрыш в скорости и, кроме того, в них большее кол-во волокон занимает меньший объём. Преобразования отд. М. в ходе эволюции связаны с перестройками их внутр. структуры. В типичной М. есть активно сокращающаяся часть — тело (брюшко) и пассивная часть — сухожилие, к-рое, как правило, находится на обоих концах М. и прикрепляет её к костям скелета. Каждая М. обильно снабжена нервными волокнами и капиллярами, подходящими к ней через соединительнотканные оболочки — перимизий и эндомизий. Напр., на 1 мм^3 М. в норме у человека приходится ок. 2000 капилляров; одно нервное волокно может иннервировать от 3—6 мышечных волокон (в латеральной прямой мышце глаза) до 120—160 (в трёхглавой мышце голени). Все М., кроме мимических, окружены фасциями.

Совместная работа М. организована по принципам синергизма и антагонизма. М.-синергисты действуют вместе в одном направлении, вызывая сходный эффект (напр., сгибание). М.-антагонисты совершают противоположно направленные движения (напр., одни — сгибание, другие — разгибание). Однако одна и та же М. в зависимости от режима работы может быть то синергистом, то антагонистом. По характеру выполняемых осн. движений и по действию на сустав различают М.: сгибатели, или флексоры, и разгибатели, или экстензоры; приводящие — аддукторы и отводящие — абдукторы; вращающие — ротаторы (супинаторы вращают конечность наружу, пронаторы — внутрь); поднимающие — леваторы, опускающие — депрессоры; сжимающие — сфинктеры, или констрикторы, расширяющие — дилататоры; напрягающие — тензоры и выпрямляющие — эректоры. Выделяют также мимические, жевательные и дыхательные М. Большинство определений функций относится к работе М. конечностей, свободных от опоры. Иногда они вводятся и в назв.



Скелетные мышцы человека. Вид спереди: *1* — затылочно-лобная; *2* — круговая мышца рта; *3* — подбородочная; *4* — грудино-подъязычная; *5* — трапециевидная; *6* — трёхглавая мышца плеча; *7* — прямая мышца живота; *8* — наружная косая мышца живота; *9* — подвздошно-поясничная; *10* — мышца, натягивающая широкую фасцию; *11* — гребешковая; *12* — длинная приводящая; *13* — портняжная; *14* — тонкая; *15* — прямая мышца бедра; *16* — медиальная широкая мышца бедра; *17* — боковая широкая мышца бедра; *18* — отводящая большой палец стопы; *19* — длинный разгибатель пальцев (сухожилие); *20* — длинный разгибатель пальцев; *21* — передняя большеберцовая; *22* — камбаловидная; *23* — икроножная; *24* — короткий разгибатель большого пальца кисти; *25* — длинный разгибатель большого пальца кисти; *26* — локтевой сгибатель запястья; *27* — короткий лучевой разгибатель запястья; *28* — разгибатель пальцев; *29* — лучевой сгибатель запястья; *30* — длинный лучевой разгибатель запястья; *31* — плечелучевая; *32* — трёхглавая мышца плеча; *33* — двуглавая мышца плеча; *34* — передняя зубчатая; *35* — большая грудная; *36* — дельтовидная; *37* — средняя лестничная; *38* — передняя лестничная; *39* и *40* — грудино-ключично-сосцевидная; *41* — опускающая угол рта; *42* — жевательная; *43* — большая скуловая; *44* — височная. Вид сзади: *1* — затылочно-лобная; *2* — трапециевидная; *3* — дельтовидная; *4* — трёхглавая мышца плеча; *5* — двуглавая мышца плеча; *6* — круглый пронатор; *7* — длинная ладонная; *8* — лучевой сгибатель запястья; *9* — поверхностный сгибатель пальцев; *10* — плечелучевая; *11* — локтевой сгибатель запястья; *12* — короткая мышца, отводящая большой палец кисти; *13* и *14* — полуперепончатая; *15* — полусухожильная; *16* — тонкая; *17* — двуглавая мышца бедра; *18* — полуперепончатая; *19* — икроножная; *20* — камбаловидная; *21* — большая ягодичная; *22* — натягивающая широкую фасцию; *23* — средняя ягодичная; *24* — наружная косая живота; *25* — широчайшая мышца спины; *26* — зубчатая передняя; *27* — большая круглая; *28* — подгребешковая; *29* — малая круглая; *30* — плечелучевая; *31* — грудино ключично-сосцевидная; *32* — ремённая мышца головы; *33* — жевательная; *34* — полуостистая; *35* — височная.

М. Все М. многофункциональны и их действие нельзя сводить к одной функции. Так, для большинства М. конечностей важна их работа в момент опоры и отталкивания. Систематич. усиленная работа М. (тренировка) увеличивает их массу, силу и работоспособность, чрезмерная работа приводит к утомлению, а бездеятельность — к атрофии.

● Бендолл Дж., Мышцы, молекулы и движение, пер. с англ., М., 1970; а также при ст. *Мышечное сокращение*.

МЮ́ЛЛЕРОВ КАНА́Л (по имени И. Мюллера), проток, соединяющий воронку и каналец предпочки (пронефроса) с полостью клоаки у зародышей позвоночных, кроме круглоротых, панцирной щуки и большинства костистых рыб. У самок М. к. превращается в яйцевод и его производные (см. *Матка*), у самцов — атрофируется, за исключением акуловых, цельноголовых и двоякодышащих рыб, некоторых хрящевых ганоидов и земноводных. У самцов млекопитающих остатки М. к. развиваются в мужскую матку — небольшую двурогую полость, открывающуюся в мочеполовой канал.

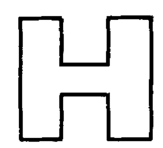
МЮ́ЛЛЕРОВСКАЯ ЛИЧИ́НКА, свободноплавающая мор. личинка нек-рых ресничных червей из отр. Polycladida. Открыта И. Мюллером в 1850. Тело с 8 или 10 лопастями. На брюшной стороне — рот, ведущий в глотку, и мешковидный кишечник. В процессе развития тело М. л. сплющивается, задняя его часть удлиняется, лопасти постепенно исчезают, и, опускаясь на дно, М. л. превращается в маленького червя. См. рис. 10 при ст. *Личинка*.

МЯГКОТЕ́ЛКИ (Cantharidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. до 15 мм. Окраска чёрная, коричневая, жёлтая или зелёная, с металлич. отливом. Покровы тела мягкие (отсюда назв.). Св. 3000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 200 видов. Личинки живут в лесной подстилке, реже под корой или в раковинах моллюсков. Хищники, пищеварение внекишечное: схватив добычу челюстями, личинка вводит в неё ферменты, разжижающие ткани, затем всасывает жидкую пищу. В тёплые дни зимующие личинки нек-рых М. появляются на снегу («снежный червь»). В лесной и лесостепной зонах Европ. части СССР обычна бурая М. (*Cantharis fusca*). См. рис. 36 в табл. 28.

МЯГКОТЕ́ЛЫЕ ЧЕРЕПА́ХИ, мягкокожие черепахи (Trionyxidae), семейство черепах. Тело и уплощённый костный панцирь (дл. от 25 до 90 см) покрыты мягкой кожей без роговых щитков, что обусловливает редко встречающееся у пресмыкающихся кожное дыхание. Кончик морды вытянут в мягкий хоботок, на конце к-рого находятся ноздри. Лапы широкие, между пальцами плават. перепонки. 7 родов, 22 вида, в реках Юго-Вост. Азии, Африки и Сев. Америки. Подвижные хищники, питаются гл. обр. рыбами и моллюсками. Откладывают от 20 до 70 яиц. В СССР, в бассейне р. Амур, — дальневосточная черепаха (*Trionyx sinensis*), дл. панциря до 25 см, — в Красной книге СССР. См. рис. 14 в табл. 44.

МЯ́ТА (*Mentha*), род многолетних трав сем. губоцветных. 20—25 видов, большинство в умеренном поясе Сев. полушария. Распространённая среди видов М. двудомность способствует образованию межвидовых гибридов. Как эфирномасличные и лекарств. растения неск. видов М. с давних пор культивируются во мн. странах мира. В СССР осн. р-ны возделывания — Краснодарский край, Украина, Молдавия и Белоруссия. В культуре чаще всего М. перечная (*M. × piperita*) — гибрид М. водной и М. колосовой (*M. aquatica × M. spicata*), в диком виде неизвестна. Трава М., богатая эфирным маслом, содержащим ментол, применяется как лекарств. средство. Масло употребляют также в парфюмерии и в пищ. пром-сти.

МЯ́ТЛИК (*Poa*), род многолетних, реже однолетних трав сем. злаков. Ок. 300 видов, в холодных и умеренных поясах обоих полушарий, в тропич. странах только в горах; в СССР — 84 вида. Растут на лугах, в степях, нек-рые — в лесах, тундрах и полупустынях. На С. лесной зоны введены в культуру как сенокосные и пастбищные М. луговой (*P. pratensis*) и М. болотный (*P. palustris*). В южных засушливых р-нах кормовое значение имеет эфемероид М. луковичный (*P. bulbosa*), на высокогорных пастбищах — М. альпийский (*P. alpina*). М. однолетний (*P. annua*) — широко распространённое сорное растение. 2 вида в Красной книге СССР. См. рис. 1 в табл. 21.



НАВА́ГИ (*Eleginus*), род рыб сем. тресковых. Верх. челюсть длиннее нижней. На позвоночнике вздутые поперечные отростки позвонков (парапофизы). Спинных плавников 3, анальных 2, они разделены широким промежутком. Усик на подбородке развит слабо. 2 вида: северная Н. (*E. navaga*) и вахня. Северная Н., дл. до 47 (обычно 15—25) см, масса до 700 г. Обитает в морях Сев. Ледовитого ок. (от Белого м. до Обской губы) вблизи берегов. Половая зрелость на 2—4-м году жизни, нерест в декабре — январе, обычно на течении, между островами. Плодовитость 6—90 тыс. икринок; икра придонная. Питается планктоном, бентосом и молодью рыб. Объект промысла.

НАВИ́КУЛА (*Navicula*), род диатомовых водорослей порядка двухшовных (Diraphales). Клетки одиночные, реже в колониях. Створки удлинённой формы, сужающиеся на концах, по ср. линии — щелевидный шов, движение слизи в к-ром, очевидно, позволяет Н. медленно передвигаться. Самый крупный род диатомей — ок. 1000 видов, гл. обр. в составе бентоса континентальных водоёмов и морей, а также в почве и горячих источниках. См. рис. 3 при ст. *Диатомовые водоросли*.

НАВО́ЗНИКИ (*Coprinus*), род грибов сем. навозниковых, или копринусовых (Coprinaceae), порядка агариковых. Шляпка диам. 1—11 см, колокольчатая, гладкая, хлопьевидно-чешуйчатая, волокнистая или радиально рубчатая, белая, серая или желтоватая. Пластинки свободные, сначала белые, при созревании спор чёрные. Ножка выс. от 3 до 20 см, толщиной 0,3—2,0 см, цилиндрическая. Мякоть шляпки при созревании спор расплывается в жидкость чернильного цвета. Ок. 200 видов, распространены почти по всему земному шару; в СССР чаще встречаются Н. серый, или чернильный (*C. atramentarius*), и Н. белый (*C. comatus*). Растут на перегнойной почве и навозе, на гниющих пнях и раст. остатках, с августа по октябрь. Активно участвуют в круговороте веществ в природе, разлагая органич. вещества. Применяются для биол. переработки древесных отходов в органич. удобрение. Ранее использовались для приготовления чернил.

НАВО́ЗНИКИ, экологич. группа жуков сем. пластинчатоусых, включающая подсемейства Aphodiinae, Geotrupinae (кравчики и др.), Scarabaeinae (скарабеи и др.), Coprinae (копры и др.) и др. Жуки и личинки большинства видов питаются навозом, у нек рых видов, напр. у лесного Н. (*Geotrupes stercorosus*), личинки развиваются в гниющем лесном опаде. Представители др. рода — навозничков (*Aphodius*) — повреждают корешки растений; кравчики запасают для личинок в норках срезанные ими всходы растений. Для мн. видов Н. характерна забота о потомстве. Активно разлагают органич. вещества. Мн. виды — промежуточные хозяева гельминтов.

НАДГОРТА́ННИК (epiglottis), эластичная хрящевая пластинка в гортани млекопитающих. Расположен в складке слизистой оболочки, кпереди от входа в гортань; при глотании отгибается назад, прикрывая вход в дыхат. пути, препятствуя попаданию пищи. См. рис. при ст. *Дыхания органы*.

НАДКО́СТНИЦА, периост (periosteum), наруж. соединительнотканная оболочка кости (исключая суставные поверхности, бугристости и т. п.). У взрослых животных и человека обычно двуслойная. В наруж. слое, иногда наз. адвентицией, залегает сплетение кровеносных сосудов; его ответвления проникают вместе с нервами через фолькмановские каналы в кость. Во внутр. слое, кроме коллагеновых, содержатся продольно ориентированные эластические волокна и костеобразующие клетки — остеобласты. Н. соединяет кость с окружающими тканями, обеспечивая её рост и регенерацию.

НАДПО́ЧЕЧНИКИ (glandulae suprarenales), парный эндокринный орган высших позвоночных, расположенный вблизи верх. полюса почки. Каждый Н. состоит из коркового слоя, или коры, и мозгового вещества. Обе эти части представляют собой две самостоятельные эндокринные железы, различающиеся по происхождению, строению и функциям. Кора (наруж. слой Н.) построена из стероидогенной ткани, имеет мезодермальное происхождение и секретирует гл. обр. кортикостероиды и небольшие кол-ва андрогенов и эстрогенов. Мозговое вещество (внутр. слой Н.) состоит из хромаффинной ткани, происходящей из тех же эктодермальных клеток, из к-рых образуется симпатич. нервная система, и секретирует гормоны адреналин и норадреналин. Гормоны Н. обладают широким спектром действия на обмен веществ, участвуют в регуляции жизненно важных функций и в адаптации организма к неблагоприятным условиям. Гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система — один из важнейших организаторов реализации общего *адаптационного синдрома* в организме позвоночных при разл. формах стресса.

НАДХРЯ́ЩНИЦА, перихондр (perichondrium), соединительнотканная оболочка хряща (за исключением хряща суставных поверхностей костей). Двуслойная: внешний, более плотный слой переходит без резких границ в окружающую соединит. ткань, внутренний (хондрогенный) — содержит клетки, способные превращаться в *хондробласты*, обеспечивающие рост хряща. Н. обильно иннервирована и васкуляризирована, из её кровеносных сосудов питат. вещества проникают в хрящ путём диффузии.

НАЕ́ЗДНИКИ, группа семейств и надсемейств паразитич. перепончатокрылых подотр. стебельчатобрюхих. Личинки Н. развиваются за счёт др. насекомых, реже паукообразных, заражаемых взрослыми самками с помощью яйцеклада, нередко сидя на жертве верхом (отсюда назв.). Иногда Н. предварительно парализуют хозяина. В отличие от ос Н. не перетаскивают жертву (даже парализованную). Наиб. богато видами в животном мире сем. Н. настоящих, или ихневмонид (Ichneumonidae), дл. от 0,2 до 40 мм, характерны длинные антенны и крупная птеростигма (плотное тёмное пятно) на передних крыльях, самки иногда бескрылые. Установлено ок. 60 тыс. видов (описана 1/3). Распространены широко, преобладают в относительно влажных местообитаниях. В группу Н. входят также сем. браконид, надсем. хальцид (из к-рых многие растительноядные, в частности развивающиеся в семенах), проктотрупоидных Н. и церафроноидных Н. Мн. Н. снижают численность вредителей лесного и сел. х-ва. Нек-рые виды — вторичные паразиты, снижающие эффективность энтомофагов, а среди нек-рых хальцид есть вредители растений.

НАИ́ДИДЫ, водяные змейки (Naididae), семейство малощетинковых червей. Тело нитевидное, прозрачное, дл. от 0,4 до 20 мм, у нек-рых заключено в трубочку из слизи и частиц ила. Число сегментов тела от 10 до 50, редко до 80. Многие имеют глаза, нек-рые — жабры. 24 рода, ок. 140 видов, распространены всесветно; в СССР — 21 род, ок. 70 видов. Обитают обычно в прибрежной зоне пресных водоёмов, чаще в зарослях макрофитов, где держатся на растениях и на грунте. Немногие виды встречаются в прибрежной зоне морей. Многие хорошо плавают. Питаются детритом, есть хищники. Размножение бесполое (образуют цепочку особей) и половое (откладывают после спаривания коконы). Яйца в коконах развиваются после зимней диапаузы. Бесполое размножение совершается непрерывно, половое – обычно осенью.

НАКОВА́ЛЬНЯ (incus), слуховая косточка ср. уха млекопитающих, передающая колебания от молоточка к стремечку. В филогенезе возникают из квадратной кости черепа пресмыкающихся. Масса, форма и подвижность сочленения Н. с молоточком варьирует (у летучих мышей и землероек срослись в единый комплекс). См. рис. при ст. *Ухо*.

НАЛИ́МЫ (Lotinae), подсемейство рыб сем. тресковых. Тело вытянутое, спинных плавников 1 или 2, хвостовой — закруглённый. Усиков от 1 до 5 или их нет. Ок. 10 родов, ок. 30 (по др. данным, ок. 50) видов, в умеренных водах Сев. и Юж. полушарий, гл. обр. в Сев. Атлантике. В водах СССР — 4 рода, неск. видов, 2 из них — в Баренцевом м. Единств. вид в роде менёк (*Brosme brosme*), дл. до 110 см, в среднем 40—60 см, с длинным подбородочным усиком, обитает у дна на каменистых грунтах, обычно на глуб. 100—400 м; питается донными организмами. Обыкновенная мольва (*Molva molva*), дл. до 1,5—1,8 м (обычно ок. 1 м), держится на глуб. 100—500 м. Спинных плавников 2, первый немного короче второго. На челюстях клыковидные зубы. Хищник. В Чёрном м. встречается трёхусый Н. (*Gaidropsarus mediterraneus*). Единств. пресноводный вид сем. тресковых — обыкновенный Н. (*Lota lota*), дл. обычно 50—60 см (до 1,7 м), масса 1,5—1,6 (до 32) кг. Обитает в реках и озёрах Евразии и Сев. Америки, в СССР наиб. обычен в Сибири в водоёмах с чистой и холодной водой. Окраска варьирует, обычно спинная сторона оливково-зелёная, иногда бурая, с тёмными пятнами, брюшная — желтоватая или серая. Нерест порционный, с декабря по март, подо льдом. Плодовитость до 3—5 млн. (в ср. 300—400 тыс.) икринок; икра донная. Хищник. Летом впадает в

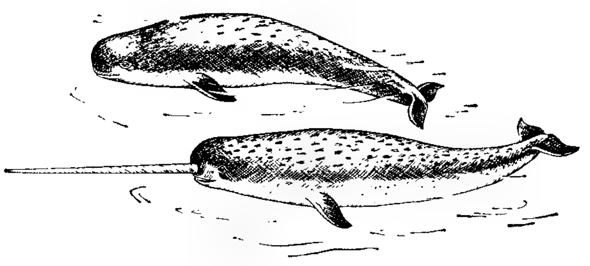
спячку, забираясь в убежища, с осени вновь активен. Объект промысла. См. рис. 6 при ст. *Трескообразные*.

НАНДУОБРА́ЗНЫЕ, американские страусы (Rheiformes), отряд бескилевых птиц. Известны с верх. плиоцена Бразилии. Ноги трёхпалые. Крылья развиты, но летать Н. не могут. Перья рыхлые. Хорошо бегают и плавают. 1 сем., 2 вида: обыкновенный нанду (*Rhea americana*), выс. до 170 см, масса до 25 кг, и дарвинов, или длинноклювый, нанду (*Pterocnemia pennata*). Распространены в пампасах и полупустынях Юж. Америки. Полигамы. В гареме 3—8 самок, откладывающих яйца (до 30 и более) в общее гнездо. Насиживает (35—40 дней) и водит птенцов самец. Питаются Н. листьями, побегами, мелкими беспозвоночными. Усиленная охота (мясо, перья, яйца) привела к сокращению численности, сохранились гл. обр. в наиб. глухих р-нах. Подвид дарвинова нанду (*P. p. tarapacensis*) — в Красной книге МСОП.

НАННОСТО́МЫ, малороты (*Nannostomus*), род рыб сем. лебиасиновых (Lebiasinidae) отр. карпообразных. Тело веретенообразное, дл. 4—6,5 см. Окраска разнообразная (дневная резко отличается от ночной), с чёрными продольными полосами. Неск. видов, в пресных лесных водоёмах сев. вост. части Юж. Америки. Питаются зоопланктоном. Н. издавна разводят в аквариумах. См. рис. 5 в табл. 33.

НАПЕРСТЯ́НКА (*Digitalis*), род растений сем. норичниковых. Травы, редко невысокие полукустарники и кустарники. Крупные цветки в верхушечных, б. ч. густых кистевидных соцветиях. Ок. 35 видов, в Сев. Африке, на о. Мадейра и Канарских о-вах, в Европе, М. Азии, на Кавказе и в Зап. Сибири; в СССР — 6 видов, из них 4 на Кавказе. Н.— перекрёстноопыляемые растения, к-рым свойственна протандрия; ниж. губа цветка б. ч. вытянута, образует посадочную площадку для опыляющих насекомых — шмелей и пчёл. Н. содержит (гл. обр. в листьях) сердечные гликозиды, применяемые в медицине. Н. пурпуровая, или красная (*D. purpurea*), растущая в Зап. Европе (до Юж. Скандинавии) и Сев. Африке, культивируется во мн. странах, в т. ч. в СССР, как лекарств. и декор. растение. Аналогичное применение находят так же Н. крупноцветковая (*D. grandiflora*), Н. ржавая (*D. ferruginea*) и Н. шерстистая (*D. lanata*). Последняя — в Красной книге СССР.

НАРВА́Л (*Monodon monoceros*), мор. млекопитающее подсем. белух сем. дельфиновых. Единств. вид рода. Дл. до 6,1 м, масса 1—1,5 т. Голова закруглённая. Окраска светлая с многочисл. чёрными пятнами (сосунки тёмные). У самцов (очень редко у самок) только в левой верх. челюсти развивается один бивень дл. до 3 м (отсюда второе назв.— единорог), служащий в т. ч. и для пробивания отдушин во льдах; зубов нет. Живёт в арктич. водах, зимует в полыньях среди льдов. В водах СССР встречается изредка (у Нов. Земли, Земли Франца-Иосифа, в Чукотском море). Питается головоногими моллюсками и рыбой. В Красной книге СССР.



Нарвал: самка (вверху) и самец.

НАРУ́ЖНОЕ У́ХО (auris externa), внеш. отдел слуховой системы нек-рых пресмыкающихся, птиц и всех млекопитающих. В филогенезе появляется у крокодилов в виде кожной складки, прикрывающей барабанную перепонку. У большинства птиц представлено наруж. слуховым проходом, развивающимся в результате погружения барабанной перепонки глубже уровня покровов. Наиб. развито Н. у. у наземных млекопитающих, у к-рых, кроме наруж. слухового прохода, возникает ушная раковина. См. рис. при ст. *Ухо*.

НАРЦИ́СС (*Narcissus*), род многолетних луковичных растений сем. амариллисовых. Цветки обычно жёлтые или белые, одиночные или по нескольку на верхушке цветоноса. Характерно наличие трубки или оборочки, возвышающейся над зевом околоцветника, т. н. корона и привенчик. Ок. 60 видов, преим. в Средиземноморье. В СССР 1 вид — Н. узколистный (*N. angustifolius*), растущий редкими небольшими группами в Закарпатье на альп. лугах, склонах гор и низменностях. Исключение — нарциссовый луг на хр. Свидовец, простирающийся на 15 га. Ранневесеннее декор. растение, в Красной книге СССР. Цветки нек-рых видов содержат эфирное масло, очень душисты. Все виды ядовиты. С древности Н. широко разводят как декоративные (известно св. 12 000 сортов).

НАРЫ́ВНИКИ, майковые (Meloidae), семейство жуков подогр. разноядных. Дл. 5—50 мм, тело ярко окрашено, с мягкими покровами. Св. 2000 видов, распространены широко, особенно обильны в пустынях; в СССР — св. 200 видов. Жуки растительноядные. Развитие с гиперметаморфозом; личинка 1-й стадии (триунгулин) очень подвижна, но не питается, выполняет расселительную функцию, на последующих — малоподвижна; развивается как паразит в кубышках саранчовых или в гнёздах пчёл. Гемолимфа Н., к-рую они могут выделять наружу при опасности, содержит кантаридин, вызывающий воспаление кожи человека и теплокровных животных (отсюда назв.). На юге нередко образуют массовые скопления. Часть видов вредит пчеловодству, с.-х. культурам, особенно бобовым, другие полезны как естеств. враги саранчовых. В СССР обычны майки, шпанки, Н. рода *Mylabris*. См. рис. 4, 12, 13 в табл. 29.

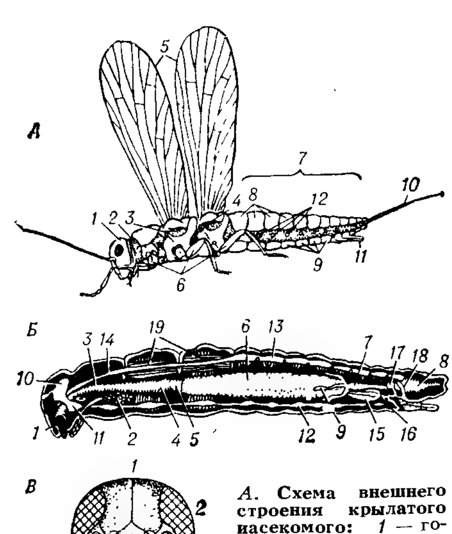
НАСЕКОМОЯ́ДНЫЕ (Insectivora), отряд млекопитающих. Самые древние и примитивные из плацентарных, появились, по-видимому, в начале мела; произошли от пантотериев. Предки Н. — возможные родоначальники всех остальных плацентарных. Конечности у большинства стопоходящие, пятипалые. Зубы слабо дифференцированные. Обонятельные доли сильно развиты. 7 сем.: ежовые, кротовые, тенрековые, златокротовые, щелезубовые, землеройковые и прыгунчиковые; последних иногда выделяют в особый отряд. Ряд зоологов относят к Н. сем. выхухолевых и выдровых землероек, а также сем. тупайевых. Распространены Н. широко, отсутствуют в Австралии, на б. ч. Юж. Америки, в Гренландии, Антарктиде. В СССР — 3 сем.: ежовые, кротовые и землеройковые. Большинство видов с сумеречной активностью. Истребляют беспозвоночных, наносящих ущерб сельскому и лесному х-вам; нек-рые — объект промысла. В Красных книгах МСОП (8 видов) и СССР (5 видов и 1 подвид).

● Гуреев А. А., Насекомоядные (Mammalia, Insectivora). Ежи, кроты и землеройки (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae), Л., 1979 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 4, в. 2. Нов. сер., № 120).

НАСЕКОМОЯ́ДНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, автотрофные растения, способные улавливать насекомых и частично переваривать их с помощью протеолитич. ферментов и органич. кислот. Этим они восполняют недостаток азота и др. питат. веществ в субстрате. Известно ок. 500 видов Н. р. (преим. тропические) из 6 сем. (саррацениевые, росянковые, непентовые и др.); в СССР — ок. 20 видов, обитающих в лесах умеренного пояса в местах с недостатком азота, фосфора, калия. Одни из них — в водоёмах (виды пузырчатки, альдрованды, корневая система к-рых полностью редуцирована), другие — на верховых болотах (виды росянки, жирянки). У Н. р. сформировались различные, часто сложные приспособления для привлечения и ловли насекомых. У пузырчатки — мешковидные органы, образованные сегментами подводных листьев с отверстием для насекомых. У тропич. видов (непентеса) верх. часть листового черешка имеет вид кувшина, с гладких краёв к-рого насекомые соскальзывают внутрь. Листья альдрованды покрыты красноватыми железистыми волосками, выделяющими липкое вещество; дионее (венериной мухоловке) свойственно активное захлопывание листьев-ловушек. У росянки насекомые, привлечённые запахом, садятся и прилипают к листу, к-рый складывается. За день одно растение росянки способно переварить неск. десятков насекомых. См. табл. 15.

НАСЕКО́МЫЕ (Insecta), класс (по нек-рым совр. классификациям — надкласс) животных типа членистоногих. Н.— процветающая, богатая видами группа древних животных, известных с девона. Филогенетически Н. близки к многоножкам, вместе с к-рыми образуют группу неполноусых (Atelocerata), берущих начало, по-видимому, от близких кольчатым червям предков, перешедших к жизни в почве. Значит. часть совр. форм высших Н. возникла и эволюционировала в тесной связи с цветковыми растениями.

Н. чрезвычайно разнообразны по размерам, окраске, строению, адаптациям. Дл. самых крупных Н. (тропич. палочники) 20—33 см, самых мелких (трихограммы) — 0,2 мм. Н. имеют наруж. скелет (кутикулу), к к-рому прикрепляется двигат. мускулатура. Окраска тела Н. определяется составом пигментов в кутикуле или подстилающей её гиподерме, а крыльев бабочек — также ультраструктурой чешуек. Сегментированное тело подразделено на голову, грудь и брюшко. Грудь несёт 3 пары членистых конечностей (ног), число к-рых — характерный признак Н. (отсюда др. назв. Н. — шестиногие, Hexapoda). У большинства высших (крылатых) Н. во взрослом состоянии развиты 2 (или только 1) пары кры-



А. **Схема внешнего строения крылатого насекомого:** *1* — голова; *2, 3, 4* — передне-, средне-, заднегрудь; *5* — крылья; *6* — ноги; *7* — брюшко; *8* – тергиты (верхние полукольца сегментов тела); *9* – стерниты (нижние полукольца сегментов тела); *10* — церк; *11* – яйцеклад. *Б.* **Схема внутреннего строения насекомого:** *1* - ротовая полость; *2* — слюнная железа; *3* — пищевод; *4* — зоб; *5* — желудок; *6* - средняя кишка; *7* — тонкая кишка; *8* — прямая кишка; *9* — мальпигиевы сосуды; *10* — головной мозг; *11* — подглоточный ганглий; *12* — брюшная нервная цепочка; *13* — спинной сосуд; *14* — аорта; *15* — яичник; *16* — яйцевод; *17* — семяприёмник; *18* - придаточные железы; *19* — крыловые мышцы средне- и заднегруди. *В.* **Голова чёрного таракана** (*Blatta orientalis*) **спереди:** *1* — темя; *2* — сложный глаз; *3* — усик; *4* - лоб; *5* — наличник; *6* — верхняя губа; *7* — жвала (мандибула, или верхняя челюсть); *8* – щупик на нижней челюсти (максилла); *9* — щупик нижней губы; *10* — простой глазок; *11* — щека.

льев. Голова, образованная слиянием неск. передних сегментов тела, несёт парные глаза (сложные фасеточные) и простые — глазки, одну пару усиков (антенн) и ротовые органы. Исходный для Н. тип ротового аппарата — грызущий; у форм, перешедших к питанию жидкой пищей, ротовые части преобразовались в сосущий ротовой аппарат с хоботком. Грудь состоит из 3 сегментов (передне , средне- и заднегрудь). Брюшко исходно состоит из 11 сегментов, но у многих число их сокращено до 5—6. У самцов бывает развит копулятивный орган, у самок — яйцеклад. Мн. Н. на конце брюшка имеют придатки — церки. Большинство Н. дышит атмосферным воздухом с помощью трахейной системы, у водных личинок часто развиты вторичные трахейные или кутикулярные жабры. Пищеварит. тракт состоит из 3 отделов — передней, средней, задней кишки. Органы выделения — обычно *мальпигиевы сосуды.* Кровеносная система незамкнутая. ЦНС состоит из головного мозга, подглоточного ганглия и туловищной нервной цепочки (исходно состоящей из парных ганглиев). Органы чувств, кроме глаз,— *сенсиллы* и у нек-рых — *тимпанальный орган.* Промежутки между внутр. органами заполнены гемолимфой и рыхлой тканью жирового тела, служащей для накапливания питат. веществ и продуктов обмена. У Н. хорошо развиты железы — пищеварительные, а также секретирующие разл. соединения —воск, лак, шёлк, феромоны, ядовитые вещества, репелленты. Эндокринные железы (нейросекреторные клетки, кардиальные тела, прилежащие тела, переднегрудные железы) выделяют гормоны, в т. ч. ювенильный и экдизон, регулирующие процессы обмена, рост личинок, линьки, метаморфоз, половое созревание, диапаузу и пр. Н. раздельнополые, у многих чётко выражен половой диморфизм. Широко распространён партеногенез, у тлей он сочетается с живорождением. Прежде Н. делили на 2 подкласса: первичнобескрылых (Apterygota), или низших (с 4 отр.), и крылатых (Pterygota), или высших (с 31 отрядом). Теперь выделяют подклассы (по нек-рым классификациям — классы): энтогнатных, или скрытночелюстных (Entognatha), с 3 отр. (бессяжковые, ногохвостки и двухвостки), иногда возводимыми в ранг самостоят. подклассов, и эктогнатных, или наружночелюстных (Ectognatha), с 32 отр. [щетинохвостки (иногда подкласс из 2 отр.) и все крылатые Н.]. Известно ок. 1 млн. видов Н., истинное их число, вероятно, составляет не менее 1,5—2 млн. видов. В СССР, по разным данным, зарегистрировано 80—100 тыс. видов. Большая часть Н. откладывает яйца: от неск. десятков до миллионов (самки термитов). Постэмбриональное развитие Н. с *метаморфозом.* Различают два осн. типа превращения — неполное (группа Hemimetabola) и полное, при к-ром между активной стадией личинки и взрослой стадией (имаго) включается непитающаяся стадия куколки (группа Holometabola). В процессе роста Н. увеличение размеров происходит лишь во время линек. Длительность постэмбрионального развития Н. от неск. суток до неск. лет. Большое значение в цикле развития имеет диапауза.

Н.— преим. обитатели суши. Мн. Н. в отличие от всех др. беспозвоночных хорошо летают, имеются и вторичноводные формы, заселяющие пресноводные водоёмы и в меньшей мере — прибрежную зону морей и даже открытые просторы океана. На суше Н. распространены на всех материках, встречаются на всех широтах, за исключением арктич., антарктич. и высокогорных р-нов с постоянным снеговым покровом. Мн. Н. отличаются сложными формами поведения, связанными с поисками пищи, заботой о потомстве, разделением функций (у общественных форм) и т. д. Ряд видов Н.— синантропные организмы. Осн. пищевые режимы Н.— фитофагия (у большинства Н.), хищничество, паразитизм, сапрофагия, в т. ч. копрофагия, некрофагия, детритофагия. В биол. круговороте веществ неоценима роль Н.— сапрофагов, некрофагов и копрофагов, значительно ускоряющих разложение остатков растений, трупов и экскрементов животных. Нек-рые растительноядные Н. наносят большой экономич. ущерб, повреждая с.-х., лесные и декор. растения, уничтожая запасы зерна и др. пищ. продуктов в хранилищах и т. п. Отд. виды Н.— переносчики возбудителей разл. заболеваний человека и с.-х. животных. Неоценима роль Н. как опылителей высших растений. Мн. хищные и паразитич. Н.— естеств. враги других беспозвоночных и эффективные регуляторы их численности (нек-рые виды используются для биол. защиты с.-х. и лесных культур). Разводимые человеком Н. дают ценные продукты: мёд, воск, шёлк, шеллак и др. В последние десятилетия отмечается сокращение численности мн. видов Н. в результате разрушения человеком природных биоценозов. В Красную книгу СССР внесены 202 вида из 16 отрядов. Наука о Н.— энтомология. См. табл. 25—29, 30Б.

● Яхонтов В. В., Экология насекомых, 2 изд., М., 1969; Шовен Р., Мир насекомых, пер. с франц., М., 1970; Захваткин Ю. А., Эмбриология насекомых, М., 1975; Фабр Ж., Насекомые, пер. с англ., М., 1975; Тыщенко В. П., Основы физиологии насекомых, ч. 1—2, Л., 1976—77; Историческое развитие класса насекомых, М., 1980; Редкие насекомые, под ред. С. А. Мирзояна, М., 1982; Жизнь животных, 2 изд., т. 3, М., 1984.

НАСЛЕ́ДОВАНИЕ, передача генетич. информации от одного поколения организмов другому. Поскольку на основе этой информации происходит развитие признаков организма, говорят и о Н. признаков, хотя наследуются, строго говоря, не признаки, а гены. В основе Н. лежат процессы удвоения, объединения и распределения генетического материала, поэтому закономерности Н. у разных организмов зависят от особенностей этих процессов.

В зависимости от локализации генов в клетке различают ядерное (гены в хромосомах) и цитоплазматическое (гены в ДНК органоидов) Н. В свою очередь ядерное Н. можно подразделить на аутосомное (гены в аутосомах) и сцепленное с полом (гены в половых хромосомах). У прокариот и вирусов наблюдают иные закономерности и типы Н. (см. *Конъюгация, Трансдукция, Трансформация*). На основе характера проявления признаков в гетерозиготе также выделяют неск. типов Н. Так, К. Корренс в 1901 предложил различать Н. с полным и неполным (промежуточным) доминированием. Кроме того, различают зависимое от пола, или контролируемое полом, Н. признаков (признаки проявляются по-разному у особей разного пола, напр. облысение у человека, рогатость у нек-рых копытных) и ограниченное полом (признаки проявляются только у особей одного пола, напр. величина удоя у коров, яйценоскость у кур, окраска оперения у нек-рых птиц). Если фенотипич. различия обусловлены аллелями одного гена, говорят о моногенном Н., в отличие от полигенного, когда различия контролируются неск. генами. Наконец, если признаки зависят от генов, локализованных в одной хромосоме, их Н. определяют как сцепленное (см. *Сцепление генов*), тогда как при отсутствии сцепления наблюдают независимость Н. признаков.

Н.— процесс, обеспечивающий материальную преемственность между поколениями организмов, без к-рого, очевидно, не могла бы возникнуть и развиваться жизнь на Земле. Выявление характера Н. признаков послужило отправной точкой развития хромосомной теории наследственности и теории гена. Анализ Н. признаков является, как правило, исходным и необходимым этапом всех генетич. исследований. В селекции знание особенностей Н. тех или иных признаков часто определяет выбор методов отбора и гибридизации хозяйственно полезных видов. Важное значение информация о механизмах Н. имеет в медико-генетич. консультировании при определении риска рождения ребёнка с наследств. болезнью.

Н., сцепленное с полом,— передача генов, локализованных в половых хромосомах, или признаков, контролируемых этими генами. Н., сцепленное с полом, открыто в 1906 у бабочек и позднее детально изучено Т. Морганом на

дрозофиле. Поскольку особи разного пола могут различаться по числу половых хромосом (тип XX—X0) или нести разные половые хромосомы (тип XX—XY), это приводит к определ. отклонениям от обычных закономерностей наследования (см. *Менделя законы*). У пчёл особи разного пола отличаются набором хромосом: самцы (трутни) гаплоидны, самки диплоидны. Различают три типа Н., сцепленного с полом: полное сцепление с полом, неполное и голандрическое. При полном сцеплении с полом гены, локализованные в X-хромосоме, находятся у особей гетерогаметного пола в гемизиготном состоянии. В связи с этим при гибридологич. анализе в одном из реципрокных скрещиваний (рецессивный признак у особи гомогаметного пола) уже в первом поколении наблюдают расщепление по фенотипу, причём признак матери передаётся только сыновьям, а признак отца — только дочерям. Такой тип Н. получил назв. «крис-кросс Н.» (от англ. cris-cross — крест-накрест), и именно по нему определяют полное сцепление с полом. Неполное сцепление с полом обусловлено наличием аллелей одинаковых генов как в X -, так и в Y-хромосоме; при гибридологич. анализе наблюдают формальное соответствие получаемых результатов первому и второму законам Менделя. Однако характерная особенность данного типа Н.— передача рецессивного признака или от «бабушек» только «внучкам», или от «дедушек» только «внукам». Голандрическое Н. наблюдают при наличии определ. генов только в Y-хромосоме. В этом случае признак, контролируемый таким геном, передаётся от гетерогаметной особи только гетерогаметно, т. е. между особями одного пола.

Н., сцепленное с полом, характерно для всех организмов с хромосомным определением пола, включая человека. Так, у человека сцепленно с полом (X-хромосома) наследуются разл. типы гемофилии (несвёртываемость крови), дальтонизма (нарушения цветового зрения) и др. аномалии, к-рые чаще встречаются у мужчин (гетерогаметный пол). Выяснение причин Н., сцепленного с полом, послужило серьёзным аргументом в пользу хромосомной теории наследственности.

НАСЛЕ́ДОВАНИЕ ЦИТОПЛАЗМАТИ́ЧЕСКОЕ, воспроизведение в ряду поколений признаков, контролируемых нуклеиновыми к-тами клеточных органоидов — митохондрий, хлоропластов и, возможно, др. внехромосомными элементами. Характерно для нек-рых хозяйственно ценных признаков, напр. цитоплазматич. мужской стерильности у кукурузы, к-рая используется для создания высокопродуктивных межлинейных гибридов. У низших эукариот Н. ц. отличается от ядерного наследования наличием сегрегации в митозе, иногда через цитоплазму передаются признаки только одного родителя («однородительское наследование»). У высших эукариот существуют дифференцированные гаметы и цитоплазма передаётся в осн. женскими половыми клетками. Н. ц. у этих организмов характеризуется «материнским эффектом» — через цитоплазму передаются только признаки матери. Показана рекомбинация ДНК как митохондрий, так и хлоропластов, что позволило построить подробные генетич. карты геномов этих органоидов. См. также *Хондриом, Пластом.*

● Сэджер Р., Цитоплазматические гены и органеллы, пер. с англ., М., 1975.

НАСЛЕ́ДСТВЕННОСТЬ, свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями. Н. реализуется в процессе наследования или воспроизведения в ряду поколений специфич. характера обмена веществ и индивидуального развития в определ. условиях внеш. среды. Проявление Н. осуществляется в непрерывности живой материи при смене поколений. Поскольку организм развивается в результате взаимодействия генетич. факторов и условий существования, Н. может реализоваться в разл. вариантах в зависимости от особенностей генотипа и внеш. условий. Напр., у особей с разным генотипом Н. может выражаться в одинаковом фенотипе (см. *Доминантность*), у организмов с одинаковым генотипом — в разных фенотипах (см. *Модификации*). Исторически возникло и развивалось представление о Н. как отражении существования материальной субстанции, обеспечивающей сходство организмов в ряду поколений. В связи с этим в генетич. лит-ре появился ряд терминов, связывающих Н. с определ. структурами клетки и объединяемых общим термином «генетический материал». После доказательства роли ядра в передаче признаков была сформулирована ядерная теория Н. В дальнейшем была разработана *хромосомная теория наследственности*, доказывающая, что наследств. факторы локализованы в хромосомах. По мере развития генетики выяснилось, что генетич. факторы могут находиться не только в ядре (хромосомах), но и в цитоплазме (нек-рые органоиды клетки, плазмиды). В связи с этим возникло представление о *наследовании цитоплазматическом*. Было также установлено, что генетич. информация хранится, воспроизводится и передаётся при размножении организмов в виде молекул нуклеиновых к-т (ДНК, РНК), являющихся материальными носителями всех видов Н. Особую роль в Н. играет точность воспроизведения молекул нуклеиновых к-т в процессах *репликации* и *транскрипции* и высокая степень точности синтеза белков в *трансляции*.

Функц. преемственность между поколениями может обеспечиваться не только спец. материальными структурами, но и передачей информации от одного поколения другому в ходе обучения. Основа такого вида преемственности — условнорефлекторная деятельность высших организмов. Для обозначения этого свойства был предложен термин «сигнальная Н.». Особое значение эта преемственность приобретает у человека. В ходе возникновения и развития жизни на Земле Н. играла решающую роль, обеспечивая закрепление достигнутых эволюционных преобразований. Благодаря Н. стало возможным существование разнообразных групп организмов как относительно самостоятельных, целостных систем (популяции, виды), сохранение приспособленности к определ. условиям существования. Именно поэтому Н. является одним из гл. факторов эволюционного процесса. Представляя в определ. смысле консервативность живых систем, Н. выступает в неразрывной связи с *изменчивостью*, определяя её возможные границы либо в процессе существования отд. особей (модификационная, онтогенетическая изменчивость), либо группы организмов в ряду поколений (генотипич. изменчивость). Изучение закономерностей Н. имеет важное значение для практики с. х-ва и медицины. Нередко Н. определяют как процесс передачи наследств. информации. Такое понимание Н. нельзя признать правильным, поскольку при этом отождествляются понятия «свойство» (Н.) и «процесс» (*наследование*).

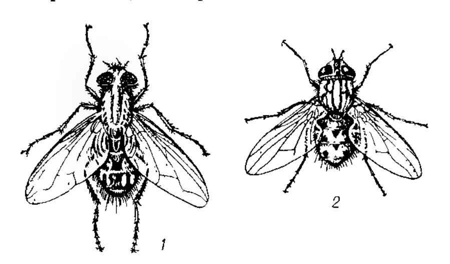
● Биохимия наследственности, пер. с япон., М., 1979.

НАСЛЕ́ДУЕМОСТЬ (англ. heritability), генотипич. обусловленность изменчивости признака для популяции или группы организмов. Степень Н. определяют количественно с помощью коэфф. Н., обозначаемого символом h^2. Коэфф. Н. выражает (в % и долях единицы), какая часть общей наблюдаемой изменчивости определяется генотипич. изменчивостью, и вычисляется по формуле: $h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}$, где σ_G^2 — показатель генотипич. изменчивости, σ_E^2 — показатель модификационной (обусловленной влиянием среды) изменчивости; σ — показатель изменчивости в биол. статистике. Как правило, более низкие коэффициенты Н. получают для признаков, обусловливающих биол. приспособленность организмов (плодовитость, масса при рождении и т. п.). Это не означает, что данные признаки контролируются генотипом в меньшей степени: по ним наблюдается меньшая генотипич. изменчивость (бо́льшая генотипич. однородность). Очевидно, биологически важные признаки подвержены наиб. жёсткому контролю естеств. отбора, что и приводит к снижению генотипич. разнообразия особей в популяции. Если группа организмов представлена гомозиготами или гетерозиготами, коэфф. Н. для этих групп будет равен нулю. Знание коэффициентов Н. признаков важно в селекц. работе для определения потенциальной эффективности отбора (чем выше h^2 для популяции, тем эффективнее отбор), выбора метода отбора (при высоких значениях h^2 эффективен массовый отбор), для прогнозирования роста продуктивности пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов.

НА́СТИИ (от греч. nastós — уплотнённый), движения (изгибы) органов растений, имеющих дорсивентральное строение, в ответ на изменение факторов внеш. среды (свет, темп-ра и др.), действующих ненаправленно. Растущим органам свойственны Н., происходящие в результате неравномерного роста растяжением. При более быстром росте верх. стороны лист или лепесток изгибается книзу (эпинастия), при обратном соотношении скоростей роста — кверху (гипонастия). В большинстве же случаев настические изгибы обусловлены изменением тургора и происходят вследствие увеличения и уменьшения концентрации осмотически активных веществ (малат, K^+, Cl^-) в специализированных клетках, в результате чего увеличивается или уменьшается поглощение воды и тургорное давление. Механизм Н. органов, прекративших рост, связан с изменением тургорного давления в клетках сочленений (листовых, лепестковых). Так осуществляются, напр., движения листьев, ориентирующихся вертикально в ночное время (у альбиции, сои, клевера и др.— адаптация, препятствующая влиянию лунного света на фотопериодизм), закрывание и открывание цветков со сменой дня и ночи (никтинастия). В основе движений листьев насекомоядных растений также лежат тургорные Н. Особую категорию составляют быстрые настические движения — сейсмонастии, воз-

никающие от лёгкого удара или сотрясения. Их механизм связан с мгновенным вызванным потенциалом действия, увеличением проницаемости мембран и потерей способности клеток листовых сочленений удерживать осмотич. активные вещества и воду, в результате чего резко падает тургор. Этим объясняется, напр., быстрое складывание листьев у мимозы и нек-рых др. растений (бобовых, кисличных). Определ. роль в механизме Н. играют фитогормоны (ауксины, абсцизовая к-та, этилен), а также фитохром. В зависимости от природы раздражителя растениям свойственны фото-, гидро-, хемо-, сейсмо-, никти-, тигмо-, травмо- и электронастии. Настические движения обеспечивают защиту органов (закрывание цветков, устьиц, опускание листьев) и захват предметов (движение усиков, железистых волосков). Н.— более совершенная форма движения, чем *тропизмы*.

НАСТОЯ́ЩИЕ МУ́ХИ (Muscidae), семейство насекомых подотр. круглошовных короткоусых. Дл. 2—15 мм. Ок. 400 видов, распространены широко; в СССР — ок. 1000 видов. Питаются соком цветков; есть сапрофаги, хищники; нек-рые виды — кровососы (самки, иногда и самцы). Личинки — хищники или сапрофаги, крайне редко — паразиты саранчовых или эктопаразиты птиц. Развиваются в разлагающихся органич. остатках, иногда в живых тканях растений или животных. Среди Н. м. много синантропных видов — переносчиков возбудителей разл. заболеваний человека и животных, в т. ч. комнатная муха, а также жигалка осенняя, домовая муха (*Muscina stabulans*), ряд зубоножек.



Настоящие мухи: *1* — комнатная; *2* — жигалка осенняя.

● Зимин Л. С., Сем. Muscidae. Настоящие мухи, М.— Л., 1951 (Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 18, в. 4, Нов. сер. № 45).

НАСТУ́РЦИЯ, капуцин (*Tropaeolum*), род одно- или многолетних, нередко лазящих травянистых растений сем. настурциевых порядка гераниевых. Листья б. ч. щитовидные или лопастные, с длинными цепляющимися черешками. Цветки преим. крупные, обоеполые, со шпорцем, обычно жёлтые, оранжевые или красные, одиночные, пазушные, с пряным ароматом. Плод из трёх костянковидных долей. Ок. 80 видов, в Центр. и Юж. Америке. Опыляются насекомыми (иногда колибри); плоды распространяют птицы и мелкие млекопитающие. Н. большую (*T. majus*) и Н. малую (*T. minus*) разводят как декоративные во мн. странах, в т. ч. в СССР. Клубни мн. Н. идут в пищу, в особенности Н. клубненосной (*T. tuberosum*), выращиваемой в горных р-нах Перу, Чили и Боливии. Бутоны и молодые плоды Н. маринуют подобно каперсам.

НАТИ́ВНЫЙ (от лат. nativus — врождённый), естественный, натуральный, не повреждённый при исследовании. Напр., Н. белки — белки, сохранившие структуру, присущую им в живой клетке, не подвергшиеся денатурации.

НА́УПЛИУС (от греч. náuplios — плавающее животное с панцирем), планктонная личинка мн. ракообразных. Тело не сегментировано, с 3 парами придатков: впереди рта — одноветвистые чувствит. антеннулы, позади—двуветвистые антенны и жвалы, служащие для плавания. Имеется непарный («науплиальный») глаз. Между жвалами и анальным отверстием — зона роста, в к-рой по мере развития образуются т. н. постнауплиальные сегменты (максиллярные и часть грудных) с конечностями, и Н. переходит в стадию метанауплиуса или в циприсовидную личинку (у усоногих). См. рис. 22 при ст. *Личинка*.

НАУТИЛО́ИДЕИ (Nautiloidea), подкласс (или надотряд) головоногих моллюсков. Появились в раннем кембрии, расцвет — в ордовике и силуре (ок. 700 родов, ок. 2000 видов). В ордовике Н. достигали гигантских размеров (дл. до 8 м). В мезозое продолжал существовать лишь один (из 7) отряд наутилид (Nautilida), представители к-рого — наутилусы — дожили до наших дней. Имели наруж. раковину — прямую, плоскоспиральную или турбоспиральную, с гладкой поверхностью, реже с шипами, иглами и бугорками.

Хищники и трупоеды. Вели ползающий, планктонный и активноплавающий образ жизни. Руководящие ископаемые нижнепалеозойских отложений.

НАУТИ́ЛУСЫ, кораблики (*Nautilus*), единств. совр. род наутилоидей. Известны с олигоцена. Диам. раковины 15—23 см, масса до 1,8 кг. Наруж. раковина завёрнута в спираль и разделена на 35—38 камер, соединённых трубкой, пронзающей все перегородки. В трубке проходит тяж ткани — сифон, с помощью к-рого эффективно регулируется содержание двухвалентных ионов (влияет на плотность жидкости в камерах) и, следовательно, плавучесть Н.; тело животного занимает последнюю (самую новую) камеру. Многочисл. щупальца без присосок (у самок 94, у самцов 66) втягиваются в чехлы. Мозг примитивный. Глаза без хрусталика, с точечным зрачком, типа камеры обскуры. Осн. орган чувств — щупальца с хемотактильными рецепторами. Клюв крупный, обызвествлённый. Голова с щупальцами может втягиваться в раковину и прикрываться капюшоном. 3—6 совр. видов, в вост. части Индийского и зап. части Тихого океанов. Живут на ровном дне, б. ч. на глуб. 100—750 м. Предположительно, на дне прибрежных мелководий самка откладывает ок. 10 яиц дл. до 4 см (самые крупные яйца среди головоногих). Молодь вылупляется с раковиной диам. ок. 2 см. Питаются мёртвыми или ослабленными животными (ракообразные, рыбы), к-рых находят по запаху. Съедобны. Перламутр раковины используется для изготовления украшений и пр. См. рис. 33 в табл. 31, рис. 35 в табл. 32.

НАЦИОНА́ЛЬНЫЙ ПАРК, охраняемая природная территория (акватория), на к-рой сохранились природные комплексы, представляющие особую экологич., историч. и эстетич. ценность. Как правило, Н. п. имеют большую площадь, располагаются в живописных местах. В них проводятся работы по восстановлению ландшафтов, сохранению редких и исчезающих видов растений и животных. В отличие от *заповедников*, вся или значит. часть площади Н. п. открыта для регулируемого посещения. Термин «Н. п.» появился в 1872, когда конгресс США принял закон о передаче «американскому народу на все времена» р-на в Скалистых горах с многочисл. каньонами, водопадами, гейзерами и пр. (Йеллоустонский Н. п.). В нач. 20 в. Н. п. организуются в Юж. Америке (Аргентина, 1903), в Европе (Франция, Швейцария и др., 1913). По данным МСОП (на 1982), в мире более 2600 Н. п. и др. охраняемых терр., близких к ним по своим задачам и организации; они занимают пл. св. 400 млн. га. В СССР первый Н. п. был создан в 1971 в Эст. ССР (Лахемааский). На 1985 в СССР — 13 Н. п., среди к-рых Севан, Ала-Арча, Гауя, Карпатский и др.

● Организация национальных парков СССР, Вильнюс, 1982; Николаевский А. Г., Национальные парки, М., 1985.

НАЯ́ДА, 1) род растений (*Najas*) сем. наядовых. Однолетние, полностью погружённые в воду травы с почти супротивно или ложномутовчато расположенными листьями, б. ч. линейными, по краю мелкопильчатыми. Цветки однополые, однодомные (иногда двудомные), по 1—4 в основании ветвей. Опыление под водой. Плоды разносятся водоплавающими птицами. Ок. 50 видов, почти повсеместно, в озёрах, старицах, лиманах, вдоль мор. побережий; в СССР — 7 видов. Мн. виды Н. часто находят в ископаемом состоянии. Нек-рые виды Н. иногда выделяют в род каулиния (*Caulinia*). Н. тончайшая, или каулиния тончайшая (*C. tenuissima*), — в Красной книге СССР. 2) Стадия развития нек-рых насекомых. См. *Нимфа*.

НАЯ́ДОВЫЕ, порядок (Najadales) и семейство (Najadaceae) однодольных растений. Порядок Н. близок к частуховым, с к-рыми, по-видимому, имеет общее происхождение. Многолетние или однолетние водные, реже болотные травы. Цветки б. ч. мелкие, обое- или однополые, анемо- или гидрофильные, нередко в колосьях. Околоцветник простой, сильно редуцирован или отсутствует. Гинецей обычно апокарпный или синкарпный. Завязь верхняя. Семена б. ч. с прямым зародышем, без эндосперма. Ок. 10 сем., в т. ч. шейхцериевые (Scheuchzeriaceae), взморниковые (Zosteraceae), ситниковидные (Juncaginaceae), дзанникеллиевые (Zannichelliaceae), рдестовые (Potamogetonaceae), руппиевые (Ruppiaceae) и др. Распространены широко. Сем. Н.— одно из самых высокоспециализированных в порядке. Включает 1 род — наяда.

НЕАНДЕРТА́ЛЬЦЫ, древние ископаемые люди, одна из локальных групп палеоантропов. Назв. «Н.» связано с долиной Неандерталь (близ Дюссельдорфа, ФРГ), где в 1856 были обнаружены их скелетные остатки (черепная коробка, обломки рёбер, плечевые и бедренные кости и пр.). Н. характеризовались неболь-

Неандерталец (анфас и профиль). Реконструкция М. М. Герасимова по скелету, найденному в пещере Буффия близ Ла-Шапель-о-Сен (департамент Коррез, Франция).

шим ростом (ок. 160 см), крупным мозгом (до 1700 $см^3$) примитивного строения, мощным надглазничным валиком, грубым строением скелета. Обитали ок. 40 тыс. лет назад в приледниковой зоне Зап. Европы в начале вюрмского оледенения. Жили, как правило, в пещерах, охотились на крупных животных и изготовляли орудия (мустьерская культура). Добывали и использовали огонь. Социальная организация — «первобытное человеческое стадо». По мнению большинства учёных, Н. (в узком смысле) не были непосредств. предками совр. человека, хотя, возможно, и приняли участие в его формировании.

● Алексеев В. П., Становление человечества, М., 1984.

НЁБНОКВАДРА́ТНЫЙ ХРЯЩ (cartilago palatoquadratum), верхняя половина передней висцеральной дуги позвоночных. У хрящевых рыб функционирует как верхняя челюсть, у остальных рыб и земноводных служит основой для формирования костной верхней челюсти, у высших позвоночных частично редуцируется.

НЁБО (palatum), крыша ротовой полости у позвоночных. Скелет Н. образован преим. покровными костями (нёбные, крыловидные, эктоптеригоиды), связанными с нёбноквадратным хрящом, а также сошниками и парасфеноидом. На костях Н. у костных рыб, нек-рых земноводных и пресмыкающихся развиты зубы, наз. нёбными; у двоякодышащих рыб на нёбнокрыловидных костях — верхнечелюстные зубные пластинки; у лабиринтодонтов и кистепёрых рыб на сошниках, нёбных костях и эктоптеригоидах часто— пары клыков. У двоякодышащих и кистепёрых рыб, у наземных позвоночных в переднем отделе Н. находятся хоаны. У нек-рых пресмыкающихся (териодонты, мн. черепахи, крокодилы), птиц и млекопитающих развивается вторичное т в ё р д о е (костное) Н., образованное отростками челюстных и нёбных (у крокодилов и крыловидных) костей. Оно механически укрепляет верх. челюсть и отделяет верх. дыхат. пути от ротовой полости. У млекопитающих вторичное костное Н. переходит позади в мышечную пластинку — м я г к о е (бесскелетное) Н., ограничивающее сверху и с боков зев.

НЕДОТРО́ГА, б а л ь з а м и н (*Impatiens*), род одно- и многолетних травянистых растений сем. бальзаминовых порядка гераниевых. Стебли сочные, часто прозрачные, листья цельные. Цветки зигоморфные, у нек-рых видов — клейстогамные. Плод — коробочка, к-рая в зрелом состоянии от прикосновения растрескивается (отсюда назв.); створки её спирально закручиваются и с силой разбрасывают семена на 1—2 м. Ок. 450 (по др. данным, до 600) видов, гл. обр. в тропич. Азии и Африке, немногие — в Европе и Америке; в СССР — 10 однолетних видов. Н. обыкновенная (*I. noli-tangere*), с крупными жёлтыми цветками, растёт в сырых лесах, вдоль рек и ручьёв, в садах. Н. мелкоцветковая (*I. parviflora*) встречается как сорное в юж. р-нах Европ. части и в Ср. Азии. Цветки протандричные, опыляются мухами и жуками. Ряд видов, особенно Н. бальзаминовая (*I. balsamina*),— декоративные.

НЕЖВА́ЧНЫЕ, с в и н о о б р а з н ы е (Nonruminantia, Suiformes), подотряд парнокопытных. Кожа толстая. Ноги короткие. Коронки коренных зубов бугорчатые; клыки большие, с постоянным ростом. Желудок относительно простой; жвачка отсутствует. 3 сем.: бегемотовые, свиные и пекарневые. 134 рода, в т. ч. 9 современных; 19 видов. В СССР единств. вид— кабан.

НЕЗАБУ́ДКА (*Myosotis*), род трав сем. бурачниковых. Ок. 80 (по др. данным, ок. 50) видов, в умеренном поясе Евразии, в горах тропич. Юж. Африки, на Нов. Гвинее, в Австралии и Нов. Зеландии (св. 30 видов, почти все эндемичны), немногие — в Америке. В СССР — св. 30 видов, обитатели лесов, лугов, болот, степей и высокогорий, в т. ч. Н. лесная (*M. sylvatica*), Н. полевая (*M. arvensis*). Нек-рые Н. засоряют посевы, другие — декоративные, напр. Н. альпийская (*M. alpestris*). Н. Чекановского (*M. czecanowskii*) — в Красной книге СССР.

НЕЗАМЕНИ́МЫЕ АМИНОКИСЛО́ТЫ, не синтезируются в организме животных и человека или синтезируются в недостаточном кол-ве и должны поступать с пищей. Для человека необходимы 8 Н. а.: валин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин. Остальные аминокислоты относят к заменимым, но нек-рые из них — лишь условно. Напр., тирозин образуется в организме только из фенилаланина и при недостатке последнего в пище может оказаться незаменимым. Для разных животных набор Н. а. неодинаков, он определяется видом животных, их возрастом и т. п. (напр., для белой крысы Н. а.— 10, для цыплят — 15). Отсутствие или недостаток одной или неск. Н. а. в пище приводит к отрицат. балансу азота в организме, нарушениям биосинтеза белков, роста и развития. В результате развиваются тяжёлые заболевания, особенно у детей (квашиоркор). Потребность в Н. а. возрастает в периоды интенсивного роста организма, при беременности, лактации, нек-рых заболеваниях и т. п.

НЕЗАМЕНИ́МЫЕ ЖИ́РНЫЕ КИСЛО́ТЫ, ненасыщенные жирные к-ты (гл. обр. линолевая, линоленовая и арахидоновая), необходимые для роста и развития млекопитающих. Добавление Н. ж. к. в пищу снимает патологич. симптомы, обусловленные содержанием на рационе, лишённом жиров. Линоленовая и арахидоновая к-ты могут синтезироваться в организме из линолевой к-ты, линолевая к-та не синтезируется в животном организме и должна поступать с пищей. Н. ж. к. — структурные компоненты глицеридов, а также фосфолипидов, входящих в состав биол. мембран. Арахидоновая к-та — предшественник простагландинов.

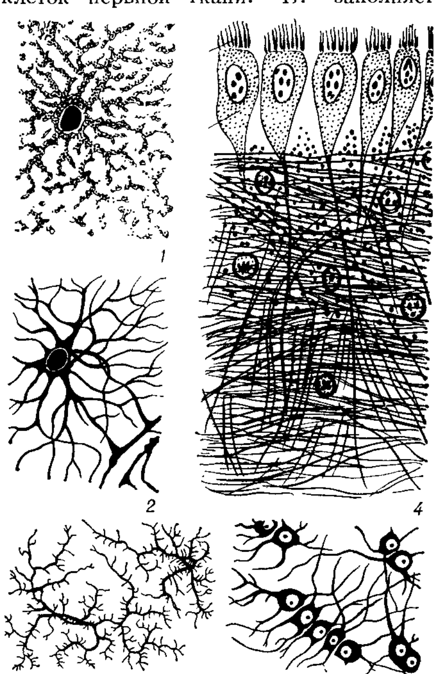
НЕЙРАМИ́НОВАЯ КИСЛОТА́, природное соединение, присутствующее в виде N- и N,O-ацилированных (или O-метилированных) производных (сиаловых к-т) в тканях животных и в нек-рых микроорганизмах. N-ацетилнейраминовая к-та входит в состав природных гликолипидов, гликопротеидов и, занимая, как правило, терминальное положение, обеспечивает соединениям специфич. физико-химич. и биол. свойства. Из кишечной палочки выделен гомополимер N-ацетилнейраминовой к-ты — коломиновая к-та. Биосинтез Н. к. протекает с участием производных гексозаминов и пировиноградной к-ты. При нек-рых патологич. состояниях (психич. заболевания и др.) содержание Н. к. в жидкостях и тканях значительно возрастает.

НЕЙРО..., н е в р о... (от греч. néuron — жила, нерв), часть сложных слов, указывающая на их отношение к нервной системе (напр., *нейрофизиология*).

НЕЙРОБЛА́СТЫ (от *нейро*... и ...*бласт*), клетки — предшественники нейронов, от к-рых отличаются способностью к делению, малыми размерами, низким содержанием белка и РНК, отсутствием стабильных отростков. В эмбриогенезе позвоночных Н. выделяются из группы нейроэпителиальных клеток, образующих стенку нервной трубки. Сохраняя способность к делению, мигрируют в определ. зоны развивающейся нервной системы, где дифференцируются в соответствующие нейроны.

НЕЙРОГЕМА́ЛЬНЫЕ О́РГАНЫ (от *нейро*... и греч. háima — кровь), части нейросекреторных систем животных, в к-рых окончания отростков нейросекреторных клеток образуют контакты с капиллярами (аксовазальные и др. контакты). В области контактов нейрогормоны поступают в кровь или гемолимфу. Спец. Н. о. характерны для представителей наиб. высокоорганизованных и филогенетически молодых групп в пределах таксонов: из членистоногих они имеются, напр., у высших раков (синусная железа) и у насекомых (кардиальные тела), из хордовых — у позвоночных (нейрогипофиз, сосудистый орган концевой пластинки — у всех позвоночных, урофиз — у костистых рыб). У ниже организованных форм животных (полихеты, моллюски, низшие раки, круглоротые и нек-рые филогенетически древние рыбы) гомологами Н. о. являются нейрогемальные области или зоны, в к-рых аксовазальные контакты распределены диффузно, а сосуды или аналогичные по функции полости располагаются в глубине мощных соединительнотканных оболочек. В Н. о. гипоталамо-гипофизарной системы (в нейрогипофизе) нейроглия образована спец. клетками, активно участвующими в метаболизме нервных окончаний нейросекреторных клеток и в выделении из них нейрогормонов.

НЕЙРОГЛИ́Я (от *нейро*... и греч. glía — клей), г л и я, совокупность вспомогат. клеток нервной ткани. Н. заполняет

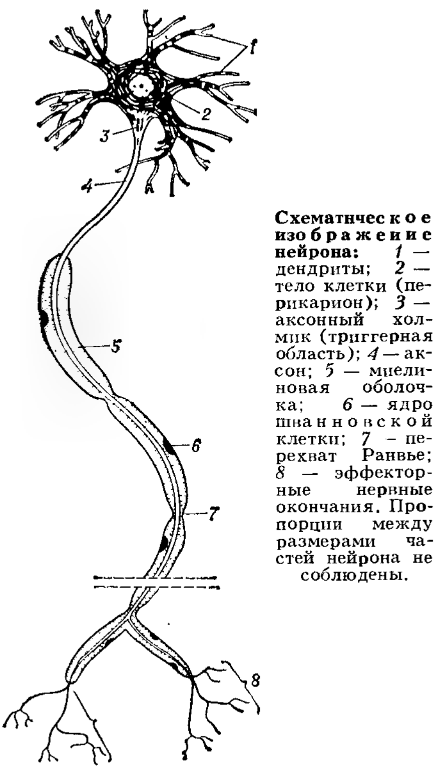


Различные формы клеток нейроглии: *1* — плазматические астроциты; *2* — волокнистые астроциты; *3* — олигодендроглиоциты; *4* — эпендимоциты; *5* — глиальные макрофаги (микроглия).

пространства между нейронами и окружающими их капиллярами и участвует в метаболизме нейронов. Термин «Н.» ввёл Р. Вирхов (1846). Н. в ЦНС составляет ок. 40% объёма. Клетки Н. (астроциты, олигодендроглиоциты, эпендимоциты, глиальные макрофаги) в 3—4 раза меньше нейронов. Число их (в ЦНС млекопитающих ок. 140 млрд.) с возрастом увеличивается, т. к. в отличие от нейронов у них сохраняется способность к делению. Осн. функции Н.: опорная, трофич., барьерная, разграничительная, секреторная. Н. играет, по-видимому, существ. роль и в осн. функции нервной системы, связанной с процессами возбуждения, торможения и распределения импульсов по отросткам нейронов и в области синаптич. контактов. Различают макроглию (астроглия, олигодендроглия, эпендима) и микроглию (глиальные макрофаги).

НЕЙРОГОРМО́НЫ (от *нейро...* и *гормоны*), биологически активные вещества, вырабатываемые нейросекреторными клетками нервной ткани. Поступают в кровь, гемолимфу, в тканевую или спинномозговую жидкость, оказывают дистантное длительное регулирующее действие. Участвуют в поддержании гомеостаза (в т. ч. водно-солевого), регуляции тонуса гладкой мускулатуры, разл. сторон метаболизма, функций клеток эндокринных желёз и, в целом, в осуществлении защитно-приспособит. реакций организма. Образуются как у беспозвоночных, так и у позвоночных животных. У последних Н. синтезируются нейросекреторными клетками гипоталамуса (окситоцин, вазопрессин и их аналоги, рилизинг-гормоны, дофамин, норадреналин, серотонин), спинного мозга (у рыб — полипептидные Н., уротензины), а также пинеалоцитами эпифиза (серотонин и мелатонин), клетками хромаффинной ткани мозгового вещества надпочечников, параганглиев, ганглиев и нервных стволов периферич. вегетативной нервной системы (норадреналин и адреналин). По химич. природе Н.— полипептиды, катехоламины, 5-окситриптамин (серотонин) и его производное мелатонин. В секреторных гранулах Н., как правило, связаны с белками носителями (напр., вазопрессин и окситоцин — с нейрофизинами, а катехоламины — с хромогранином). См. также *Нейросекреция*.

НЕЙРО́Н (от греч. néuron — жила, нерв), нервная клетка, нейроцит, осн. структурная и функциональная единица нервной системы, обладающая специфич. проявлениями возбудимости. Способен принимать сигналы, перерабатывать их в нервные импульсы и проводить к нервным окончаниям, контактирующим с др. нейронами или эффекторными органами (мышцы, железы). Образуется в эмбриогенезе из нейробласта на стадии нервной трубки. Гл. структурная особенность Н.— наличие отростков (дендритов и аксона), к-рые отходят от тела клетки, или перикариона. Воспринимающая часть Н.— ветвящиеся дендриты, снабжённые рецепторной мембраной. В результате суммации местных процессов возбуждения и торможения в наиб. высоковозбудимой (триггерной) зоне Н. возникают нервные импульсы. Они распространяются по аксону к концевым нервным окончаниям, высвобождающим медиатор, к-рый приводит к активации мембраны воспринимающих импульсы нервных клеток. Н. разнообразны по форме тела (пирамидные, многоугольные, круглые и овальные), его размерам (от 5 мкм до 150 мкм) и кол-ву отростков. Униполярные Н. (имеют 1 отросток — аксон) характерны для ганглиев беспозвоночных, псевдоуниполярные (1 отросток, делящийся на 2 ветви) — для ганглиев (спинно- и черепномозговых нервов) высших позвоночных; биполярные (есть аксон и дендрит) — для периферич. чувствит. Н.; мультиполярные (аксон и неск. дендритов) — для мозга позвоночных. Если трудно дифференцировать отд. отростки би- и мультиполярных Н., то их наз. изополярными, если легко — гетерополярными. У беспозвоночных преобладают униполярные, у позвоночных— гетеро- и мультиполярные Н. Исходя из функций, Н. подразделяют на чувствительные (сенсорные), воспринимающие сигналы из внеш. или внутр. среды, ассоциативные, связывающие Н. друг с другом, и двигательные, или эффекторные, передающие первые импульсы от Н. к исполнит. органам. Последовательное синаптич. объединение чувствит., ассоциативного и двигат. Н. образует *рефлекторную дугу*. По характеру воздействия Н. на клетки, с к-рыми они контактируют посредством *синапсов*, различают возбуждающие и тормозные Н., по типу выделяемого медиатора — холинергические, пептидергические, норадренергические и др. Нейросекреторные Н. вырабатывают и выделяют нейрогормоны. Для всех Н. характерен высокий уровень обмена веществ, особенно синтеза белков и РНК. Интенсивный белковый синтез необходим для обновления структурных и метаболич. белков цитоплазмы Н. и его отростков. В филогенезе число Н. нарастает, достигая у человека многих млрд. У большинства животных дифференцированные Н. не делятся. Как в онтогенезе, так и в филогенезе происходят постоянные количеств. и качеств. перестройки межнейронных связей. См. также *Нервный импульс*.



Схематическое изображение нейрона: *1* — дендриты; *2* — тело клетки (перикарион); *3* — аксонный холмик (триггерная область); *4* — аксон; *5* — миелиновая оболочка; *6* — ядро шванновской клетки; *7* – перехват Ранвье; *8* — эффекторные нервные окончания. Пропорции между размерами частей нейрона не соблюдены.

● Поляков Г. И., О принципах нейронной организации мозга, М., 1965; Питерс А., Палей С., Уэбстер Г., Ультраструктура нервной системы, пер. с англ., М., 1972; Сахаров Д. А., Генеалогия нейронов, М., 1974; Куффлер С., Николс Дж., От нейрона к мозгу, пер. с англ., М., 1979.

НЕЙРОПИ́ЛЬ (от *нейро...* и греч. pílos — валяная шерсть, войлок), нервная сеть в сером веществе мозга, образованная нейронами, преим. их отростками (аксонами и дендритами), а также синапсами, клетками глии, сосудами. Обеспечивает тесное взаимодействие аксонов и дендритов. Напр., одно волокно, приходящее в зрительную кору, может активировать зону размером 0,1 мм^3, а его импульсы могут распределяться среди неск. тыс. нейронов.

НЕЙРОСЕКРЕ́ЦИЯ (от *нейро...* и *секреция*), образование и выделение специализированными нервными клетками (т. н. нейросекреторными) нейрогормонов. В отличие от классич. нервных клеток, секретирующих химич. передатчики нервного импульса — медиаторы, нейросекреторные клетки вырабатывают в цитоплазме (реже в ядре) нейрогормоны, к-рые выделяются гл. обр. через нервные окончания (терминали) отростков нейросекреторных клеток в гемолимфу, кровь, тканевую или спинномозговую жидкость и оказывают регулирующее влияние на функцию висцеральных органов (в частности, эндокринных желёз) и ЦНС (рис. 1). У низших беспозвоночных нейросекреторные клетки диффузно расположены в нервной системе. В филогенезе наблюдается концентрация тел нейросекреторных клеток в нейросекреторные центры (напр., у ракообразных в X-орган, у насекомых — в протоцеребруме), появляются нейросекреторные пути и *нейрогемальные органы*. У позвоночных нейросекреторные клетки сосредоточены в гипоталамич. области промежуточного мозга (у рыб также в каудальной части спинного мозга, т. н. урофизе), образуя

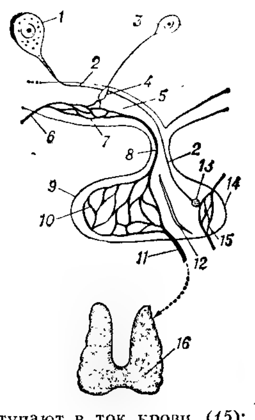


Рис. 1. Участие нейросекреторных клеток гипоталамуса и регуляции эндокринных желёз (схема): *1* — одна из крупных нейросекреторных клеток переднего гипоталамуса, продуцирующих нейрогормоны, передающиеся по аксону (*2*) в заднюю долю гипофиза (*14*), где гормоны аккумулируются в окончаниях аксонов (*13*) и поступают в ток крови (*15*); *3* — одна из мелких нейросекреторных клеток, продуцирующих аденогипофизотропные факторы, активирующие железистые клетки аденогипофиза к секреции гормонов; *4* — окончание аксона такой клетки на капилляре; *5* — срединное возвышение; *6* — гипофизарная артерия; *7* — первичное капиллярное сплетение; *8* — воротная вена, несущая кровь от срединного возвышения гипоталамуса к аденогипофизу; *9* — передняя доля гипофиза; *10* — вторичная капиллярная сеть; *11* — выносящая вена гипофиза; *12* — гипофизарная щель; *16* — щитовидная железа, активируемая тиреотропным гормоном передней доли гипофиза.

две гл. нейросекреторные системы — гипоталамо-гипофизарную и каудальную (только у рыб). Нейрогормоны, связанные с белками-носителями (нейрофизинами и др.), синтезируются на рибосомах нейросекреторных клеток и накапливаются в канальцах эндоплазматич. сети. Затем в комплексе Гольджи окончательно формируются элементарные гранулы (диам. 50—600 нм), имеющие липопротеиновую оболочку, отделённую от электронноплотного центра (состоящего из нейрогормона и белка-носителя) светлым пространством — гало. Эти гранулы перемещаются в отростки нейросекреторных клеток, гл. обр. в аксоны, и достигают их окончаний (рис. 2). Часть аксонов гипоталамич. нейросекреторных клеток контактирует с капиллярами нейрогипофиза (аксовазальные контакты), др. часть — с железистыми клетками аденогипофиза, преим. его промежуточной доли (аксоаденарные контакты). Аксоны нейросекреторной каудальной системы рыб формируют аксовентрикулярные контакты. Выделение содержимого гранул — нейрогормона с белком-носителем — происходит в области этих контактов либо путём экзоцитоза, либо на мол. уровне в межклеточные щели, в перикапиллярное пространство и производные нейрогемального органа.

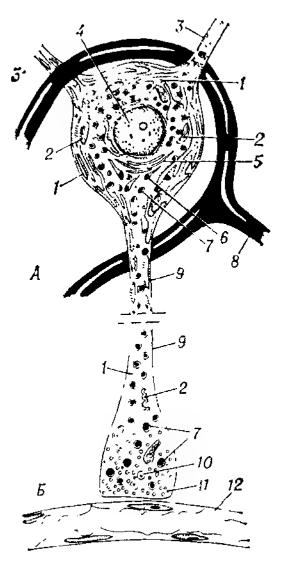


Рис. 2. Строение нейросекреторной клетки (схема): *А* — тело клетки; *Б* — терминаль аксона и аксовазальный синапс; *1* — эндоплазматическая сеть и рибосомы; *2* — митохондрии; *3* — дендриты; *4* — ядро клетки; *5* — пластинчатый комплекс; *6* — формирование гранул нейросекрета в пластинчатом комплексе; *7* — зрелые гранулы нейросекрета; *8* — капилляр, оплетающий тело клетки; *9* — аксон; *10* — запустевающие гранулы нейросекрета; *11* — синаптические пузырьки; *12* — капилляр, в который выделяются нейрогормоны.

Функция нейросекреторных клеток контролируется классич. нейронами, аксоны к-рых образуют многочисл. синапсы на отростках и теле нейросекреторных клеток. Сами нейросекреторные клетки, как и обычные нейроны, способны генерировать потенциал действия и распространять импульс по аксонам до их терминалей, под влиянием к-рого нейрогормон—белок-носитель выделяется в окружающую среду. См. также *Гипоталамо-гипофизарная система.*

● Алешин Б. В., Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы, М., 1971; Поленов Л. А., Гипоталамическая нейросекреция, Л., 1971; Поповиченко Н. В., Роль гипоталамической нейросекреторной системы в приспособительных реакциях организма, К., 1973; Акмаев И. Г., Структурные основы механизмов гипоталамической регуляции эндокринных функций, М., 1979.

НЕЙРОФИБРИЛЛЫ (от *нейро...* и *фибриллы*), нитчатые структуры цитоплазмы нейрона. Предполагают, что они появляются вследствие агрегации нейротрубочек (диам. 2—3 мкм) и нейрофиламентов (диам. 0,6—1 мкм) при гистологич. обработке. Н. выполняют, вероятно, опорную функцию.

НЕЙРОФИЗИНЫ, белковые носители нейрогипофизарных гормонов (окситоцина и вазопрессина). Мол. м. 10 000 — 12 000. Синтезируются в нейронах гипоталамуса (супраоптич. и паравентрикулярных ядрах) вместе с соответствующими гормонами в виде крупных белковых молекул-предшественников (мол. м. 20 000), к-рые в период транспорта по аксонам из гипоталамуса в нейрогипофиз расщепляются на Н. и нейрогипофизарные гормоны. В нейрогипофизе Н. присутствуют в форме нековалентных комплексов с окситоцином и вазопрессином и вместе с этими гормонами поступают в кровь. Функция Н. в крови не ясна. Различают Н. I и Н. II. В бычьем гипоталамусе Н. I — источник окситоцина, Н. II — вазопрессина, у нек-рых др. видов — наоборот.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ, раздел физиологии, изучающий функции нервной системы, процессы обработки информации в нервной ткани, а также механизмы, лежащие в основе поведения животных и человека. Представления о рефлекторном принципе работы нервной системы были выдвинуты ещё в 17 в. Р. Декартом, а в 18 в. и Й. Прохаской. В 1-й пол. 19 в. работы Ч. Белла и Ф. Мажанди послужили толчком для развития исследований по локализации функций в ЦНС. Важным этапом в развитии Н. были труды И. М. Сеченова, к-рые произвели подлинную революцию во взглядах на сложные формы нервной деятельности. Существ. вклад в изучение функций ЦНС внесли Н. Е. Введенский (представление о парабиозе), Ч. Шеррингтон (концепция интегративной деятельности мозга), А. Ходжкин, Б. Кац, А. Ф. Хаксли (мембранная теория возбуждения). Среди значит. достижений Н. — открытие И. П. Павловым условных рефлексов, установление А. А. Ухтомским принципа доминанты. Осн. проблемы Н.: изучение локализации и организации функций нервной системы, механизмов интегративной деятельности, исследование механизмов функционирования нейронов и глиальных клеток, выяснение способов кодирования и передачи информации в ЦНС, изучение импульсной активности нейронов высших отделов мозга для раскрытия нейрофизиол. основ высшей нервной деятельности. Электрич. активность нейронов и нервной ткани изучает *электрофизиология.*

● Окс С., Основы нейрофизиологии, пер. с англ., М., 1969; Шаде Дж., Форд Д., Основы неврологии, пер. с англ., М., 1976; Общая физиология нервной системы, Л., 1979 (Руководство по физиологии); Частная физиология нервной системы, Л., 1983 (Руководство по физиологии).

НЕЙРУЛА (новолат. neurula, уменьшит. от греч. néuron — нерв), зародыш хордовых в период нейруляции. Обычно различают стадии ранней, средней и поздней нейрулы.

НЕЙРУЛЯЦИЯ, образование зачатка ЦНС — нервной пластинки и замыкание её в нервную трубку у зародышей хордовых. Зародыш в период Н., следующий за гаструляцией, наз. нейрулой. Н. начинается с утолщения эктодермы на спинной стороне зародыша — нервной пластинки, к-рая детерминируется под индуцирующим влиянием хордомезодермы в период гаструляции. По краям нервной пластинки приподнимаются складки — нервные валики, средняя её часть постепенно углубляется, валики сближаются, сливаясь по средней спинной линии, и т. о. нервная пластинка превращается в нервную трубку. Последняя отделяется от остальной эктодермы, к-рая преобразуется в покровный эпителий; между спинной стороной нервной трубки и покровным эпителием располагается производное нервных валиков — *нервный гребень.*

В период Н. процессы формообразования происходят и в других зародышевых листках. У животных с полным дроблением яиц энтодерма в этот период полностью окружает гастроцель, к-рый превращается в полость дефинитивного кишечника. У животных с неполным дроблением яиц кишечник на брюшной стороне остаётся незамкнутым, его нижнюю стенку образует нераздробившийся желток. Мезодерма расчленяется на зачаток хорды и лежащие по бокам от него спинные сегменты (сомиты), сегментные ножки (нефротомы) и боковые пластинки. Индукционные взаимодействия между частями зародыша продолжаются и в течение Н., определяя дальнейшее расчленение нервной трубки на отделы ЦНС, а также дальнейшую дифференцировку мезодермальных и энтодермальных органов. К концу Н. зародыш приобретает план строения взрослого организма: на спинной стороне под эпителием располагается нервная трубка, под ней — хорда, ниже — кишечник; становятся различимыми передний и задний концы тела. См. рис. при ст. *Зародышевое развитие.*

НЕЙСТОН (от греч. neustós — плавающий), совокупность мор. или пресноводных организмов, обитающих у поверхностной плёнки воды, прикрепляющихся к ней или передвигающихся по ней сверху (эпинейстон) или снизу (гипонейстон). В состав Н., представленного сравнительно небольшим числом видов, входят нек-рые простейшие, одноклеточные водоросли, мелкие лёгочные моллюски, клопы-водомерки, жуки-вертячки, личинки комаров и ряд др. мелких организмов. К мор. гипонейстону иногда относят также постоянных или временных обитателей самого верхнего слоя воды (0—5 см), напр. мальков рыб, личинок нек-рых донных животных.

● Зайцев Ю. П., Морская нейстонология, К., 1970.

НЕЙТРОФИЛЫ (от лат. neuter — ни тот, ни другой и *...фил*), микрофаги, специальные лейкоциты, гетерофилы, одна из форм зернистых лейкоцитов (гранулоцитов) у позвоночных. Диам. 9—12 мкм. Зёрна Н. имеют нейтральную реакцию и поэтому не воспринимают ни кислые, ни щелочные краски. У человека Н. составляют 48—78% всех лейкоцитов периферич. крови. Образуются из стволовых кроветворных клеток, проходя последовательные стадии созревания (дифференцировки): миелобластов, миелоцитов, юных Н. (метамиелоциты), палочкоядерных и

сегментоядерных. Н. способны к фагоцитозу мелких инородных частиц, включая бактерий. Содержат лизосомы; выделяя гидролитич. ферменты, могут лизировать омертвевшие ткани.

НЕКРОБИО́З (от греч. nekrós — мёртвый и ...*биоз*), необратимые физиол. или патологич. изменения в клетке, предшествующие её смерти. Н. связан с нарушениями обмена веществ, что может приводить к жировому и др. перерождениям клетки. Наиболее характерные признаки Н.: сморщивание ядра (кариопикноз), его распад (кариорексис) и растворение (кариолизис), изменение вязкости цитоплазмы, иное отношение к прижизненному окрашиванию, дезорганизация ферментативных систем, приводящая к автолизу.

НЕКРО́З (греч. nékrōsis — омертвение, от nekrós — мёртвый), омертвение в живом организме отд. органов, их частей, тканей или клеток. Н. обычно следует за некробиозом.

НЕКРОФА́ГИ (от греч. nekrós — мёртвый и ... *фаг*), трупоеды, животные, питающиеся трупами др. животных. Мн. насекомые (жуки-мертвоеды, кожееды, личинки двукрылых), нек-рые птицы (грифы, марабу, ворон) и млекопитающие (гиены).

НЕКТА́Р, сахаристый сок, выделяемый нектарниками растений. По составу Н.— водный раствор сахаров с небольшой примесью спиртов (напр., маннит), азотистых и ароматич. веществ, к-т, ферментов. Кол-во Н., выделяемое отд. цветком за время цветения, у разных растений различно (у липы от 0,15 до 7,46 мг, у малины в среднем 14 мг). Функции Н.— привлечение насекомых и птиц, осуществляющих перекрёстное опыление. Кроме того, Н. содержит вещества гормональной природы, участвующие в репродуктивных процессах (прорастание пыльцы, оплодотворение, развитие завязи и т. д.). Н. обладает также бактериостатич. свойствами. У волчеягодника, багульника, азалии, чемерицы и у ряда др. растений Н. ядовитый. Нек-рые ядовитые растения (белена, болиголов, наперстянка, олеандр и др.) выделяют Н., не придающий, однако, ядовитые свойства мёду, если в него не попадает пыльца.

НЕКТА́РНИКИ (nectaria), разнообразные трубчатые железистые образования у растений, выделяющие нектар. Располагаются б. ч. в цветках — на чашелистиках, лепестках, в стенках завязи, на цветоложе, на особых органах — медовиках и т. п. У нек-рых растений Н. образуются на вегетативных органах (т. н. внецветковые Н.). В нек-рых семействах (лютиковые, барбарисовые и др.) очевидны определ. направления эволюции Н., напр. от шпорцевидных Н. у видов аконита к лепестковидным Н. у видов живокости, что ведёт к увеличению околоцветника и усиливает привлекательность цветка для опылителей. В ряде случаев, однако, сложное строение медовиков и Н. с трудом поддаётся объяснению, поскольку связь с насекомым-опылителем давно утратилась.

НЕКТА́РНИЦЕВЫЕ, нектарницы (Nectariniidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 9,5—25 см. Клюв длинный, тонкий, часто изогнутый вниз, слегка зазубренный. Оперение у самцов ярче, чем у самок, иногда с металлич. блеском. 8 родов, 104—115 видов, в субтропиках и тропиках (Африка, Юж. Азия, С.-В. Австралии). Совершают кормовые миграции в зависимости от массового цветения растений. Древесные и кустарниковые птицы; в горах встречаются до выс. св. 4000 м. У многих красивая мелодичная песня. Гнёзда — на деревьях, на концах ветвей. В кладке 1—3 яйца. Питаются насекомыми, плодами и нектаром, к-рый пьют, садясь на цветок или ветку (реже, как колибри,— на лету). Участвуют в опылении растений. 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 23 в табл. 46.

НЕКТО́Н (от греч. nektós — плавающий, плывущий), совокупность активно плавающих пелагич. животных, способных противостоять течению и преодолевать значит. расстояния. Массовые и постоянные представители Н.— рыбы, кальмары, китообразные, морские змеи. К Н. относятся также размножающиеся на суше, но питающиеся в воде животные, напр. ластоногие, водяные черепахи, пингвины, калан и др. Для нектонных животных характерны обтекаемая форма тела и хорошо развитые органы движения. Н. наиб. разнообразен и многочислен в верх. горизонтах пелагиали в связи с обилием там пищевых ресурсов. Океанич. Н. - эволюционно молодая группировка: совр. океанич. рыбы сформировались в палеогене, головоногие моллюски и млекопитающие — в неогене. Ср. *Планктон*.

НЕКТОХЕ́ТА (от греч. nēktós — плавающий и cháitē — волосы), свободноплавающая личинка многощетинковых кольчатых червей, развивается из *метатрохофоры*. На каждом ларвальном (личиночном) сегменте — параподии с щетинками, служащими для плавания. Иногда Н. наз. метатрохофору, имеющую нефункционирующие параподии. См. рис. 23 при ст. *Личинка*.

НЕ́ЛЬМА (*Stenodus leucichthys nelma*), полупроходная или пресноводная рыба сем. сиговых, подвид белорыбицы. Дл. до 150 см, масса до 28 (редко до 40) кг. В отличие от белорыбицы у Н. на челюстях мелкие зубы. Обитает в басс. Сев. Ледовитого ок. и Берингова м., от р. Поной на Кольском п-ове к В. до р. Макензи на Аляске, выходит в предустьевые участки морей. Растёт медленно, половая зрелость к 7—18 годам; самцы созревают несколько раньше. Образует озёрные жилые формы (озёра — Кубенское, Зайсан, Норильские). Питается рыбой. Нерест в сентябре — октябре; ход начинается подо льдом, растянут на всё лето. В р. Обь поднимается на 3500 км от устья. Во время нереста не питается. Плодовитость 125—420 тыс. икринок. Икра развивается между камнями. Численность невелика. Ценный объект промысла и разведения. Иногда образует естеств. гибриды с др. сиговыми.

НЕМАТО́ДЫ, собственно круглые черви (Nematoda), класс первичнополостных червей. Известны с верхнего карбона. Тело несегментированное, нитевидное, веретеновидное, реже (у самок) бочонковидное или лимоновидное, круглое в поперечнике (отсюда второе назв.). Свободноживущие Н. очень мелкие — от 0,05 до 5 (редко до 50) мм; паразитич. формы, обычно мелкие, но нек-рые достигают дл. 20—40 см и даже 8,4 м (*Placentonema gigantissima* из плаценты кашалота). Под кутикулой расположена гиподерма. Мускулатура продольная, однослойная. Органы чувств — губные папиллы (сосочки), осязат. щетинки, обонят. амфиды; у нек-рых видов — глазки (фоторецепторы). Мн. формы имеют сенсорно-железистые органы — фазмиды, а на заднем конце тела свободноживущих Н. - терминальные хвостовые железы (секрет их служит для прикрепления Н. к субстрату). По всему телу свободноживущих Н. расположены кожные железы. Орган выделения — одноклеточная шейная железа. Раздельнополые. Яйцекладущие, реже живородящие. Свободноживущие Н. питаются бактериями, водорослями, детритом; есть хищники, многие — паразиты животных, грибов и растений. 2 подкласса — аденофореи и сецерненты (по др. системе — 3 подкласса). Ок. 20 тыс. видов. Распространены всесветно, в морях, пресных водах и почве.

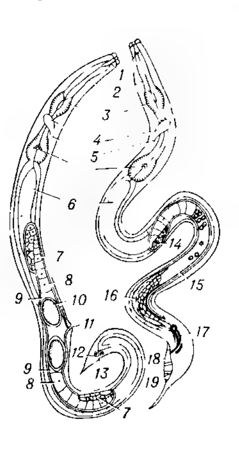
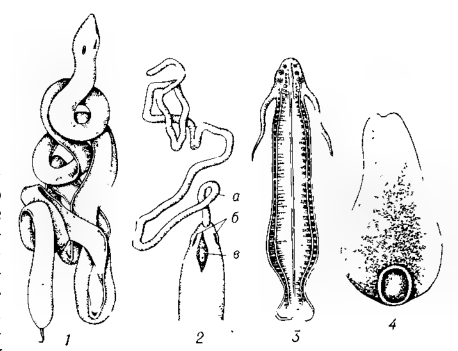


Схема строения нематод. Слева самка, справа — самец: *1* — ротовая полость; *2* — пищевод; *3* - бульбусы пищевода; *4* — окологлоточное нервное кольцо; *5* — выделительная пора; *6* — средняя кишка; *7* — яичник; *8* - яйцевод; *9* — матка; *10* — яйцо в матке; *11* — женское половое отверстие; *12* — задняя кишка; *13* — анус; *14* — семенник; *15* — семяпровод; *16* — семяизвергательный канал; *17* — спикулы; *18* — бурсальные крылья; *19* — рёбра бурсы (органы осязания).

● Малахов В. В., Нематоды: строение, развитие, система и филогения, М., 1986; Nicholas W. L., The biology of free-living nematodes, Oxf., 1975.

НЕМЕРТИ́НЫ (Nemertini), тип сколецид. Сходство Н. с турбелляриями позволяет считать их потомками примитивных плоских червей, но с более высокой организацией. Тело червеобразное, дл. от 0,5 мм до 30 м при макс. шир. 9 мм (*Lineus longissimus*). На головном конце — рот, органы чувств и хоботковое отверстие, через к-рое может выбрасываться наружу (а в покое вворачиваться внутрь в особое влагалище) длинный мускулистый хоботок, служащий для нападения и защиты. Тело покрыто ресничным эпителием, под ним — мощная многослойная мускулатура. Полость тела заполнена паренхимой. Прямой кишечник открывается на заднем конце анусом. Кровеносная система замкнутая. Протонефридии развиты. Нервная система состоит из головного узла и продольных нервных стволов (боковых и спинного). Раздельно-



Немертины: *1* — немертина *Cerebratulus*; *2* — передний конец *Cerebratulus* с вывернутым хоботком (*а* — хоботок, *б* — боковые щели, *в* — ротовое отверстие); *3* — *Nectonemertes*; *4* — *Malacobdella*.

полые. Многочисл. мешковидные парные гонады открываются по бокам тела. Зрелые яйца выводятся наружу и оплодотворяются спермой. Дробление яйца спиральное. У мн. видов имеется планулообразная личинка; для нек-рых характерна личинка — пилидий. 1 класс — Nemertini. Ок. 800 видов, преим. мор. донные хищники; есть паразиты и комменсалы моллюсков, крабов и мор. звёзд. Во всех морях и океанах; ок. 30 видов — в пресных водах, св. 10 — наземные (почвенные) виды.

НЕ́МКИ, мутиллиды (Mutillidae), семейство ос надсем. Mutilloidea. Дл. 5—15 мм. Самки бескрылые, самцы крылатые и значительно крупнее самок. Ок. 4800 видов, преим. в тропиках, в СССР — ок. 130 видов. Личинки обычно развиваются на куколках и зрелых личинках одиночных ос и пчелиных. Известны паразиты пупариев двукрылых и личинок жуков. См. рис. 14 в табл. 25.

НЕМОРА́ЛЬНАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ (от лат. nemoralis — лесной), совокупность растит. сообществ, по происхождению связанных с широколиств. лесами. Флористич. состав Н. р. сложился в третичный период (Тургайская флора) из лиственных (каштан, клён, бук, лещина и др.) и хвойных (метасеквойя и таксодиум) пород и травянистых многолетников (копытень, ветреница, медуница и др.). В дальнейшем произошло обеднение видового состава и сокращение ареала Н. р., к-рая сохранилась в Центр. Европе, ср. полосе Европ. части СССР, на Кавказе, Д. Востоке, в вост. части Сев. Америки. Н. р. в широком смысле охватывает все сообщества, свойственные подзоне широколиственных и частично хвойно-широколиственных лесов.

НЕО... (от греч. néos — новый), первая составная часть сложных слов, соответствующая по значению слову «новый».

НЕОА́НТРОПЫ (от *нео*... и греч. ánthrōpos — человек), обобщённое назв. людей совр. вида (*Homo sapiens*), ископаемых и ныне живущих. Костные остатки Н. известны из позднего плейстоцена Европы, Африки, Азии и Австралии. Абс. возраст наиб. древних представителей Н. 50—60 тыс. лет. Н. часто ошибочно наз. кроманьонцами. По-видимому, произошли от прогрессивных форм палеоантропов, обитавших на терр. Ср. и Передней Азии и сев.-вост. Африки. В отличие от палеоантропов и архантропов для Н. характерны больший объём мозга, высокий свод черепа, хорошо развитый подбородочный выступ, отсутствие надглазничного валика, прямой лоб. Н. создали культуру позднего палеолита (разнообразные сложные каменные и костяные орудия, украшения, наскальная и пещерная живопись).

НЕОБРАТИ́МОСТЬ ЭВОЛЮ́ЦИИ, закономерность историч. развития организмов, проявляющаяся в том, что организмы, переходя в прежнюю среду обитания, не возвращаются полностью к предковому состоянию. Так, жабры и плавники рыб, утраченные их потомками — тетраподами, никогда не восстанавливаются у вторично освоивших водный образ жизни пресмыкающихся и млекопитающих (хвостовой плавник и ласты у ихтиозавров и китообразных лишь внешне напоминают плавники при глубоком различии их внутр. строения). Положение о Н. э. впервые сформулировал в 1893 Л. Долло (т. н. закон Долло). Формулировка Долло, подчёркивающая невозможность даже частичного возвращения к исходной организации, излишне жёстка; её развитие рядом учёных привело к формированию представления о том, что нельзя приостановить начавшуюся эволюционную перестройку, напр. редукцию или экстенсивное развитие органа. В совр. трактовке Н. э.— статистич. закономерность, вытекающая из невероятности полного возврата множества процессов, реализовавшихся в генотипе и фенотипе той или иной группы организмов. О Н. э. правильнее говорить лишь по отношению к целому организму, т. к. вторичное возникновение отдельных признаков, особенно сохраняющихся в той или иной форме на отд. стадиях онтогенеза, иногда возможно.

НЕОГЕ́НОВЫЙ ПЕРИ́ОД, неоген (от *нео*... и греч. génos — рождение, возраст), второй период кайнозоя. Следует за палеогеном, предшествует антропогену. Включает миоцен и плиоцен. Начало по абс. исчислению 25±2 млн. лет, конец — 1,8 млн. лет назад, длительность св. 23 млн. лет. Завершение формирования ряда горных систем (Альпы, Карпаты, Балканы, Атлас, Кавказ, Гималаи, Кордильеры и др.). Значит. изменения размеров и очертаний мор. бассейнов, сильное общее осушение. Оледенение Антарктиды; в конце Н. п. — оледенения в горных странах. Родовой, а иногда видовой состав мор. беспозвоночных близок к современному. На суше — господство плацентарных млекопитающих; известны медведи, кошки, гиены, носороги, олени, жирафы. Достигают расцвета человекообразные обезьяны, в плиоцене появляются австралопитеки. В Сев. и Юж. Америке, Австралии развитие млекопитающих длит. время шло обособленно из-за отсутствия связи между континентами. В середине Н. п. (поздний миоцен) произошёл обмен фаунами между Евразией и Сев. Америкой, а в конце Н. п. (плиоцен) — миграция фаун из Сев. Америки в Южную. В Юж. Америке развивались особые группы сумчатых, неполнозубых, широконосых обезьян. Состав флоры близок к современной; в конце Н. в сев. областях появляются тайга и тундра. См. *Геохронологическая шкала*. См. рис. в табл. 7 А.

НЕОГЕ́Я (от *нео*... и греч. gḗ — земля), фаунистич. царство суши; занимает Юж. и Центр. Америку и о-ва Вест-Индии. История становления фауны в Н. сходна с таковой в *Палеогее*. После полного распада *Гондваны* развитие наземных животных в Н. на протяжении многих лет происходило в изоляции. Появление Панамского перешейка в эоцене способствовало обмену видами между северо-и южноамер. фаунами. Для богатой и разнообразной совр. фауны Н. характерно наличие почти эндемичного отряда неполнозубых (ленивцы, броненосцы, муравьеды), сем. ценолестовых и оппоссумов, широконосых обезьян, эндемич. форм и групп грызунов (вискаша, шиншилла). Среди птиц (ок. $^1/_4$ видов от общего числа на Земле) эндемичны нанду, тинаму, гоацины, паламедеи, краксы, туканы. Представителями древней фауны являются мн. пресноводные рыбы и, возможно, большинство земноводных и пресмыкающихся. Единств. область Н.— Неотропическая — подразделяется на 4 подобласти. См. карту при ст. *Фаунистическое районирование*.

НЕОГНАТИ́ЗМ (от *нео*... и греч. gnáthos — челюсть), осн. тип строения костного нёба у килевых птиц. Сошники небольшие и полностью слиты в одну кость; крыловидные и нёбные кости обычно контактируют с парасфеноидом и образуют подвижный сустав, базиптеригоидные отростки базисфеноида не развиты. Разновидности Н.— десмогнатизм, шизогнатизм и эгитогнатизм — основаны на различиях в строении и взаимоотношениях нёбно-челюстных костей и сошника. Отличия в структуре костного нёба используются в таксономии птиц. Мн. неогнатич. птицы — неогнаты, или *новонёбные птицы*,— в эмбриогенезе проходят палеогнатич. стадию развития костного нёба (см. *Палеогнатизм*).

НЕОДАРВИНИ́ЗМ, эволюционная концепция, созданная А. Вейсманом на раннем этапе развития генетики (в кон. 19 — нач. 20 вв.). В основе Н. лежит его учение, часто наз. вейсманизмом. В полемике с *неоламаркизмом* Н. обосновывает положение о том, что все особенности строения живых существ могут быть объяснены с точки зрения дарвиновской теории естеств. отбора и нет необходимости в признании какой бы то ни было внутр. тенденции к развитию (см. *Автогенез*). Н. впервые в категорич. форме отвергает возможность наследования приобретённых признаков. Этот вывод логически вытекает из теоретической основы Н.— учения о *зародышевой плазме* и *зародышевом пути*, во многом предопределившем совр. представления о наследственной изменчивости. В соответствии с этим учением передаются по наследству лишь изменения, происходящие в наследств. единицах половых клеток — детерминантах. Эти изменения, представляющие материал для эволюционных преобразований, возникают в результате смешения родительских зачатков при половом размножении и при непосредств. воздействии внеш. условий на зародышевую плазму. Вейсман, отмечая ведущую роль естеств. отбора в эволюции, ошибочно распространил идею отбора также и на отд. части особей и наследств. детерминанты (т. н. тканевой отбор и зачатковый отбор). Попытка увязать данные зарождавшейся генетики с эволюционной теорией и дополнить дарвиновское представление о естеств. отборе оказалась ошибочной. Во 2-й пол. 20 в. неодарвинизмом иногда наз. совр. эволюционное учение.

● Вейсман А., Лекции по эволюционной теории, пер. с нем., П., 1918; Литтер Р., Август Вейсман и его место в истории биологии, в кн.: Из истории биологии, в. 2, М., 1970.

НЕОКАТАСТРОФИ́ЗМ (от *нео*... и греч. katastrophḗ — переворот), совокупность эволюционных концепций о внезапных вмешательствах в процессы эволюции разл. факторов, приводящих к быстрым крупным преобразованиям в органич. мире. Эти концепции возрождают на эволюционной основе теорию катастроф Ж. Кювье. Родоначальником Н. был Э. Зюсс (1864), к-рый рассматривал эволюцию как чередование геологически продолжительных, относительно стабильных состояний таксонов с кратковрем. периодами их массовых преобразований под действием резких изменений физико-геогр. факторов. Распространение в 20 в. идей Н. обусловлено дискуссиями о причинах таких явлений, как неполнота палеонтологической летописи, отсутствие переходных форм между крупными таксонами, резкое возрастание многообразия органич. мира в послекембрийских формациях, неравномерность темпов эволюции и внезапное вымирание мн. таксонов на границах геол. периодов. Различают 3 формы Н.: автогенетический Н.— постулирует действие внутр. факторов, вызывающих коренные изменения исход-

ной формы; эктогенетический Н.— связывает резкие изменения в органич. мире с внезапными внеш. преобразованиями — геологическими, физико географическими и космическими; в синтетическом Н. представление о катастрофах находит выражение в разл. совр. концепциях — о сальтациях, онтомутациях и др. как факторах возникновения новых видов. См. также *Катастроф теория*.

НЕОКО́РТЕКС (от *нео*... и лат. cortex— кора, скорлупа), новая кора, неопаллиум, осн. часть коры больших полушарий головного мозга. Н. осуществляет высший уровень координации работы мозга и формирования сложных форм поведения. В процессе эволюции Н. впервые появляется у пресмыкающихся, у к рых он незначителен по размерам и сравнительно просто устроен (т. н. боковая кора). Типичное многослойное строение Н. получает только у млекопитающих, у к-рых он состоит из 6—7 слоёв клеток (пирамидных, звёздчатых, веретенообразных) и подразделяется на доли: лобную, теменную, височную, затылочную и медио-базальную. В свою очередь, доли подразделяются на области, подобласти и поля, отличающиеся по клеточному строению и связям с глубокими отделами мозга. Наряду с проекционными (вертикальными) волокнами нейроны Н. образуют ассоциативные (горизонтальные) волокна, к-рые у млекопитающих и особенно у человека собраны в анатомически выраженные пучки (напр., затылочно-лобный пучок), обеспечивающие одновременную координированную активность разл. зон Н. В составе Н. выделяют наиб. сложно построенную *ассоциативную кору*, к-рая в процессе эволюции испытывает наибольшее увеличение, тогда как первичные сенсорные поля Н. относительно уменьшаются. См. также *Кора больших полушарий головного мозга*.

НЕОЛАМАРКИ́ЗМ, совокупность разл. идеалистич. эволюционных концепций, основанных на отд. положениях ламаркизма. Н. возник на последарвиновском этапе развития эволюционного учения как противопоставление дарвинизму. Признавая нек-рые аспекты теории Дарвина, неоламаркисты отрицали творческую роль естеств. отбора. В Н. выделяют 3 осн. направления. Ортоламаркизм декларирует направленность эволюции, обусловленную внутр. изначальными свойствами организмов, и в сущности представляет собой автогенетич. концепцию (см. *Автогенез*) (Э. Коп, Г. Осборн, Л. С. Берг и др.). Механоламаркизм объясняет эволюционные преобразования организмов их изначальной способностью целесообразно реагировать изменениями структур и функций на изменения внеш. среды (*эктогенез*), к-рые и определяют эволюцию. Основан на признании т. н. адекватной соматич. индукции, сводящейся к утверждению, что адаптивные *модификации* являются эволюционными новообразованиями и наследуются. Наиб. распространённая форма Н.; этой концепции придерживались Г. Спенсер, Э. Геккель, Ф. Вейденрейх и мн. др. Психоламаркизм рассматривает в качестве причин эволюции сознательные волевые акты организмов (А. Вагнер, А. Паули и др.). Н. в любой форме подменяет науч. анализ постулированием изначальных свойств организмов и не может решить важнейших проблем эволюционистики.

● История эволюционных учений в биологии, М.— Л., 1966; Б л я х е р Л. Я., Проблема наследования приобретенных признаков, М., 1971.

НЕОНТОЛО́ГИЯ (от *нео*..., греч. ón, род. падеж óntos — существо и ...*логия*), комплекс биол. наук, изучающих совр. органич. мир, т. е. ныне живущие организмы. Ср. *Палеонтология*.

НЕО́НЫ, группа родов рыб подотряда харациновидных со светящейся окраской тела. Дл. 4—5 см. Наиб. обычны голубой (*Paracheirodon innesi*), красный (*Cheirodon axelrodi*), чёрный (*Hyphessobrycon herbertaxelrodi*) и зелёный (*Hemigrammus hyanuary*) Н. Родина Н.— лесные водоёмы Юж. Америки с мягкой, сильно гумированной водой. Стайные, подвижные рыбы, планктофаги. Н. содержат в аквариумах, особенно популярны голубой Н., с ярко-голубой светящейся полосой вдоль туловища, и красный Н., у к-рого ниж. часть тела интенсивно красная. См. рис. 4 в табл. 33.

НЕОПИЛИ́НЫ (*Neopilina*), род мор. глубоководных моллюсков класса моноплакофор. Открыты в 1957 г. Раковина (дл. до 40 мм) тонкостенная, колпачковидная, с вершиной у переднего края. Радула с 11-зубными пластинами в сегменте. 3—5 видов, в Тихом, Индийском и юго-зап. части Атлантич. океанов. Обитают на глуб. 1800—6500 м. Детритофаги. В морях СССР не обнаружены. См. рис. 1, в табл. 31.

НЕОТЕНИ́Я (от *нео*... и греч. téinō — растягиваю, удлиняю), задержка онтогенеза у нек-рых видов организмов с приобретением способности к половому размножению на стадии, предшествующей взрослому состоянию.

У животных при полной Н. лишь половая система личинок достигает уровня развития, характерного для взрослых организмов, а др. системы органов сохраняют личиночное состояние. При неполной (частичной) Н. личинки длит. время растут, не приступая к метаморфозу, но способности к размножению не получают. Способность к Н. имеет приспособит. значение для тех видов организмов, в онтогенезе к-рых происходит смена сред обитания, причём условия существования взрослой стадии подвержены значит. изменениям и в отд. годы могут быть крайне неблагоприятными. В таких случаях популяции неотенич. личинок увеличивают шансы данного вида на выживание. Н. известна у нек-рых червей, ракообразных, паукообразных, насекомых, особенно широко она распространена у земноводных. Классич. пример полной Н.— нек-рые популяции амбистом, половозрелые водные личинки к-рых широко известны под назв. аксолотлей. В мелких тёплых водоёмах онтогенез амбистом проходит с метаморфозом, в глубоких холодных — часто наблюдается Н. Неполная Н. свойственна нек-рым видам тритонов. Задержка метаморфоза у неотенич. земноводных связана с пониженной функцией щитовидной железы. В эксперименте можно вызвать метаморфоз аксолотлей, добавляя в воду препарат, содержащий гормон щитовидной железы — тиреоидин. Н. следует отличать от *педогенеза*, при к-ром личинки приобретают способность к партеногенетич. размножению.

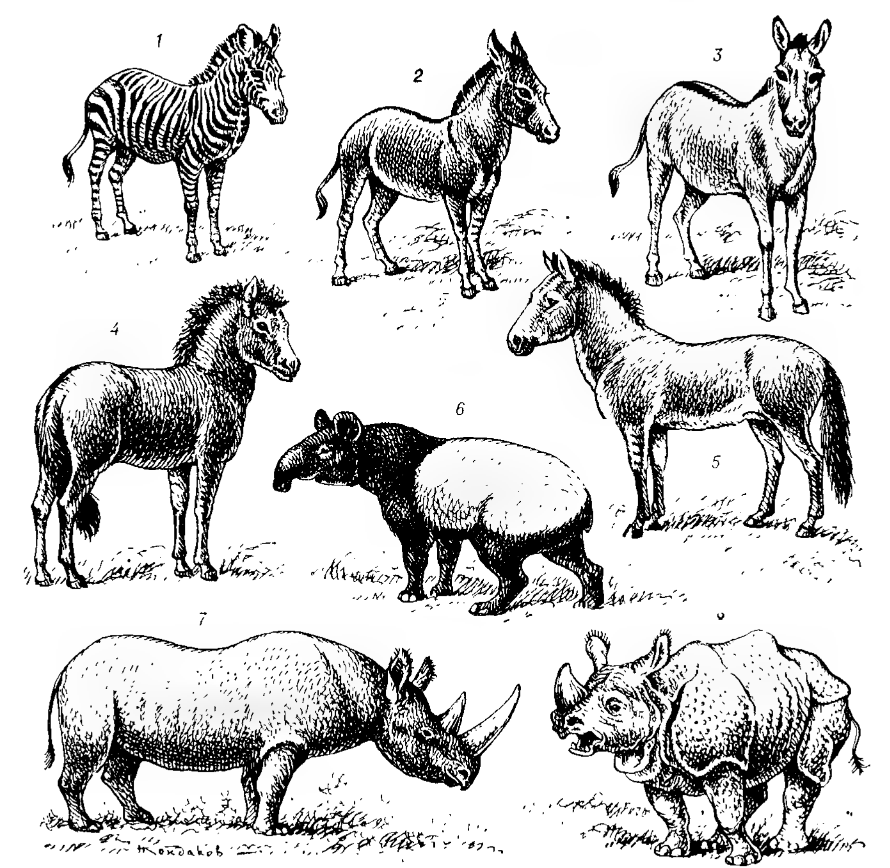
У растений Н. известна среди моховидных, плауновидных, папоротниковидных, голо- и покрытосеменных, напр. ею объясняют происхождение у последних жен. гаметофита — зародышевого мешка. Типична также ярусная Н., при к-рой происходит фиксация в онтогенезе нижних ярусов и выпадение из него всех последующих. Путём Н. и последующей прогрессивной эволюции могли возникнуть мн. совр. группы растений.

НЕОТРОПИ́ЧЕСКОЕ ФЛОРИСТИ́ЧЕСКОЕ ЦА́РСТВО (Neotropis), занимает большую часть Юж. и всю Центр. Америку и прилегающие к ним тропич. о-ва. Богатая и разнообразная флора царства, с преобладанием мезофильных лесных растений, имеет общие корни с флорой *Палеотропического флористического царства*, поэтому в них имеется много общих семейств (анноновые, лавровые, перцевые, крапивные, бомбаксовые, молочайные, сапиндовые и мн. др.) и ок. 450 общих родов. Отделение Юж. Америки от Бразильско-Африканского континента *Гондваны* произошло достаточно давно и в неотропической флоре выработались 25 эндемичных семейств, в т. ч. маркгравиевые (Marcgraviaceae), канновые (Cannaceae), биксовые (Bixaceae), циклантовые и др. Миграционная связь Н. ф. ц. с Африкой продолжалась, видимо, до начала третичного периода, о чём свидетельствует, напр., распространение сем. бромелиевых, почти все виды к-рого произрастают и в тропич. Америке, и лишь 1 — в Африке. Можно полагать, что миграция шла не только из палеотропич. р-нов в неотропические, но и в обратном направлении, хотя и с меньшей интенсивностью. Н. ф. ц. подразделяется на 5 областей: Карибскую Амазонскую, Бразильскую, Гвианского нагорья, Андийскую. См. карту при ст. *Флористическое районирование*.

НЕОФИ́ТЫ (от *нео*... и ...*фит*), заносные иноземные растения, вошедшие в состав местной флоры в исторически сравнительно недавнее время и встречающиеся как в агроценозах (сорняки), так и в естественных ценозах. Появление Н. чаще всего связано с хоз. деятельностью человека. Ср. *Археофиты*.

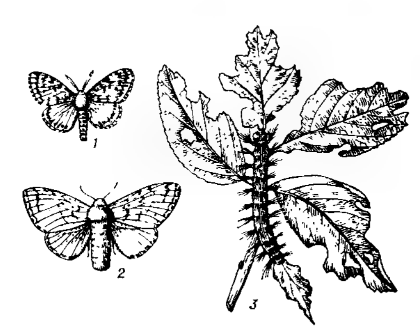
НЕПАРНОКОПЫ́ТНЫЕ, непарнопалые (Perissodactyla), отряд млекопитающих. Произошли от кондилартр. Известны с верхнего палеоцена. Расцвета достигали в эоцене и олигоцене (описано ок. 500 видов), но в миоцене большая часть вымерла, не оставив потомков. Н.— б. ч. крупные животные. Число пальцев на передних конечностях 1 или 3, реже 4, на задних — 1 или 3; сильнее других развит 3-й (средний) палец, несущий основную тяжесть тела; степень редукции остальных пальцев соответствует быстроте бега (максимальна у однопалых). На концевых фалангах — копыта. Коренные зубы с поперечными и продольными складками приспособлены для перетирания грубой растит. пищи. 3 совр. сем.: лошадиные, тапировые и носороговые; 16 видов. В Африке, Европе (вымерли), Азии и Юж. Америке. В фауне СССР только лошадиные — тарпан (вымер в 19 в.) и кулан. Обитают в пустынях, степях, лесостепях, нек-рые — в болотистых тропич. лесах. Травоядные. Полигамы. Молочная железа с двумя сосками. Рождают обычно одного детёныша, к-рый через неск. часов после рождения способен следовать за матерью. Тарпан и дикий осёл одомашнены. Численность большинства видов сокращается, в Красных книгах МСОП (12 видов и 3 подвида) и СССР (1 подвид). См. рис. на стр. 403.

НЕПА́РНЫЙ ШЕЛКОПРЯ́Д [*Lymantria (Ocneria) dispar*], бабочка сем. волнянок. Самец и самка различаются по величине, окраске и строению усиков (отсюда назв.). У самцов крылья в размахе 35—50 мм, у самок 55—90 мм.



Непарнокопытные: *1* — горная зебра (*Equus zebra*); *2* — дикий осёл (*E. asinus*); *3* — кулан (*E. hemionus*); *4* — тарпан (*E. gmelini*); *5* — лошадь Пржевальского (*E. przewalskii*); *6* — чепрачный тапир (*Tapirus indicus*); *7* — чёрный носорог (*Diceros bicornis*); *8* — индийский носорог (*Rhinoceros unicornis*).

В Европе (исключая Крайний Север), Сев. Африке, умеренных широтах Азии; в 1869 завезён в Сев. Америку; в СССР — в Европ. части, в горах Ср. Азии, в Юж. Сибири и на Д. Востоке. Лёт в июле — августе; яйца (до 2 тыс.) откладывает на прикорневую часть стволов, изредка на ветки и камни, прикрывая их бурыми волосками с конца брюшка. Зимуют гусеницы в яйцевой оболочке, после вылупления благодаря длинным волоскам могут переноситься ветром на большие расстояния; при массовом размножении полностью объедают листья деревьев. Н. ш. повреждает св. 300 видов растений, наносит существ. вред листв. лесам и плодовым деревьям; предпочитает дуб, граб, плодовые.



Непарный шелкопряд: *1* — самец; *2* — самка; *3* — гусеница на кормовом растении.

НЕПЕ́НТОВЫЕ, порядок (Nepenthales) и семейство (Nepenthaceae) двудольных растений. Близки к порядку камнеломковых, особенно к сем. росянковых. Насекомоядные кустарники и полукустарники влажных местообитаний. В порядке одно семейство с единств. родом — непентес, или кувшинчник (*Nepenthes*). Ок. 70 видов, гл. обр. в тропиках Юго-Вост. Азии (особенно разнообразны на о. Калимантан), на С. Австралии, о-вах Мадагаскар, Шри-Ланка. Обычно это растущие в джунглях лианы, у к-рых наряду с обычными имеются видоизменённые листья в виде кувшина, для улавливания насекомых. Цветки мелкие, двудомные, безлепестные, в кистевидных или чаще метельчатых соцветиях. Плод — кожистая коробочка. У ловчих листьев ниж. часть черешка плоская, широкая, зелёная, фотосинтезирующая. Верх. его часть продолжается в удлинённый усик, обвивающий опору. На конце усика развивается пластинка листа в виде кувшина (дл. от 2,5 до 30 см) красного или фиолетового цвета, часто с крышечкой, на ниж. стороне к-рой находятся нектарники. Насекомые, птицы и др. мелкие животные, привлечённые яркой окраской и нектаром, соскальзывают по гладкому краю внутрь ловушки, тонут и перевариваются в жидкости, выделяемой желёзками на дне кувшина. Лианы Н. иногда поднимаются по стволам и ветвям деревьев на выс. несколько десятков метров. Среди Н. имеются эпифиты, живущие на стволах деревьев. Многие виды и гибриды Н. культивируют в оранжереях. См. рис. 3 в табл. 15.

НЕПОЛНОЗУ́БЫЕ (Edentata, или Xenarthra), отряд плацентарных млекопитающих. Известны с верхнего палеоцена Сев. и Юж. Америки. Предки — примитивные насекомоядные. Дл. тела от 12 см до 1,2 м. Два или три средних пальца передних конечностей значительно крупнее остальных, вооружены мощными когтями. Зубы упрощённого строения (без эмали и без корней), с постоянным ростом, резцы и клыки отсутствуют (отсюда назв.); у муравьедов зубов нет. Плацента примитивная (дискоидальная). 12 сем. (из вымерших Н. интересен мегатерий), в т. ч. 3 совр.— муравьедовые, ленивцевые, броненосцевые. Распространены в Юж., Центр. и Сев. Америке (Ю. и Ю.-В. США). Обитают на земле или на деревьях в разнообразных ландшафтах. Растительноядные и насекомоядные. Мясо большинства видов используется в пищу. 6 видов в Красной книге МСОП.

НЕРАЗЛУ́ЧНИКИ (*Agapornis*), род попугаеобразных. Дл. 13—17 см. 6 видов, в тропич. Африке, на Мадагаскаре и прилежащих о-вах. Обитают в лесах и саваннах. Гнездятся в обществ. гнёздах ткачиков, в дуплах и термитниках, выстилая гнездо травой, к-рую приносят в перьях надхвостья. В кладке 4—6 яиц. Всегда держатся парами (отсюда назв.).

НЕРВИ́ЗМ, идея о преимущественном значении нервной системы в регуляции физиол. функций и процессов в организме животных и человека. Представления о главенствующей роли нервной системы в организме развивались мн. учёными (особенно К. Бернаром, И. М. Сеченовым, С. П. Боткиным), однако И. П. Павлову, введшему в 1883 само понятие «Н.», принадлежит заслуга в формулировании идеи Н. и его последоват. утверждении, прежде всего в созданном им учении о высшей нервной деятельности. Концепция Н., разработанная Н. Е. Введенским, А. А. Ухтомским, Л. А. Орбели и мн. др., оказала значит. влияние на развитие физиологии в СССР. Абсолютизация идеи Н. нек-рыми физиологами привела к недооценке др. регулирующих систем.

По совр. представлениям, регуляция физиол. функций и процессов в организме основана на координир. взаимодействии нервной системы и гуморально-гормональных факторов.

НЕ́РВНАЯ ПЛАСТИ́НКА, медуллярная пластинка (lamina neuralis), ранний зачаток ЦНС у хордовых животных и человека. Образуется в процессе *нейруляции*.

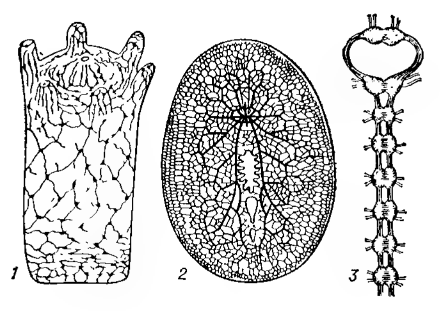
НЕ́РВНАЯ РЕГУЛЯ́ЦИЯ, координирующее влияние нервной системы на клетки, ткани и органы, приводящее их деятельность в соответствие с потребностями организма и изменениями окружающей среды. Н. р. имеет ведущее значение в обеспечении целостности организма и является одним из осн. механизмов *гомеостаза*.

Н. р.— филогенетически более молодой механизм регуляции по сравнению с гуморальной регуляцией (ГР). По мере дифференциации и совершенствования нервной системы в ходе эволюции происходит подчинение ГР нервным связям, возникает нервно гуморальное взаимодействие (нейрогуморальная регуляция). Н. р. основана на рефлекторных связях. Она осуществляется посредством медиаторов, выделяемых нервными окончания-

ми на иннервированные клетки, и строго адресована определённому органу или группе клеток. Скорость Н. р. в сотни раз превышает скорость ГР. Вместе с тем мн. медиаторы (ацетилхолин, норадреналин, серотонин и др.) могут поступать в кровь и т. о. регулировать деятельность органов и тканей как гуморальный фактор.

Представление о преимуществ. значении нервной системы в регуляции функций и процессов в организме животных и человека — основа концепции *нервизма*.

НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА (systema nervosum), морфофункц. совокупность отд. нейронов и др. структур нервной ткани животных и человека, объединяющая дея-



Основные типы строения нервной системы беспозвоночных: *1* - диффузная (гидра); *2* — диффузно-узловая (ресничные черви); *3* - узловая (дождевой червь).

тельность всех органов и систем организма в его постоянном взаимодействии с внеш. средой. Н. с. воспринимает внеш. и внутр. раздражители, анализирует и перерабатывает поступающую информацию, хранит следы прошлой активности (механизмы памяти) и соответственно регулирует и координирует функции организма. В основе деятельности Н. с. лежит *рефлекс*, связанный с распространением *возбуждения* по рефлекторным дугам и процессом *торможения*. Н. с. образована гл. обр. нервной тканью, осн. структурная и функц. единица к-рой — *нейрон*. В ходе эволюции животных происходило постепенное усложнение Н. с. (централизация и цефализация) и одновременно усложнялось их поведение. В развитии Н. с. отмечают неск. этапов. У простейших Н. с. нет, но у нек-рых инфузорий есть внутриклеточный фибриллярный возбудимый аппарат. По мере развития многоклеточных формируется специализир. ткань, способная к воспроизведению активных реакций, т. е. к возбуждению. Сетевидная, или д и ф ф у з н а я, Н. с. впервые появляется у кишечнополостных (гидроидные полипы) (рис., *1*). Она образована отростками нейронов, диффузно распределёнными по всему телу в виде сети. Диффузная Н. с. быстро проводит возбуждение из точки раздражения во всех направлениях, что придаёт ей нек-рые интегративные свойства. Такой тип строения Н. с. не обеспечивает, однако, дифференцир. реакции на раздражения. Диффузной Н. с. свойственны и незначит. признаки централизации (напр., у гидры уплотнение нервных элементов в области подошвы и орального полюса). Усложнение Н. с. шло параллельно с развитием органов движения и выражалось, прежде всего, в обособлении нейронов из диффузной сети, погружении их в глубь тела и образовании там скоплений. Так, у свободно живущих кишечнополостных (медуз) нейроны скапливаются в ганглии, образуя д и ф ф у з н о - у з л о в у ю Н. с. (рис., *2*). Формирование этого типа Н. с. связано, в первую очередь, с развитием спец. рецепторов на поверхности тела, способных избирательно реагировать на механич., химич., световые внеш. воздействия. Наряду с этим прогрессивно увеличивается число нейронов и разнообразие их типов, формируется нейроглия. Появляются двухполюсные нейроны, имеющие дендриты и аксоны. Проведение возбуждения становится направленным. Дифференцируются и нервные структуры, в к-рых осуществляется передача соотв. сигналов др. клеткам, управляющим ответными реакциями организма. Одни клетки специализируются на рецепции, другие — на проведении, третьи — на сокращении. Н. с. кишечнополостных имеет и типичные синапсы.

Дальнейшее эволюц. усложнение Н. с. связано с централизацией и выработкой у з л о в о г о т и п а организации (совр. кольчатые черви, членистоногие, иглокожие и моллюски; у последних нек-рые выделяют р а з б р о с а н н о - у з л о в о й т и п Н. с.) (рис., *3*). Нейроны концентрируются в нервные узлы (ганглии), связанные нервными волокнами между собой, а также с рецепторами и разл. исполнит. (эффекторными) органами (мышцами, железами). Дифференциация пищеварит., половой, кровеносной и др. систем органов сопровождалась совершенствованием обеспечения взаимодействия между ними с помощью Н. с. Происходит значит. её усложнение и возникновение множества центр. нервных образований, находящихся в субординац. зависимости друг от друга. У активных форм передний конец тела при передвижении первым сталкивается с разл. раздражителями. Расположенный здесь примитивный аппарат восприятия контактных раздражений, а также окологлоточные ганглии и нервы, контролирующие питание и роющие движения, развиваются у филогенетически высших форм в дистантные рецепторы, воспринимающие свет, звук, запах; появляются органы чувств. Т. к. осн. рецепторные органы располагаются в головном конце тела, то и соотв. ганглии в головной части туловища развиваются сильнее, подчиняют себе деятельность остальных и образуют головной мозг. В состав Н. с. плоских червей входят интернейроны, усложняющие взаимоотношения и связи нервных элементов друг с другом. Централизация и цефализация значительно выражены у круглых и кольчатых червей. У высших кольчатых червей и членистоногих хорошо развита нервная цепочка. Формирование адаптивного поведения организма проявляет себя наиб. ярко на высшем уровне эволюции — у позвоночных и связано с усложнением структуры Н. с. и усовершенствованием взаимодействия организма с внеш. средой. Одни части Н. с. проявляют в филогенезе тенденцию усиленного роста, другие остаются слаборазвитыми; большее значение приобретают прогрессирующие в развитии передние отделы мозга. У рыб передний мозг слабо дифференцирован, но хорошо развиты задний и средний мозг, а также мозжечок. У земноводных и пресмыкающихся из переднего мозгового пузыря обособляются промежуточный мозг и 2 полушария с первичной корой мозга. У птиц доминируют средний и промежуточный мозг, сильно развит мозжечок, кора выражена слабо. Высшего развития Н. с. достигает у млекопитающих, особенно у человека, гл. обр. за счёт увеличения и усложнения строения полушарий и коры большого мозга. Развитие и дифференциация структур Н. с. у высокоорганизованных животных обусловили её разделение на *центральную нервную систему* и *периферическую нервную систему*.

● С е ч е н о в И. М., П а в л о в И. П., В в е д е н с к и й Н. Е., Физиология нервной системы. Избр. тр., в. 1—4, М., 1952; С е п п Е. К., История развития нервной системы позвоночных, 2 изд., М., 1959; Ш е р р и н г т о н Ч., Интегративная деятельность нервной системы, [пер. с англ.], Л., 1969; Общая физиология нервной системы, Л., 1979 (Руководство по физиологии); Neuronal development, N. Y., 1982.

НЕ́РВНАЯ ТКАНЬ (textus nervosus), комплексы нервных и глиальных клеток, специфичных для животных организмов. Появляется (эволюционно) у кишечнополостных и достигает наиб. сложного развития в коре больших полушарий головного мозга млекопитающих. Н. т.— основной структурно-функц. элемент нервной системы. Нейроны (производные эктодермы) не делятся, обладают особой (по сравнению с мышечными клетками и волокнами) возбудимостью и проводимостью, способны образовывать стабильные контакты с др. клетками. Глиальные клетки (в совокупности — нейроглия) — трофич., опорный и защитный аппарат Н. т. У позвоночных в Н. т. проходят кровеносные сосуды, у насекомых — трахеи. Обычно Н. т. окружена слоями соединит. ткани (мозговые оболочки у позвоночных). Клетки Н. т. тесно прилегают друг к другу. В Н. т. часто находятся спец. рецепторные и секреторные клетки. Н. т. осуществляет взаимосвязь тканей и органов в организме.

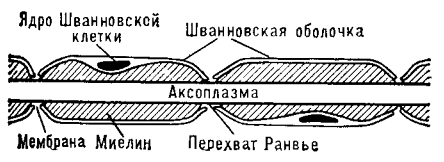
● Х э м А., К о р м а к Д., Гистология, пер. с англ., т. 3, М., 1983, гл. 17.

НЕ́РВНАЯ ТРУ́БКА (tubus neuralis), зачаток ЦНС у хордовых. Образуется в процессе нейруляции путём углубления дна нервной пластинки, поднятия и смыкания её краёв. На переднем конце Н. т. нек-рое время сохраняется отверстие — нейропор, а на заднем — ведущий в кишечник нейроэнтерический (нервно-кишечный) канал.

НЕ́РВНАЯ ЦЕПО́ЧКА, центральная часть нервной системы кольчатых червей и членистоногих, расположенная на брюшной стороне тела (под кишечником) и соединённая с головными ганглиями. Состоит из парного продолговатого нервного ствола, включающего парные ганглии каждого сегмента, к-рые соединены между собой продольными коннективами и поперечными комиссурами («нервная лестница»). У раков, паукообразных, насекомых при слиянии сегментов головы и груди соотв. ганглии также сливаются. У пауков, мн. мух все брюшные ганглии слиты в один нервный узел. Н. ц. формируется в ходе эволюции вследствие концентрации нейронов, обусловленной развитием конечностей и рецепторов. См. рис. в статьях *Нервная система*, *Ганглий*.

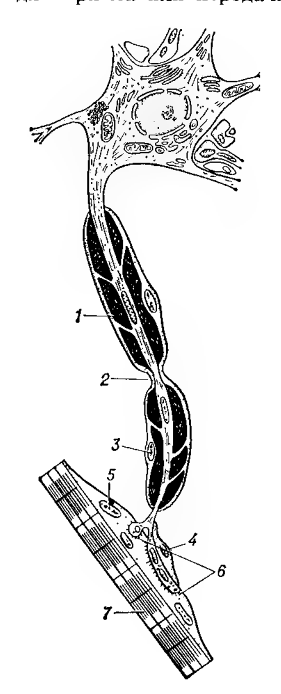
НЕ́РВНОЕ ВОЛОКНО́ (neurofibra), отросток нейрона (аксон), покрытый оболочками и проводящий нервные импульсы от перикариона. Диам. Н. в. колеблется от 0,5 до 1700 мкм, дл. может превышать 1 м. М я к о т н ы е (миелинизированные) Н. в. покрыты шванновской и миелиновой оболочками, а б е з м я к о т н ы е (немиелинизированные) — только шванновской. В зависимости от скорости проведения возбуждения, длительности фаз потенциала действия и диаметра у теплокровных выделяют 3

осн. группы Н. в., обозначаемых А (подгруппы α, β, γ, δ), В и С. Диам. двигат. и чувствит. Н. в. гр. А 1—22 мкм, скорость проведения 5—120 м/с, гр. В (преим. преганглионарные Н. в.) соответственно 1—3,5 мкм и 3—18 м/с, гр. С (преим. постганглионарные Н. в.) 0,5—2 мкм и 0,5—3 м/с. Скорость распространения нервных импульсов по Н. в. прямо пропорциональна его диаметру: с утолщением аксонов она увеличивается и всегда выше в миелинизированных Н. в. В них импульс распространяется не непрерывно, как в безмякотных, а скачками, от одного перехвата Ранвье к другому (*сальтаторное проведение*). Н. в. составляют периферич. нервную систему



и проводящие пути в ЦНС. Пучки Н. в. образуют *нервы*.

НЕ́РВНОЕ ОКОНЧА́НИЕ (terminatio nervi), специализированное образование в концевом разветвлении отростков нейрона, лишённых миелиновой оболочки; служит для приёма или передачи сигна-



Модель эффекторного нервного окончания и образуемого им синаптического контакта с мышцей (мионевральный синапс): *1* — миелиновая оболочка; *2* — перехват Ранвье; *3* — ядро шванновской клетки; *4* — шванновская клетка в области мионеврального синапса; *5* — ядро мышечной клетки; *6* — мионевральное соединение; *7* — мышца.

лов. Чувствительные, или сенсорные, Н. о., осуществляющие приём сигналов (рецепцию), по строению и функции сходны с дендритами и подобно им имеют рецепторную мембрану. Они бывают свободными или образуют комплекс со спец. чувствит. клетками. Эффекторные Н. о. (телодендрии, терминали, пресинаптич. окончания), передающие нервные импульсы, образуются разветвлениями аксона, к-рые вступают в синаптич. контакт с нервной, мышечной или железистой клетками. Терминали аксонов содержат митохондрии и скопления синаптич. пузырьков (везикул), содержимое к-рых при активации Н. о. выбрасывается в синаптич. щель и приводит к изменению ионной проницаемости постсинаптич. мембраны (см. *Синапсы*).

НЕ́РВНОЕ СПЛЕТЕ́НИЕ (plexus nervorum), сетчатое соединение нервных волокон, в составе соматич. и вегетативных нервов; обеспечивает чувствит. и двигат. иннервацию кожного покрова, скелетных мышц и внутр. органов у позвоночных. Различают шейное, плечевое, поясничное и крестцовое Н. с. О вегетативных Н. с. см. *Межмышечное сплетение*, *Солнечное сплетение*.

НЕ́РВНЫЕ ВА́ЛИКИ, складки эктодермы, окаймляющие нервную пластинку зародыша. После превращения её в нервную трубку клетки Н. в. оказываются между ней и покровным эпителием, образуя т. о. нервный гребень. См. также *Нейруляция*.

НЕ́РВНЫЙ ГРЕ́БЕНЬ (crista neuralis), материал нервных валиков у зародышей хордовых, расположенный между нервной трубкой и покровным эпителием вдоль средней спинной линии. Н. г. делится вдоль на две ганглионарные пластинки, из к-рых формируются симпатич., спинномозговые и б. ч. головных нервных узлов (ганглиев), пигментные клетки и висцеральный скелет. Клетки Н. г. вместе с клетками дерматома участвуют также в образовании соединительнотканного слоя кожи. Часть клеток Н. г. мигрирует на разл. расстояния между зачатками разных органов и их судьба в значит. степени определяется индукционными взаимодействиями при контакте с этими зачатками.

НЕ́РВНЫЙ И́МПУЛЬС, волна возбуждения, распространяющаяся по нервному волокну и проявляющаяся в электрич. (потенциал действия), ионных, механич., термич. и др. изменениях. Обеспечивает передачу информации от периферич. рецепторных окончаний к нервным центрам внутри ЦНС и от них к эффекторам. Характеризуется кратковременным снижением разности потенциалов (по отношению к исходной), возникающим в результате местного сдвига ионной проницаемости возбудимой мембраны. Энергия, необходимая для передачи Н. и., освобождается в самом нерве. Н. и. возникает по закону «всё или ничего», т. е. не зависит от силы и качества раздражителя, и способен скачкообразно распространяться по нервному волокну со скоростью от 0,2 до 180 м/с. В момент распространения Н. и. внутр. часть нервного волокна заряжается положительно и разность потенциалов между аксоплазмой и наруж. средой может достигать 40—50 мВ. Уменьшение разности потенциалов (деполяризация) в момент Н. и. зависит от концентрации ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} в окружающей среде. Длительность Н. и. и скорость его проведения зависят от темп-ры, диаметра и строения нервного волокна.

Важное свойство возбудимой ткани — *рефрактерность*. Длительность рефрактерного периода ограничивает возможность нервной клетки воспроизводить ритмич. импульсы, т. е. определяет её *лабильность*. В естеств. условиях по нервным волокнам непрерывно бегут серии Н. и. Частота этих ритмич. разрядов зависит от силы вызвавшего их раздражителя. Так, двигат. нейроны могут проводить без искажений ок. 500 Н. и. в секунду, промежуточные — до 1000. После рефрактерного периода следуют длительные следовые изменения возбудимости, т. е. последействия, к-рые в теле нервной клетки выражены почти в 10 раз сильнее, чем у аксона. Н. и. способен к самораспространению за счёт тех электрич. токов, к-рые он создаёт; таким путём проводится по нервным волокнам неискажённая информация, кодируемая либо частотой потенциалов действия, либо «рисунком» разряда, т. е. определённой последовательностью Н. и. в пределах времени общего ответа клетки. О переходе Н. и. с нейрона на нейрон или на исполнит. органы см. *Синапсы*.

● Ходжкин А., Нервный импульс, пер. с англ., М., 1965; Бак З. М., Химическая передача нервного импульса, пер. с франц., М., 1977.

НЕ́РВНЫЙ ЦЕНТР, совокупность нейронов, б. или м. строго локализованная в нервной системе и участвующая в осуществлении рефлекса, в регуляции той или иной функции организма или одной из сторон этой функции. В простейших случаях Н. ц. состоит из неск. нейронов, образующих обособленный узел (ганглий). Так, у нек-рых ракообразных биениями сердца руководит сердечный ганглий, состоящий из 9 нейронов. У высокоорганизованных животных Н. ц. входят в состав ЦНС и могут состоять из тысяч и даже миллионов нейронов.

В каждый Н. ц. по нервным волокнам поступает в виде нервных импульсов информация от органов чувств или от др. Н. ц.; здесь она перерабатывается нейронами Н. ц., отростки (аксоны) к-рых не выходят за его пределы. Др. нейроны, отростки к-рых покидают Н. ц., доставляют его командные импульсы к периферич. органам или др. Н. ц. Нейроны, составляющие Н. ц., связаны между собой посредством возбуждающих и тормозных *синапсов* и образуют сложные комплексы, т. н. нейронные сети. Наряду с нейронами, к-рые возбуждаются только в ответ на приходящие нервные сигналы или действие разнообразных химич. раздражителей, содержащихся в крови, в состав Н. ц. могут входить нейроны-ритмоводители (англ. pacemaker neurones), обладающие собств. автоматизмом; им присуща способность периодически генерировать нервные импульсы.

Из представления о Н. ц. следует, что разные функции организма регулируются разл. частями ЦНС. Это представление о локализации функций в нервной системе нек-рыми физиологами не разделяется или принимается с оговорками. При этом ссылаются на эксперименты, доказывающие: 1) пластичность определённых участков нервной системы, её способность к функц. перестройкам, компенсирующим, напр., потери мозгового вещества; 2) что структуры, расположенные в разных частях нервной системы, связаны между собой и могут оказывать воздействие на выполнение одной и той же функции. Это давало повод одним физиологам вовсе отрицать локализацию функций, а другим расширять понятие Н. ц., включая в него все структуры, влияющие на выполнение данной функции. Совр. нейрофизиология пользуется представлением о функц. иерархии Н. ц., согласно к-рому отд. стороны одной и той же функции организма управляются Н. ц., расположенными на разных уровнях нервной

системы. Координированная деятельность Н. ц., составляющих иерархич. систему, обеспечивает осуществление определённой сложной функции в целом, её приспособит. характер.

НЕ́РВЫ (лат. ед. ч. nervus, от греч. néuron — жила, нерв), тяжи нервной ткани, связывающие мозг и нервные узлы с др. тканями и органами тела. Н. образованы пучками нервных волокон. Каждый пучок окружён соединительнотканной оболочкой (периневрием), от к-рой внутрь пучка идут тонкие прослойки (эндоневрий). Весь Н. покрыт общей оболочкой (эпиневрием). Обычно Н. состоит из 10^3—10^4 волокон, однако у человека в зрительном Н. их свыше 1 млн. У беспозвоночных известны Н., состоящие из нескольких волокон. По каждому волокну Н. импульс распространяется изолированно, не переходя на др. волокна. Различают чувствительные (афферентные, центростремительные), двигательные (эфферентные, центробежные) и смешанные Н. У позвоночных от головного мозга отходят *черепномозговые нервы*, а от спинного мозга — *спинномозговые нервы*. Неск. соседних Н. могут образовывать *нервные сплетения*. По характеру иннервируемых органов Н. классифицируют на вегетативные и соматические, совокупность к-рых образует периферич. нервную систему.

НЕРЕ́ЙДЫ (Nereidae), семейство многощетинковых червей. Дл. до 90 (обычно 7—10) см. 35 родов, ок. 450 видов, в СССР — ок. 30 видов. Распространены во всех морях, преим. в тропических, нередко в сильно опреснённых водах (устья рек, мангровые заросли). Обычны в прибрежной зоне, преим. в илистом грунте (в норках). Нек-рые виды Н. на о-вах Малайского архипелага обитают в подстилке тропич. лесов. Всеядные. Служат кормом рыбам и птицам. При созревании половых продуктов претерпевают резкие изменения в строении тела (эпитокия), всплывают на поверхность воды, где «роятся» и вымётывают половые продукты. Род нереис (*Nereis*) включает ок. 150 видов, в морях СССР — ок. 15 видов. Для улучшения кормовой базы осетровых рыб Каспийского и Аральского морей успешно акклиматизирован *Nereis diversicolor*, вселённый из Азовского м. См. рис. 1 при ст. *Многощетинковые черви*.

НЕ́РЕСТ, вымётывание рыбами половых продуктов — зрелой икры и молок с последующим оплодотворением. У большинства рыб осеменение икры наружное, вне тела самки, в воде, часто в определённых местах — на нерестилищах, где условия благоприятны для развития потомства. Перемещение к нерестилищам (иногда расположенным за неск. тыс. км от мест нагула) наз. нерестовой миграцией. Среди пресноводных рыб различают литофильных, откладывающих икру на камни (осетровые, лососёвые и др.), фитофильных, нерестящихся на растительности (сазан, лещ и др.), и пелагофильных, икра к-рых проходит развитие в толще воды (толстолобик, чехонь и др.). Мор. рыбы откладывают пелагическую или донную икру. Каждый вид рыб нерестится при определённых условиях (темп-ра и солёность воды, соотв. субстрат и др.). В холодных и умеренных водах Н. бывает раз в год — весной, летом или осенью. В тропиках нерестовые сезоны выражены слабее или не выражены (есть примеры круглогодичного размножения). У нек-рых рыб (тихоокеанские лососи и др.) Н. происходит раз в жизни с последующей гибелью производителей. У мн. рыб, особенно у самцов, во время Н. развивается брачный наряд.

НЕРИЛЛИ́ДЫ (Nerillidae), семейство (по др. данным, отряд) многощетинковых червей. Неотенич. формы. Дл. до 2 мм. Туловище состоит не более чем из 10 сегментов. Головная лопасть с пальцами и 1—3 щупальцами. Параподии одноветвистые, с капиллярными и сочленёнными щетинками. 12 родов, 30 видов, преим. в прибрежной зоне морей. Представители рода *Troglochaetus* живут в пещерных водах Швейцарии и США (шт. Колорадо). В СССР в Чёрном и Баренцевом морях обитает *Nerilla antennata*.

НЕ́РКА, красная (*Oncorhynchus nerka*), проходная рыба сем. лососёвых. Дл. до 65 см, масса до 3,5 кг. Мясо ярко-красное. Обитает в сев. части Тихого ок. Половая зрелость к 5—6 годам. На нерест идёт в реки амер. побережья — от Аляски до Калифорнии, в реки азиат. побережья — от р. Анадырь до рек о. Хоккайдо. Во время нереста у самцов бока, спина, спинной и анальный плавники ярко-красные, голова тёмно-зелёная. Плодовитость в среднем 3,8 тыс. икринок. Икра обычно до 4,7 мм в диам. Молодь питается зоопланктоном, в море скатывается через 1—3 года, где питается ракообразными и рыбой. Образует карликовые пресноводные формы. Нерест в озёрах и ключах, у выхода грунтовых вод. Ценный объект промысла. См. рис. 14 в табл. 34.

НЕ́РПЫ (*Pusa*), род тюленевых. Иногда включают в род тюленей обыкновенных (*Phoca*). Дл. до 1,5 м, масса до 100 кг. 3 вида. Кольчатая Н. (*P. hispida*) распространена в умеренных и холодных водах Атлантич. и Тихого океанов и кругополярно в Сев. Ледовитом ок.; в СССР во всех сев. морях, а также в Беринговом и Охотском (наз. акиба). Питается рыбой и ракообразными верх. слоёв воды. Размножается на льдах. Иногда образует крупные скопления. Числ. ок. 5 млн. особей (70-е гг. 20 в.). Важный объект лимитированного промысла. Ладожский (*P. h. ladogensis*) и балтийский (*P. h. botnica*) подвиды — в Красной книге СССР; 1 подвид в Красной книге МСОП. Каспийская Н., или каспийский тюлень (*P. caspica*), обитает в Каспийском м. Числ. 400—450 тыс. (80-е гг. 20 в.). Промысел лимитирован (ок. 40—45 тыс. бельков в год). Байкальская Н., или байкальский тюлень (*P. sibirica*), обитает в Байкале. Числ. 60—70 тыс. особей (80-е гг. 20 в.). Промысел лимитирован (ок. 6 тыс. в год). См. рис. 12 в табл. 40.

НЕСОВЕРШЕ́ННЫЕ ГРИБЫ́, дейтеромицеты (Fungi imperfecti, Deuteromycetes), класс высших (настоящих) грибов. Вегетативное тело в виде септированного, обильно разветвлённого мицелия. У нек-рых таллом представлен почкующимися клетками (несовершенные дрожжи). Весь жизненный цикл Н. г. проходит в гаплоидной фазе. Большинство размножается вегетативно и конидиями, половые (совершенные) стадии отсутствуют. Такие грибы встречаются только в виде вегетативного мицелия или могут образовывать склероции. Конидии различаются по форме, окраске, числу клеток, образуются на конидиеносцах, обычно представляющих специализир. ветви мицелия. У многих Н. г. имеются гетерокарионы — клетки с генетически разнокачеств. ядрами, к-рыми они могут обмениваться путём образования анастомозов между гифами. У Н. г. имеет место парасексуальный процесс, при к-ром ядра сливаются и образовавшееся диплоидное ядро делится на ядра с новой комбинацией геномов. Этим обусловлена широкая внутривидовая изменчивость Н. г. Систематика Н. г. основана на внеш. сходстве, в частности на строении конидиальных спороношений. Поэтому класс Н. г. филогенетически разнороден и считается формальным (искусственным, сборным). 4 порядка: гифомицеты, меланкониальные грибы, сферопсидальные грибы и стерильные мицелии (Mycelia sterilia, или Agonomycetales). Ок. 3000 видов. Большинство видов филогенетически связаны с аскомицетами, немногие — с базидиальными грибами и зигомицетами. Мн. виды обитают как сапротрофы в почве (б. ч. всех почвенных грибов) и принимают активное участие в разложении органич. остатков и в почвообразоват. процессах, заселяют ризосферу высших растений и находятся в сложных симбиотич. отношениях с ними, а также с почвенными бактериями и актиномицетами (напр., фузариум, пеницилл, триходерма, фома и многие др.). Большая группа Н. г.— паразиты высших растений, вызывающие опасные заболевания с.-х. культур (грибы родов ботритис, вертицилл, церкоспора, кладоспорий и др.). Н. г., паразитирующие на насекомых-вредителях и грибах, патогенных для растений, а также хищные грибы, уничтожающие фитонематод, используют при биол. методах защиты растений от вредителей и болезней (напр., *Trichoderma lignorum* против возбудителя вилта хлопчатника). Нек-рые сапротрофные Н. г. образуют плесени на пищ. продуктах, пром. изделиях, картинах. Ряд Н. г., в частности пенициллы и аспергиллы, являются продуцентами антибиотиков, разл. ферментов и органич. к-т и используются в их произ-ве.

● Жизнь растений, т. 2 — Грибы, М., 1976.

НЕ́СТОРЫ (Nestorinae), подсемейство попугаеобразных. От др. попугаев отличаются более длинным, слегка изогнутым клювом. 2 вида. Кеа (*Nestor notabilis*) живёт выше границы леса в горах Южного о-ва Нов. Зеландии. Дл. ок. 50 см. Оперение зелёное, разных оттенков с оранжевым. Растительнояден; в зимнее время иногда кормится павшими овцами; известны случаи, когда кеа садился на спину овцы и выклёвывал кусочки подкожного жира, что приводило животное к гибели. Кеа получил назв. убийцы овец и нещадно истреблялся; малочислен, находится под охраной. Кака (*N. meridionalis*) живёт в лесах обоих о-вов Нов. Зеландии. См. рис. 1 в табл. 47.

НЕТОПЫ́РИ (*Pipistrellus*), род гладконосых летучих мышей. Ок. 40 видов. Распространены в тропич. и умеренных поясах Евразии, Африки, Сев. Америки, Австралии, в Нов. Гвинее. В СССР 5 видов. Дл. тела 2,5—5 см. Н.-карлик (*P. pipistrellus*) обычен на Ю. и отчасти в ср. полосе Европ. части, особенно многочислен в Ср. Азии и на Ю. Казахстана; Н. Натузиуса (*P. nathusii*) населяет смешанные леса и лесостепь Европ. части и Кавказ; Н. Куля (*P. kuhli*) — в Крыму, на Кавказе, в Предкавказье, Ниж. Поволжье, на Ю.-З. Туркмении; кожановидный Н. (*P. savii*) — в горных р-нах Крыма, Кавказа, Ср. Азии; восточный Н. (*P. javanicus*, или *P. abramus*) — близ Владивостока и на Ю. Сахалина, очень редок. Убежища в постройках, дуплах деревьев, трещинах скал. На кормёжку вылетают на закате солнца. Первые 2 вида в Европ. части совершают дальние сезонные миграции.

НЕ́ТРИУМ (*Netrium*), род водорослей класса конъюгат. Клетки одиночные,

эллипсоидные или цилиндрич. формы, дл. до 600 мкм. В каждой половине клетки 1 осевой хлоропласт, звездчатой формы на поперечном срезе. Размножение поперечным делением. Зиготы, известные только у Н. пальцевидного (*N. digitus*), после периода покоя образуют 2 или 4 проростка. 4 вида, все встречаются в СССР, в осн. в водоёмах с болотной водой. Н. пальцевидный — объект генетич. исследований.

...НЕФР(О)... (от греч. nephrós — почка), часть сложных слов, указывающая на отношение к почкам животных (напр., *нефроцит, метанефридии*).

НЕФРИ́ДИИ (греч. nephrídion, уменьшит. от nephrós — почка), выделительные органы у беспозвоночных; служат для осморегуляции, выведения из организма продуктов обмена, а иногда и половых продуктов. Н.— ветвящиеся эпителиальные канальцы или система канальцев. У примитивных многощетинковых червей в каждом сегменте — пара канальцев (отсюда назв.— сегментарные органы); начинаясь в одном сегменте, они расположены в следующем, где и открываются наружу порами. Число Н. варьирует от 1 до неск. сотен. Более примитивны *протонефридии*, замкнутые со стороны полости тела соленоцитами; у *метанефридиев* нет соленоцитов, а открывающиеся в целом Н., срастаясь с целомодуктами, формируют *нефромиксии*.

НЕФРО́МА (*Nephroma*), род лишайников сем. пельтигеровых (Peltigeraceae) порядка круглоплодных (Cyclocarpales). Таллом листоватый, по краям лопастный, дорсовентральный, сверху гладкий, желтовато-зелёный или коричневатый, снизу ворсинчато-пушистый, реже голый, с характерным образованием апотециев на ниж. стороне суженных лопастей. Ок. 45 видов, распространены в Арктике и в горах умеренной зоны; в СССР — 9 видов, растут во влажных тенистых местах, на коре деревьев, почве, торфяниках, мхах, скалах, камнях, пнях и т. п. Содержат лишайниковые к-ты. Поедаются северными оленями. См. рис. 5 в табл. 10.

НЕФРОМИ́КСИИ (от *нефро*... и греч. míxis — смешение), с м е ш а н н ы е н е ф р и д и и, выделительные органы у мн. кольчатых червей, всех сипункулид и эхиурид, служащие также для выведения половых продуктов. Образуются посредством слияния половой воронки целомодукта (производное мезодермы) с каналом прото- или метанефридия (производное эктодермы). Половая воронка соединяется с метанефридием в области нефростома. Слияние может быть неполным и каждая из частей хорошо различима. При полной интеграции обеих частей орган наз. миксонефридием.

НЕФРО́Н (от греч. nephrós — почка), основная структурно-функц. единица почек позвоночных. Совокупность Н. (у человека в обеих почках их ок. 2 млн.) обеспечивает мочеобразование и др. функции почек. Различают бесклубочковые Н. (у нек-рых рыб), состоящие из клеток одного типа, и клубочковые (у др. позвоночных), состоящие из клеток, специализир. для выполнения осн. процессов мочеобразования — фильтрации, реабсорбции и секреции. У зародышей в состав Н. входят *нефростомы*. У всех позвоночных Н. имеет проксимальный сегмент и у большинства (кроме неск. видов костистых рыб) — дистальный. У птиц и млекопитающих в связи с формированием мозгового вещества почек имеется новая структура Н.— петля Генле.

Клубочковый Н. начинается боуменовой капсулой, покрывающей сосудистый клубочек, вместе с к-рым она составляет мальпигиево тельце. Далее он продолжается различающимися по структуре и функции канальцами, обеспечивающими образование и продвижение мочи, изливающейся по собират. трубкам в систему выводных протоков и далее в почечную

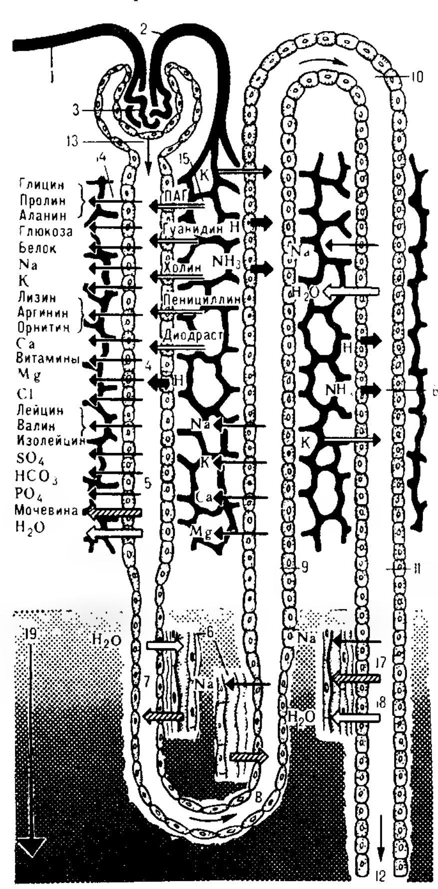


Схема нефрона и основных процессов мочеобразования: *1* — приносящая артериола; *2* — выносящая артериола; *3* — почечный клубочек в боуменовой капсуле, вместе с которой образует мальпигиево тельце; *4* — проксимальный извитой каналец; *5* — проксимальный прямой каналец; *6* — прямые артерии и вены; *7* — тонкий нисходящий отдел петли Генле; *8* — тонкий восходящий отдел петли Генле; *9* — толстый восходящий отдел петли Генле; *10* — дистальный извитой каналец; *11* — собирательная трубка; *12* — выводной проток; *13* — направление движения жидкости по канальцу; *14* — тонкая чёрная стрелка — реабсорбция вещества из просвета канальца в кровь; *15* — двойная стрелка — секреция вещества в просвет канальца из околоканальцевой жидкости; *16* — толстая короткая чёрная стрелка — секреция вещества из клетки в просвет канальца; *17* — заштрихованная стрелка — диффузия вещества из крови в просвет канальца и из просвета канальца в кровь; *18* — полая стрелка — всасывание воды по осмотическому градиенту; *19* — длинная чёрная утолщающаяся стрелка — увеличение осмотической концентрации в мозговом веществе почки.

лоханку. Эпителий париетального листка капсулы переходит в шейку Н., снабжённую у низших позвоночных ресничками. У высших позвоночных эпителий капсулы обычно переходит в п р о к с и м а л ь н ы й к а н а л е ц (гл. отдел Н.), состоящий из 2—3 частей; его отличит. особенность — наличие щёточной каёмки, клетки богаты пиноцитозными вакуолями, митохондриями, в них хорошо развит аппарат Гольджи. Следующий отдел Н.— соединительный (у пойкилотермных позвоночных) или петля Генле (у гомойотермных позвоночных). Соединит. каналец и тонкий, изгибающийся на 180°, отдел петли образованы плоскими клетками с небольшим кол-вом органоидов. Дистальный сегмент Н. включает у птиц и млекопитающих толстый восходящий отдел петли Генле, дистальный извитой каналец и связующий отдел; у пойкилотермных позвоночных (при отсутствии петли Генле) в его состав входят только два последних канальца. Особенность клеток дистального сегмента — наличие в них многочисл. митохондрий и выраженная складчатость мембраны основания. Связующие отделы неск. Н. соединяются с собират. трубкой. Каждый отдел Н. имеет отличающиеся от др. отделов ультраструктуру и функцию, неодинакова и их роль в процессе мочеобразования. В любой клетке Н. функционально и биохимически отличаются свойства плазматич. мембран, обращённых в просвет Н. и в сторону межклеточного вещества. Зоны клеточных контактов в разных отделах Н. также обладают неодинаковыми свойствами, что весьма существенно для мочеобразования. Так, зона плотного контакта в проксимальном сегменте у млекопитающих хорошо проницаема для воды и ряда электролитов, в дистальном сегменте эта зона почти непроницаема для этих веществ. При действии антидиуретич. гормона увеличивается кол-во и агрегация частиц в люминальной плазматич. мембране, возрастает расстояние между клетками собират. трубок и повышается реабсорбция воды. См. также *Мочеобразование, Почки*.

НЕФРОСТО́М (от *нефро*... и греч. stóma — рот, отверстие), м е р ц а т е л ь н а я, или р е с н и ч н а я, в о р о н к а, воронковидное отверстие метанефридиев и почечных канальцев про- и мезонефроса, открывающееся в полость тела. Н. выстлан ресничным эпителием, биение к-рого обусловливает перемешивание жидкости, поступающей из полости тела в каналец, а из него наружу. При слиянии Н. с половой воронкой образуются нефромиксии.

НЕФРОТО́М (от *нефро*... и греч. tomḗ — отрезок), с е г м е н т н а я н о ж к а, зачаток органов выделения у зародышей хордовых. Парное метамерное образование мезодермального происхождения, расположенное между спинным сегментом (*сомитом*) и несегментированной брюшной частью мезодермы. Из Н. развиваются почки (про-, мезо- и метанефрос), их протоки и семявыносящий канал.

НЕФРОЦИ́ТЫ (от нефро... и ...*цит*), экскреторные клетки у ряда беспозвоночных. У много- и малощетинковых червей наз. хлорагогенными клетками, у пиявок — ботриоидными, у моллюсков и насекомых — перикардиальными, у ресничных червей и асцидий — экскретофорами. Н. концентрируются в стенках нефридиев, на поверхности кровеносных сосудов, вблизи сердца и аорты, вокруг кишечной петли или гонад и в др. участках. Н. работают как почки накопления или выносят экскреты либо в кишечник, либо на поверхность тела.

НЕ́ХРУЩИ (*Amphimallon*), род жуков сем. пластинчатоусых из группы хру-

щей. Дл. 12—20 мм. Тело светло-жёлтое или рыжее, сверху покрыто волосками. Ок. 20 видов, в Европе и нетропич. Азии; в СССР — 9 видов. Жуки растительноядные, активны вечером, летят на электрич. свет. Личинки С-образные, дл. до 4,5 см, грызут подземные части растений, сильно вредят. Наиб. опасен июньский Н. (*A. solstitialis*) дл. 14—19 мм, личинки к-рого повреждают корни полевых и садовых культур, а также древесных пород, особенно в лесопитомниках. См. рис. 21 в табл. 28.

НЕЯ́СЫТИ (*Strix*), род совиных. Дл. от 33 до 84 см. Лицевой диск хорошо развит, хвост длинный, оперение густое, рыхлое. Пальцы оперены. 12 видов, гл. обр. в лесах Евразии, Сев. и Юж. Америки, Сев. Африки; в СССР — 3 вида. Самая крупная — бородатая Н. (*S. nebulosa*), обитает в тайге, дл. 60—70 см (в Сев. Америке — до 84 см); гнездится в старых гнёздах крупных соколообразных. Уральская, или длиннохвостая, Н. (*S. uralensis*) — в лесной зоне, исключая Камчатку. Обыкновенная, или серая, Н. (*S. aluco*) — в ср. полосе и на Ю. Европ. части СССР, на С. Зап. Сибири, в горных лесах Крыма, Кавказа, Юж. Казахстана и Ср. Азии; дл. 35—46 см, 2 формы окраски — серая и рыжая. В Зап. Европе вселяется в культурный ландшафт, в т. ч. и в крупные города. В кладке 1—4 яйца. Питаются грызунами, птицами, лягушками. Образ жизни ночной. См. рис. 9 при ст. *Совообразные*.

НИАЦИ́Н, витамин PP, группа водорастворимых соединений, включающих пиридин-3-карбоновую к-ту и её производные. Наиб. распространены в природе: никотиновая к-та (I) и никотинамид (II). Синтезируется в организмах в процессе расщепления триптофана. В виде

COR
N
I: R=OH
II: R=NH$_2$

никотинамиднуклеотидных коферментов (НАД и НАДФ) мн. дегидрогеназ участвует на начальных этапах биол. окисления углеводов, органич. к-т и др. соединений. Недостаток Н. ведёт к развитию пеллагры. Богаты Н. продукты животного происхождения и дрожжи. Суточная потребность человека 15—20 мг.

НИВЯ́НИК (*Leucanthemum*), род травянистых растений сем. сложноцветных. Соцветия — б. ч. крупные одиночные корзинки. Ок. 20 видов, большинство в горных р-нах Юж. и Ср. Европы; в СССР — 3 вида. В умеренном поясе широко распространён стержнекорневой многолетник — Н. обыкновенный, или поповник, ромашка луговая (*L. vulgare*). Наряду с близким видом, Н. наибольшим (*L. maximum*), культивируется как декоративное (крупнокорзинковые и махровые формы). См. рис. 2 в табл. 19.

НИ́ЗШИЕ РАСТЕ́НИЯ, слоевцовые, или талломные, растения (Thallophyta), таксон высшего ранга, ныне имеющий преим. историч. значение. Примерно до сер. 20 в. к Н. р. относили все живые организмы, кроме высших растений и животных. Так. на нижней ступени Н. р. всегда помещались бактерии и синезелёные водоросли (ныне цианобактерии). Теперь они входят в надцарство прокариот. Остальные организмы, прежде относившиеся к Н. р., входят в надцарство эукариот. Из них грибы и примыкающие к ним грибоподобные организмы в настоящее время выделяются в отдельное царство; настоящие водоросли и багрянки в качестве отдельных подцарств входят в царство растений.

Представители групп, объединявшихся под названием Н. р., чрезвычайно разнородны. Признаки, к-рые считались для них общими (отсутствие дифференцировки тела на корень, стебель и листья; отсутствие, как правило, тканей и др.), менее существенны, чем фундаментальные различия в строении их клеток, обмене веществ и ряде др. особенностей, что исключает возможность считать группу Н. р. сколько-нибудь естественной. По традиции, понятие Н. р. ещё сохраняется, преим. в учебных пособиях.

НИКОТИ́Н (франц. nicotine, от имени франц. дипломата Ж. Нико, к-рый первым ввёз в 1560 табак во Францию), алкалоид, содержащийся в табаке (до 8%), а также в растениях нек-рых др. родов; производное пиридина. При курении табака Н. возгоняется, проникает с дымом в дыхат. пути и, всасываясь, действует на ганглии (узлы) вегетативной нервной системы и на т. н. холинореактивные структуры центр. и периферич. нервной системы. В малых дозах Н. действует возбуждающе на нервную систему, в больших вызывает её паралич. Один из самых ядовитых алкалоидов: неск. капель Н. (100—200 мг, т. е. кол-во, содержащееся в 200 г табака) при введении человеку могут вызвать смерть. Длительное поглощение Н. небольшими дозами при курении вызывает хронич. отравление (никотинизм). Н. издавна применяется в фармакологич. и физиол. экспериментах; леч. применения не имеет. Сульфат Н. используют в с. х-ве как инсектицид.

НИКОТИНАМИДАДЕНИНДИНУКЛЕОТИ́Д, НАД (устар.— дифосфопиридиннуклеотид, ДПН), динуклеотид, состоящий из аденина (1), амида никотиновой кислоты (2), двух остатков рибозы (3) и двух остатков фосфорной кислоты (4); кофермент некоторых дегидрогеназ, обнаруженный во всех живых клетках, функционирующий на начальных этапах биол. окисления жиров, белков и углеводов. Открыт в 1904 в дрожжевом соке А. Гарденом и У. Йонгом; строение установлено в 1936 О. Варбургом и Х. Эйлером-Хельпином. В катализируемых дегидрогеназами реакциях НАД и его фосфорилированное производное НАДФ — промежуточные акцепторы и переносчики электронов и водорода. Механизм переноса сводится к обратимому восстановлению пиридинового кольца. В клетках НАД присутствует в значительно больших кол-вах, чем НАДФ. В большинстве тканей биосинтез Н. осуществляется многоферментной системой как из никотинамида, так и из никотиновой к-ты; в печени и почках содержатся ферментные системы, способные синтезировать Н. из триптофана.

CONH$_2$ (2)
(4) HO—P=O
H H H H
OH OH (3)
NH$_2$ (1)
(4) HO—P=O
5′ 4′ 3′ 2′ 1′
OH OX
(3)
НАД (X=H)
НАДФ (X=PO$_3$H$_2$)

H CONH$_2$ 4 N + ⇄ 2:H$^-$ H H CONH$_2$ 4 N + H$^+$

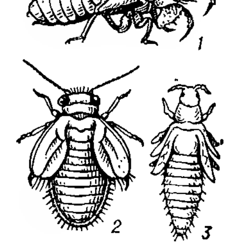
Окисленная форма (НАД$^+$, НАДФ$^+$) — Восстановленная форма (НАД·Н, НАДФ·Н)

НИКОТИНАМИДАДЕНИНДИНУКЛЕОТИДФОСФА́Т, НАДФ (устар.— трифосфопиридиннуклеотид, ТПН), присутствующий во всех живых клетках кофермент ферментов группы дегидрогеназ, катализирующих важнейшие окислит.-восстановит. реакции энергетич. и пластич. обмена. Отличается от НАД наличием третьего остатка фосфорной к-ты при C_2 рибозы аденинового нуклеотида. В клетках Н. присутствует в осн. в восстановленной форме (НАДФ·Н). Окисленный Н. (НАДФ$^+$) — акцептор водорода при окислении глюкозо-6-фосфата в пентозном цикле, в световых реакциях фотосинтеза и т. д. Восстановленный Н. используется гл. обр. в биосинтезах жирных к-т, углеводов (в темновых реакциях фотосинтеза), восстановительном аминировании α-кетоглутаровой к-ты. При действии специфич. НАДФ-цитохромредуктазы происходит прямое окисление Н. в дыхат. цепи. Биосинтез Н. осуществляется при фосфорилировании НАД ферментом НАД-киназой. См. *Окисление биологическое*.

НИКТИНА́СТИЯ (от греч. nýx, род. падеж nyktós — ночь и *настии*), движение органа растения (лист, лепесток), вызванное сменой дня и ночи и зависящее гл. обр. от суточных изменений темп-ры (термонастия) и освещённости (фотонастия). См. также *Настии*.

НИЛЬГА́У (*Boselaphus tragocamelus*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела 180—200 см, высота в холке 120—150 см, масса до 200 кг. Рога у самцов короткие, толстые. На шее короткая грива. Эндемик п-ова Индостан. Обитает в разрежённых лесах. Держится небольшими группами. 1—2 детёныша. См. рис. 6 при ст. *Полорогие*.

НИ́МФА (от греч. nýmphē — личинка, букв.— невеста, девушка), преимагинальная стадия индивидуального развития членистоногих, не имеющих стадии куколки. Характерна для развития клещей, всех первичнобескрылых и крылатых насекомых с неполным превращением — таракановых, уховёрток, прямокрылых, равнокрылых, полужесткокрылых и др. Соотв. стадия у подёнок, стрекоз и веснянок наз. наядой. Н. сходна со взрослой формой, но отличается от неё недоразвитием полового аппарата, а у крылатых



Нимфы: *1* — обыкновенной цикады (*Lyristes plebeja*); *2* — яблонной медяницы (*Psylla mali*); *3* — табачного трипса (*Thrips tabaci*).

насекомых — и крыльев. Многократно линяя, Н. превращается в имаго.

НИМФАЛИДЫ (Nymphalidae), семейство дневных бабочек. Крылья в размахе 25—180 мм, сверху с красочным рисунком, снизу окраска обычно криптическая. Передние ноги недоразвиты. Гусеницы с ветвящимися шипами или выростами кутикулы. Ок. 2 тыс. видов, особенно разнообразны и многочисленны в тропиках; в СССР — св. 130 видов. Бабочки хорошо летают (нек-рые виды совершают миграции). Гусеницы младших возрастов часто живут группами в паутиноподобных гнёздах; питаются листьями травянистых, реже древесных растений, большинство — олигофаги (на крапиве, фиалках и др.). Куколки часто с металлически блестящими пятнами; висят вниз головой. Зимуют, как правило, бабочки или молодые гусеницы. Широко известны перламутровки, ленточники, щашечницы, крапивница, многоцветница, траурница, адмирал, репейница, геликониды, каллимы и др. 13 видов Н. в Красной книге СССР. См. рис. 9—13 в табл. 26.

НИССЛЯ ВЕЩЕСТВО (по имени Ф. Ниссля), тигроид, совокупность глыбок и зёрен в цитоплазме нейрона, окрашивающихся осн. красителями. Располагается в теле нейрона и в основаниях крупных дендритов, но отсутствует в аксоне. На ультраструктурном уровне соответствует скоплениям трубочек и цистерн эндоплазматич. сети, покрытых рибосомами. Н. в. — осн. место синтеза белка в нервной клетке. Размер телец Ниссля и их строение различны в нейронах разных типов и у разных животных. Морфология Н. в. меняется при изменении функц. состояния нейронов.

НИТЕЛЛА (*Nitella*), род харовых водорослей. Растения выс. до 1 м. Междоузлия без коры, состоят из одной клетки, достигающей иногда дл. 25 см. Ок. 100 видов, в СССР 10, преим. в пресных водоёмах. Клетки междоузлий — объект лабораторных исследований.

НИТЕНОСЦЫ, общее назв. рыб родов *Trichogaster* и *Colisa* сем. лабиринтовых. Дл. до 25 см. Тело сильно сжатое с боков, высокое. Брюшные плавники обычно нитевидные. 8 видов, в странах Юж. и Юго-Вост. Азии, в сильно заросших водоёмах, на рисовых полях. Планктофаги и фитофаги. Самцы строят гнездо из пузырьков воздуха и слизи, охраняют икру и молодь. Крупные виды разводят на рисовых полях, в стоячих водоёмах и употребляют в пищу. Мелкие, красиво окрашенные виды Н. — жемчужного, или мозаичного, гурами (*T. leeri*), лялиуса и др. — разводят в аквариумах.

НИТРИФИКАЦИЯ [от новолат. nitr(ogenium) — азот и лат. facio — делаю], процесс биол. превращения восстановленных соединений азота в окисленные неорганические. Происходит в почве и воде. Т. н. автотрофная Н. осуществляется в 2 стадии высокоспециализир. бактериями-нитрификаторами, использующими энергию окисления аммония или нитрита для ассимиляции углекислоты и др. эндергонич. процессов. Сначала ион аммония окисляется бактериями родов *Nitrosomonas*, *Nitrosospira*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus*: $NH_4^+ + 2O_2 = NO_2^- + 2H_2O$; затем нитрит-ион окисляется представителями родов *Nitrobacter*, *Nitrospina*, *Nitrococcus* в нитрат-ион: $2NO_2^- + O_2 = 2NO_3^-$. Нитрификаторы (выделены и описаны в 1890 С. Н. Виноградским) — облигатные автотрофы. Органич. вещества (за исключением нек-рых штаммов *Nitrobacter*) не обеспечивают их рост. Известна также гетеротрофная Н., осуществляемая разнообразными организмами, включая грибы, к-рые воздействуют не только на минеральные, но и на органич. соединения азота.

Н. — осн. путь образования нитрата в природе, играет первостепенную роль в круговороте азота в биосфере. Свидетельствует о завершении процесса минерализации в экосистеме. Чрезмерное накопление нитратов в почве нежелательно, т. к. они легко вымываются и загрязняют воду. Для подавления Н. выпускают специфич. ингибиторы, к-рые вносятся одновременно с аммонийными удобрениями.

НИТЧАТКИ, филярии (Filariata), подотряд паразитич. нематод отр. Spirurida. Нитевидные и волосовидные черви, дл. от 2—3 мм до 1,3 м. Взрослые формы паразитируют в разл. органах позвоночных (кроме пищеварит. тракта). Промежут. хозяева — кровососущие насекомые, реже — клещи, заражаются личинками при сосании крови окончат. хозяина и заражают новых позвоночных, в т. ч. и человека. 6 сем., ок. 500 видов. В сем. Filariidae св. 80 родов. Представители родов *Wuchereria*, *Onchocerca*, *Brugia* и др. паразитируют в подкожной клетчатке, лимфатич. сосудах и узлах, вызывая тяжёлые заболевания — филяриатозы («слоновую болезнь»), распространённые в тропиках.

НОВОЗЕЛАНДСКИЙ ЛЁН (*Phormium tenax*), многолетнее травянистое растение сем. формиевых (Phormiaceae) порядка лилейных (иногда относят к сем. агавовых). Листья мечевидные (дл. до 3 м). Соцветие разветвлённое выс. 1,5—4,5 м с 250—460 красноватыми или жёлтыми цветками, опыляемыми птицами. Плод — коробочка. Растёт в Нов. Зеландии и прилежащих о-вах, где образует обширные заросли на влажных равнинах и склонах гор; выносит морозы до —10 °С. Культивируется во мн. субтропич. странах как технич. (листья содержат прочное волокно) и декор. растение; в СССР — на Черномор. побережье Кавказа.

НОВОНЁБНЫЕ ПТИЦЫ, неогнаты (Neognathae), надотряд веерохвостых птиц. Объединяет все совр. отряды, кроме пингвинов (выделяемых в надотр. плавающих), и 3 вымерших (эпиорнисообразные, моаобразные и зубатые птицы). До 40-х гг. 20 в. часть отрядов Н. п. (страусообразные, нандуобразные, казуарообразные, кивиобразные и тинамуобразные) на основании строения костного нёба относили к надотр. древненёбных птиц.

НОГА, орган опоры и передвижения животных. У моллюсков Н. — непарный мускулистый вырост брюшной стороны, служащий для движения. Часто он снабжён плоской ползательной подошвой и содержит железы, выделяющие слизь или нити биссуса. Н. моллюсков может сильно модифицироваться: у плавающих крылоногих моллюсков Н. образует пару веслообразных плавников, у головоногих Н. превратилась в воронку и венец головных щупалец. По отношению к донным членистоногим, к наземным животным и человеку термин «Н.» часто используется как синоним двигательной конечности.

НОГОТКИ, народное назв. календулы лекарственной, плоды-семянки к-рой напоминают когти («коготки») животных.

НОГОХВОСТКИ (Collembola), отряд энтогнатных насекомых, часто Н. выделяют в особый класс. Мелкие (дл. 0,2—2 мм, некоторые до 10 мм) первичнобескрылые формы. Тело вытянутое, яйцевидное или шаровидное. Покровы бледные, тёмные или пёстрые, иногда опушённые. Дыхат. система часто отсутствует. Ротовой аппарат грызущий или колюще-сосущий, втянутый в головную капсулу (энтогнатизм). У почвенных форм глаз нет. На брюшке у большинства Н. развит прыгательный аппарат. Развитие типа протометаболии (см. *Метаморфоз*). Ок. 3500 видов, распространены широко; в СССР — ок. 350 видов. Многочисленны в моховых местообитаниях тундры, тайги. Активны при низкой темп-ре, появляются на поверхности снега, льда, напр. глетчерная блоха (*Desoria glacialis*). Сапрофаги, фитофаги, хищники. Почвообразователи. Иногда вредят культурным растениям, особенно бобовым.

НОГОЧЕЛЮСТИ, максиллоподы (maxillipedes), передние грудные конечности (от 1 до 5 пар), входящие в состав ротового аппарата ракообразных. По строению напоминают максиллы и ходильные ноги. Н. также наз. конечности 1-го туловищного сегмента у губоногих многоножек, заканчивающиеся когтеобразным члеником, на к-ром открывается проток ядовитой железы. Н. осуществляют захват и размельчение пищи, осязание, вкусовую рецепцию, нередко дыхание и вентиляцию жаберных полостей.

НОЗДРИ (nares), носовые отверстия у позвоночных животных, к-рыми носовая полость открывается наружу. У бесчелюстных и зубатых китообразных Н. — непарные, у остальных позвоночных Н. — парные. У большинства рыб делятся на переднее (входное) и заднее (выходное) отверстия кожной складкой, направляющей в переднюю Н. ток воды, омывающей эпителий обонятельного мешка. У земноводных Н. закрываются клапанами, что даёт возможность регулировки давления в ротовой полости при ротоглоточном дыхании. У наземных позвоночных через Н. воздух входит в дыхат. пути. Внутр. Н. наз. ***хоанами***.

НОЗЕМЫ (*Nosema*), род простейших класса (по др. системе — типа) микроспоридий. Ок. 120 видов. Поражают ткани, органы или весь организм животного-хозяина. У типового вида *N. bombycis* из споронта образуются 2 двуядерные споры (ядра на всём протяжении развития устроены по типу диплокариона). Вызывают болезнь шелкопрядов — пебрину и их массовую гибель, нозематоз пчёл (вплоть до гибели целых пчелиных семей) и заболевания др. насекомых. Известны случаи заболевания и гибели людей.

НОКАРДИИ (Nocardiaceae), семейство актиномицетов. Наиб. изучен род *Nocardia* (более 20 видов), представители к-рого образуют мицелий (диам. гиф 0,5—2,0 мкм). Фрагментация мицелия — осн. способ размножения, нек-рые виды образуют также споры или хламидоспоры. Неподвижны. Грамположительны, слабо кислотоустойчивы, содержат нокардомиколовые к-ты. Аэробы. Широко распространены в почве, водоёмах и др. природных субстратах. Сапрофиты и патогенные для человека и животных виды (возбудители нокардиоза). Разлагают труднодоступные для др. микроорганизмов вещества: синтетич. материалы, воски, углеводороды, отходы нефтяной пром-сти; могут использоваться для борьбы с загрязнением природных сред пром.

отходами. В почве утилизируют устойчивые к разложению вещества растит. происхождения (лигнин), участвуют в минерализации гумуса.

● Теппер Е. З., Микроорганизмы рода Nocardia и разложение гумуса, М., 1976.

НОМОГЕНЕ́З (от греч. nómos — закон и *...генез*), эволюционная концепция о внутренней запрограммированности историч. развития живой природы; выдвинута Л. С. Бергом в 1922. Н. отрицал дарвиновское объяснение объективности и относительности органич. целесообразности (приспособленности) и утверждал принцип изначальной целесообразности живого, к-рая, по Бергу, обусловлена стереохимич. свойствами белков протоплазмы. Др. постулатом Н. было признание того, что эволюция, как правило, это развёртывание уже предсуществующих задатков. Отсюда следовал вывод о преформированности эволюции (см. *Преформизм*) и о том, что процессы онто- и филогенеза осуществляются по одним и тем же законам, т. е. представляют собой «номогенез, или эволюцию на основе закономерностей». Берг выдвинул также постулат о закономерном и направленном характере наследств. изменчивости, к-рая одновременно проявляется у множества особей под действием факторов географич. среды. Он утверждал, что видообразование может идти путём резких однократных скачков — «пароксизмов» (ср. *Неокатастрофизм*, *Мутационизм*, *Сальтации*), в противоположность данным о постепенном характере географич. и экологич. видообразования. Используя явления *конвергенции* и *параллелизма*, Берг обосновывал полифилетич. происхождение таксонов, трактуя его как один из осн. законов эволюции. В противоположность Ч. Дарвину, показавшему, что осн. причиной многообразия органич. форм является дивергенция, он считал это многообразие изначальным. Исходя из этих постулатов Берг сформулировал «осн. закон эволюции» — т. н. автономич. ортогенез, или внутренне присущая живому некая сила, действующая независимо от внеш. среды и направленная в сторону усложнения морфофизиол. организации. Все положения Н. были направлены против дарвиновского учения, построенного якобы на абсолютизации случайности в эволюции («тихогенеза»), и представляли собой ещё одну неудачную попытку по-новому объяснить причины и закономерности эволюции. По существу, в Н. в совокупности даны положения, в разл. форме выдвигавшиеся до Берга, заслуга к-рого состояла не столько в их систематизации, сколько в привлечении внимания к ряду нерешённых проблем, в частности к проблеме направленности (канализированности) эволюц. процесса, а также существования для конкретных таксонов определ. ограничений при возможных эволюц. преобразованиях. В совр. биологии телеологические в своей основе идеи Берга иногда используют для антидарвиновских объяснений ряда проблем макроэволюции. См. также *Автогенез*, *Ортогенез*, *Телеология*.

● Берг Л. С., Труды по теории эволюции, 1922—1930, Л., 1977; Филипченко Ю. А., Эволюционная идея в биологии, 3 изд., М., 1977.

НООСФЕ́РА (от греч. nóos — разум и sphaíra — шар), новое состояние биосферы, при к-ром разумная деятельность человека становится главным, определяющим фактором её развития. Понятие Н.— сфера разума — введено Э. Леруа и П. Тейяром де Шарденом в 1927. Однако они дали идеалистическое толкование Н., как особого надбиосферного «мыслительного пласта», окутывающего планету. В 30—40-х гг. В. И. Вернадский развил представление о Н. с материалистических позиций. Он понимал Н. как качественно новую форму организованности, возникающую при взаимодействии биосферы и общества, как новое эволюционное состояние биосферы, направленно преобразуемой в интересах мыслящего человечества. Н.— высший тип управляющей целостности, для к-рой характерна тесная взаимосвязь законов природы с законами мышления и социально-экономич. законами общества. Отдельные структурно-функц. элементы Н. закладываются уже на совр. этапе обществ. развития. Процесс перехода биосферы в Н. будет усиливаться по мере объединения человечества для решения общих, глобальных проблем развития. Поскольку характер отношений общества и природы определяется и социальным строем, постольку сознательное формирование Н. органически связано со становлением коммунистич. общества.

● Вернадский В. И., Несколько слов о ноосфере, «Усп. современной биологии», 1944, т. 18, в. 2; его же, Химическое строение биосферы Земли и ее окружения, М., 1965; его же, Размышления натуралиста, кн. 2, М., 1977; Тейяр де Шарден П., Феномен человека, пер. с франц., М., 1965; Яншин А. Л., Методологическое значение учения В. И. Вернадского о биосфере и преобразовании ее в ноосферу, в кн.: Методология науки и научный прогресс, Новосиб., 1981.

НОРА́, временное или постоянное убежище, создаваемое животными в почве, иногда в твёрдых горных породах, в коре и древесине, в снегу, в донных отложениях. Используется для защиты от хищников, как укрытие от непогоды, для хранения запасов кормов, как место размножения и выращивания молодняка. Основные (гнездовые) Н. часто выполняют все эти функции, вспомогательные — одну из них. Н. мн. животных (крупных грызунов, барсука, песца, лисиц), подновляемые и переделываемые, могут сохраняться сотни и даже тысячи лет. Н., особенно сложные, заселяются не только хозяевами, но иногда и мн. квартирантами-сожителями. Сложный биоценоз Н. нек-рых млекопитающих может обеспечить длительное существование возбудителей опасных болезней (чумы, лейшманиозов и др.), поэтому территория, где много таких Н., становится устойчивым природным очагом этих болезней.

● Динесман Л. Г., Изучение истории биогеоценозов по норам животных, М., 1968.

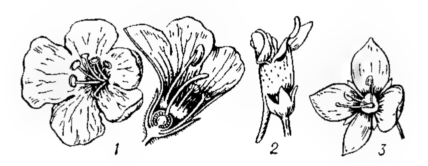
НОРАДРЕНАЛИ́Н, норэпинефрин, медиатор нервной системы из группы катехоламинов, гормон. Биохимич. предшественник Н. — дофамин. Нейроны, специализированные для

$$(HO)_2C_6H_3\text{—}\underset{\displaystyle OH}{CH}\text{—}CH_2\text{—}NH_2$$

синтеза и секреции Н.-медиатора (норадренергические), встречаются у нек-рых беспозвоночных (напр., у насекомых). В эволюции позвоночных относит. число нейронов этого типа, особенно в периферич. нервной системе, прогрессивно увеличивается — наиб. многочисленны они у теплокровных. В ЦНС позвоночных норадренергич. нейроны образуют неск. клеточных групп (ядер) в составе продолговатого, среднего, промежуточного мозга и варолиева моста; самая значительная группа — т. н. голубое пятно (locus coeruleus). Секреция Н. отростками этих центральных нейронов осуществляется в обширных областях головного и спинного мозга. В качестве гормона Н. секретируется у всех позвоночных, начиная с круглоротых, спец. типом хромаффинных клеток; у млекопитающих гл. источник гормонального Н.— хромаффинные клетки мозгового вещества надпочечников. Секреция Н. надпочечниками усиливается при стрессе, кровотечениях, физич. нагрузке и в др. ситуациях, требующих перестройки гемодинамики. Н. оказывает сильное сосудосуживающее действие, в связи с чем секреция Н. надпочечниками и симпатич. нейронами играет ключевую роль в механизмах регуляции кровотока.

НОРИ́ЧНИК (*Scrophularia*), род трав, реже полукустарников сем. норичниковых. Невзрачные цветки б. ч. в конечных общих метельчатых или кистевидных соцветиях. Ок. 150 (по др. данным, до 300) видов, большинство в умеренных и субтропич. областях Евразии, немногие — в Сев. и Центр. Америке и Африке. В СССР —св. 70 видов, гл. обр. на Кавказе и в Ср. Азии. Для Н. характерны протогиния и осуществляемое осами перекрёстное опыление. У нек-рых Н. образуются плоды двух типов (амфикарпия). Н. узловатый (*S. nodosa*) и ряд др. видов содержат сапонины и др. вещества, ядовитые для скота. Медонос. Пестролистная форма в культуре как декор. растение. Н. меловой (*S. cretacea*), эндемик Европ. части,— в Красной книге СССР.

НОРИ́ЧНИКОВЫЕ, порядок (Scrophulariales) и семейство (Scrophulariaceae) двудольных растений. Порядок Н. близок к синюховым, с к-рыми, вероятно, имеет общее происхождение. Травы, реже кустарники и деревья. Цветки б. ч. обоеполые, сростнолепестные. Гинецей ценокарпный. Плод — коробочка, реже — ягода. Порядок включает ок. 20 (по др. данным, меньше) семейств: акантовые, паслёновые, геснериевые (Gesneriaceae), бигнониевые (Bignoniaceae), пузырчатковые (Lentibulariaceae), подорожниковые (Plantaginaceae), заразиховые (Orobanchaceae), буддлеевые (Buddlejaceae), кунжутовые (Pedaliaceae) и др. В сем. Н. св. 200 родов, в т. ч. норичник, наперстянка, коровяк, антирринум, льнянка и др., и ок. 3000 видов, встречающихся почти по всему земному шару, но преим. в умеренных областях; в СССР — св. 600 видов (ок. 45 родов). Мн. виды — паразиты, полупаразиты и сапрофиты (очанка, марьянник, петров крест и др.).



Цветки семейства норичниковых: *1* — коровяка (*Verbascum*); *2* — льнянки (*Linaria*); *3* — вероники (*Veronica*).

НО́РКИ, два вида млекопитающих рода ласок и хорьков сем. куньих. Тело тонкое, вытянутое, конечности короткие, пальцеходящие, с плават. перепонками. Мех густой, блестящий, буроватый. Европейская Н. (*Mustela lutreola*) — в Европе и на Ю.-З. Сибири. Дл. тела до 45 см, хвоста до 20 см. Редкий, местами исчезающий вид. Акклиматизирована на Курильских о-вах. Американская Н. (*M. vison*) — в Сев. Америке. Дл. тела

до 54 см. Акклиматизирована во мн. р-нах СССР и вытесняет европейскую. Обитают Н. около лесных рек (с незамерзающими перекатами), озёр и болот. Живут в норах. Полигамы. Беременность 36—80 сут. Детёнышей 1—9, иногда до 16. Лактация 2—2,5 мес. Питаются мелкими млекопитающими, рыбой. Ценный объект пушного промысла, американская Н.— также пушного звероводства (селекцией выведено более сотни цветных вариаций). См. рис. 11 при ст. *Куньи.*

НОСАЧИ́, носатые обезьяны (*Nasalis*), род тонкотелых обезьян с единств. видом — Н. обыкновенный (*N. larvatus*). Дл. тела самца 60—70 см, самка почти в два раза меньше. Для самцов характерен длинный хоботоподобный нос, свисающий иногда ниже подбородка; у самок и у молодых обезьян нос короткий и как бы обрублен. Волосяной покров сравнительно короткий, густой, на спине кирпично-коричневый, на животе серый. Кожа на лице розоватая, у детёнышей — голубая. Обитают только на о. Калимантан, в тропич. дождевых лесах, вблизи водоёмов и в манграх. Образ жизни древесный, передвигаясь по дереву, могут совершать длинные прыжки. Нередко выходят на открытые места у водоёмов, хорошо плавают и ныряют. Дневные животные, наиб. активны утром. Питаются листьями и плодами. Живут небольшими стадами. Пугливы, в случае опасности самец издаёт предостерегающий крик «ка-хау» (отсюда одно из назв. Н.— кахау). В Красной книге МСОП. См. рис. 14 в табл. 56.

НОСОВА́Я ПО́ЛОСТЬ (cavum nasi), полость, в к-рой у позвоночных животных расположены органы обоняния; у наземных и вторичноводных позвоночных образует начальный отдел дыхат. путей — дыхат. область (pars respiratoria), а у нек-рых млекопитающих, в частности у человека, имеется наружный нос. У круглоротых Н. п. непарная, у остальных позвоночных — парная. Наружу Н. п. открывается ноздрями. У круглоротых Н. п. сообщается с гипофизарным впячиванием, у большинства рыб оканчивается слепо, а у кистепёрых и двоякодышащих рыб, а также у земноводных сообщается хоанами с ротовой полостью. У амниот в Н. п. вдаются обонятельные раковины, а верхнечелюстная раковина разделяет Н. п. на верхний (обонятельный) и нижний (дыхательный) отделы. У крокодилов и млекопитающих с развитием твёрдого нёба задний отдел Н. п. вытягивается в носоглоточный канал, сообщающийся хоанами с верх. частью глотки. У наземных позвоночных Н. п. сообщается с глазницей слёзно-носовым протоком. У земноводных, нек-рых пресмыкающихся и млекопитающих (напр., грызуны) в обособленном участке Н. п. расположен якобсонов орган. См. рис. при ст. *Обоняния органы.*

В антропологии большое значение имеет изучение формы наружного носа человека, характеризующейся носовым указателем (отношение ширины носа к его высоте, выраженное в %): до 69,9 — лепториния (узконосость, характерна, напр., для европеоидной расы); 70,0—84,9 — мезориния; 85,0—99,9 — хамериния (широконосость, встречается в пределах экваториальной расы).

НОСОРО́ГОВЫЕ (Rhinocerotidae), семейство непарнокопытных. Дл. тела — 2—5 м, выс. в холке 1—2 м, масса до 3,6 т, иногда более. Телосложение массивное. Кожа толстая, почти лишена волос. На носу и переносице 1—2 рога (у чёрного носорога иногда 3 и даже 5); дл. переднего рога до 158 см. Ноги короткие, массивные, трёхпалые. На пальцах копыта, среднее самое крупное. На хвосте кисть из длинных волос. 4 рода (из них 3 монотипические) с 5 видами: суматранский носорог (*Didermocerus sumatrensis*, или *Dicerorhinus sumatrensis*) — Ассам, Бирма, п-ова Индокитай и Малакка, о-ва Суматра и Калимантан; индийский носорог (*Rhinoceros unicornis*) — Непал, Ассам; яванский носорог (*R. sondaicus*)— п-ова Индостан, Индокитай и Малакка, о-ва Суматра и Ява, сохранился лишь на о. Ява; чёрный носорог (*Diceros bicornis*) — Вост. Африка (исключая С.); белый носорог (*Ceratotherium simum*) — Южно-Африканская Республика, юж. Судан, Уганда, сев.-вост. Заир, а также, возможно, Центральноафриканская Республика и Чад. Живут в тропич. лесах, саваннах, прибрежных зарослях, болотах. Держатся чаще парами. Ведут преим. ночной образ жизни. Беременность 510—570 сут. Детёнышей рождают раз в 2—3 года, обычно одного, редко двух. Вскоре после рождения детёныш способен следовать за матерью и остаётся с ней до рождения следующего. Продолжительность жизни до 50—60 лет. Численность резко сокращается из-за уничтожения браконьерами (гл. обр. ради рогов, к-рым приписывают целебные свойства). К кон. 70-х гг. численность чёрного и белого носорогов в Вост. Африке составляла ок. 1,5 тыс. особей (в 1969 было 15—20 тыс. особей), суматранского носорога— ок. 300 особей (преим. на о-вах Суматра и Калимантан, п-ове Малакка), яванского носорога — ок. 50 особей (благодаря принятым мерам численность неск. увеличилась — в 1968 было примерно 25 особей), индийского носорога — ок. 450 особей. Все в Красной книге МСОП, исключая нек-рые подвиды белого носорога. 1979-й год объявлен Всемирным фондом дикой природы Годом охраны носорогов. Известны случаи размножения носорогов в неволе. См. рис. 7, 8 при ст. *Непарнокопытные.*

НОСТО́К (*Nostoc*), род гормогониевых водорослей. Образуют колонии — шаровидные (диам. до 5 см), корковидные или нитевидно-кустистые в виде дерновинок (диам. 0,5 м и более). Трихомы с гетероцистами. Размножение обрывками нитей и акинетами. Ок. 40 видов, почти во всех климатич. зонах, распространены широко. В СССР — 8 видов. Обитают в пресных водоёмах, на почве, в корневых утолщениях нек-рых высших растений (саговник, клевер); компонент лишайников (сем. коллемовые — Collemataceae). Способны к азотфиксации. В странах Вост. Азии используются в пищу.

НОСУ́ХИ (*Nasua*), род енотовых. Дл. тела 41—67 см, хвоста 32—69 см. Туловище удлинённое, конечности ср. длины, передние короче задних. Верх. губа и нос вытянуты в небольшой подвижный хоботок. Шерсть недлинная, буроватоили желтовато-серая. 2—3 вида, иногда объединяемые в 1 вид — обыкновенная Н. (*N. nasua*). В тропич. и субтропич. лесах на Ю. Сев. и Юж. Америки (исключая Чили). Активны преим. днём. Хорошо лазают по деревьям. Живут группами (от 5 до 40 особей). Беременность в среднем 77 сут. Объект охоты (мясо употребляют в пищу). Близкий род — горные Н. (*Nasuella*) с единств. видом *N. olivacea* — в горах на С. Юж. Америки. См. рис. 2 при ст. *Енотовые.*

НОТОГЕ́Я (от греч. nótos — юг и gḗ — земля), фаунистическое царство суши; занимает Австралию и прилежащие о-ва, Нов. Зеландию и многочисл. о-ва и архипелаги Океании. Длительная изоляция Н. (связи Австралии с Юж. Америкой после распада Гондваны прервались в мезозое) и непрочные контакты в эоцене с Палеогеей и Арктогеей привели к формированию своеобразной фауны, для к-рой характерен исключительно глубокий эндемизм (достигает уровня подкласса, напр. однопроходные). Очень разнообразна и др. древняя группа млекопитающих — сумчатые. Из плацентарных заселили Н. только грызуны сем. мышиных и рукокрылые; из хищных уже в историч. время с первобытным человеком в неё проникли волчьи (динго).

В Н. выделяется 3 фаунистич. области. Австралийская (2 подобласти) занимает б. ч. Австралии, Тасманию, Нов. Гвинею с прилежащими к ним о-вами. В фауне преобладают сумчатые (ок. 150 видов), к-рые образуют разнообразные экологич. ниши, сходные с таковыми у плацентарных в др. частях света. Так, сумчатый волк, ещё недавно обитавший в Тасмании, заменял там волка, вомбат похож на сурка, сумчатый прыгун — на тушканчика, гигантский кенгуру заменяет здесь копытных животных. Среди птиц также значит. число эндемиков (казуары, многочисл. райские птицы и др.).

Коренная, типично островная фауна Новозеландской области (наиб. древняя из фаун суши) в значит. мере сохранила позднемезозойский облик. Обитают гаттерия, лиопельма. Много нелетающих птиц, в т. ч. киви, совиные попугаи и др. Из-за ввезённых из разных р-нов мира животных (кролик, олень, кабан, дрозды и мн. др.) резко изменились условия местообитания для мн. местных животных, что привело к уничтожению последних на бо́льшей территории области (сохранились только на мелких о-вах у берегов Нов. Зеландии).

Полинезийская фаунистич. область (2 подобласти) занимает многочисл. о-ва и архипелаги Океании. Её фауна имеет переходные черты к фауне Индо-Малайской области Палеоген. Фауну млекопитающих исчерпывают представители рода летучих лисиц (ок. 50 видов) и полинезийская крыса. Многочисл. птицы (салanганы, зимородки и др.) представлены на разных о-вах области разл. видами. Загадочно существование игуаны (о. Фиджи), родичи к-рой обитают в Юж. Америке. См. карту при ст. *Фаунистическое районирование.*

НОТОЗА́ВРЫ (Notosauria), подотряд пресмыкающихся отряда завроптеригий. Известны из триаса Зап. Европы, Сев. Африки и Азии. Расцвет Н. приходится на средний триас, к концу к-рого они полностью вымерли. Дл. от 1 до 3,5 м. Для нек-рых Н. характерен пахиостоз (резкое утолщение) рёбер и позвонков. Конечности ластовидные, менее специализированные, чем у плезиозавров; концевые фаланги, по-видимому, имели когти. Рыбоядные земноводные хищники. 4 сем., ок. 20 родов, 40—50 видов. Руководящие ископаемые триаса.

НОТОТЕ́НИЕВЫЕ (Nototheniidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. до 2 м, обычно 50—60 см. 1—3, но чаще 2 боковые линии, причём одна из них короткая, на хвостовом стебле. Тело покрыто мелкой чешуёй. Ок. 15 родов, в т. ч. нототении (*Notothenia*) и клыкачи, св. 50 видов, в антарктич. и субантарктич. водах, а также у юж. оконечности Юж. Америки. Преим. придонные рыбы. Наиб. из-

вестна мраморная нототения (*N. rossi*), обитающая у о-вов Кергелен, Юж. Георгия и Юж. Шетлендских. Дл. до 90 см, масса до 9 кг. Нерест в начале зимы (июнь — июль в Юж. полушарии), плодовитость 50—90 тыс. икринок. Питается бентосом, рыбой, летом — б. ч. крилем. Образует значит. скопления. Мн. Н.— объект промысла. См. рис. 9 в табл. 35.

НОТОУНГУЛЯ́ТЫ (Notoungulata), отряд вымерших копытных. Размеры Н.— от кролика до носорога. Возникли, по-видимому, в палеоцене в Азии от древних копытных — кондилартр. В начале палеогена проникли в Америку, там широко распространились, положив начало разл. группам, особенно в Юж. Америке (отсюда назв. южноамериканские копытные). Нек-рые Н. (*Typotheria*) сочетали признаки копытных и грызунов, другие (*Entylonichia*, *Toxodontia*) были похожи на носорогов и тапиров.

НОТОФА́ГУС (*Nothofagus*), род растений сем. буковых. Деревья выс. 40—50 м, часто с угловатым стволом, иногда с контрфорсами у основания; в горах — низкорослые деревья и кустарники. Одно-, редко двудомные. Цветки в дихазиальных (обычно 3-цветковых) соцветиях или одиночные. Плоды 3гранные, обычно по три в 2—4 створчатой плюске. Ок. 40 (по др. данным, до 60) видов, в Юж. полушарии — в Нов. Гвинее, Нов. Каледонии, на Ю. и Ю.-В. Австралии, в Тасмании, Нов. Зеландии, а также в антарктич. части Юж. Америки, где виды Н. являются неотъемлемой частью ландшафта и осн. лесообразующей породой. Нек-рые Н. в горах доходят до границы вечных снегов, напр. Н. антарктический, или ньире (*N. antarcticus*). Леса с Н. имеют важное водоохранное значение; источник древесины.

НОЦИЦЕПТИ́ВНАЯ ЧУВСТВИ́ТЕЛЬНОСТЬ (от лат. noceo — повреждаю и ср.-лат. receptivus — восприимчивый), чувствительность к действию раздражителя, вызывающего в организме ощущение боли. Полагают, что возникающая в ответ на раздражение боль как комплексная функция в наиболее полной мере свойственна только организму человека. У животных также возникают подобные процессы, но они не идентичны тем, к-рые наблюдаются у человека. Раздражение воспринимается как экстеро-, так и интероцепторами (т. н. ноцицепторами). Нек-рые исследователи относят к ним специализир. свободные немиелинизированные нервные окончания и считают, что они специфичны, подобно фото- или фоноцепторам; другие считают, что ноцицептивным может быть любое возбуждение по достижении раздражителем определённого порога. Предполагают, что по характеру возникновения возбуждения ноцицепторы относятся к хеморецепторам. Химич. раздражителями при этом служат вещества, к-рые до раздражения находятся внутри клеток (брадикинины, ионы калия). Ноцицептивное возбуждение передаётся в ЦНС по тонким безмякотным нервным волокнам типа С, но не исключена возможность участия в этом процессе волокон типа А и В. Существуют вариации Н. ч. до полного её отсутствия, наблюдаемого при аналгии. См. также ст. *Боль* и лит. при ней.

НОЧЕСВЕ́ТКИ (*Noctiluca*), род простейших отряда панцирных жгутиконосцев. Тело шаровидное (диам. 2—3 мм), с подвижным сократимым щупальцем. Размножаются делением надвое или образованием мелких (дл. ок. 20 мкм) почек на поверхности тела. Цитоплазма Н. заполнена жировыми включениями, к-рые при механич. или химич. раздражениях (в опытах — также при действии электрич. тока), окисляясь, начинают светиться (см. *Биолюминесценция*). Н.— одни из осн. организмов, вызывающих свечение моря; образуют скопления в поверхностных слоях тёплых, реже бореальных вод.

НОЧНИ́ЦЫ (*Myotis*), род гладконосых летучих мышей. Древняя, морфологически примитивная группа. 60—65 видов. Распространены всесветно за исключением нек-рых океанич. о-вов и полярных областей. В СССР 12 видов, в т. ч.: прудовая Н. (*M. dasycneme*), обитает у водоёмов в ср. полосе Европ. части и в Зап. Сибири; водяная Н. (*M. daubentoni*) — в ср. полосе Евразии; Н. Наттерера (*M. nattereri*) — в Европ. части, на Кавказе, на Ю.-З. Туркмении и на Ю. Вост. Сибири и Д. Востока; крупная остроухая ночница (*M. blythi*) — обитатель пещер в юж. р-нах страны от Закарпатья до Алтая; ночница Брандта (*M. brandti*) — в лесной зоне Евразии; мелкая ночница Иконникова (*M. ikonnikovi*) — на Ю. Сибири и Д. Востока. 2 вида в Красной книге МСОП. См. рис. 6 при ст. *Гладконосые летучие мыши*.

НОЧНО́Й ПАВЛИ́НИЙ ГЛАЗ, общее название 2 близких родов бабочек (*Saturnia* и *Eudia*) сем. павлиноглазок. В СССР обычны 2 вида. Большой Н. п. г. (*Saturnia pyri*) — одна из наиб. крупных европ. бабочек, крылья в размахе 120—150 мм, встречается в осн. на Ю., изредка в ср. полосе; гусеницы живут на плодовых деревьях. Малый Н. п. г. (*Eudia pavonia*), крылья в размахе 50—70 мм, распространён в умеренных широтах Евразии, самцы летают днём; гусеницы развиваются на разл. лиственных древесных и мн. травянистых растениях; в Красной книге СССР. См. рис. 11, 11а в табл. 27.

НУГ (*Guizotia*), род одно- или многолетних травянистых растений сем. сложноцветных. 5—6 (по др. данным, 12 видов), в горных р-нах (от 1000 до 3000 м) Вост. Африки и в Эфиопии; в СССР 1 вид — Н. абиссинский, рамтил или рантил (*G. abyssinica*), встречается редко, заносное растение (сорняк). Возделывается преим. как масличное растение гл. обр. в Эфиопии (начало культуры в 3-м тыс. до н. э.) и Индии.

НУКЛЕА́ЗЫ, ферменты класса гидролаз, катализирующие реакции расщепления фосфодиэфирных связей в полинуклеотидной цепи нуклеиновых к-т с образованием моно- и олигонуклеотидов. Концевые мононуклеотиды отщепляются экзонуклеазами, расщепление внутри полинуклеотидной цепи осуществляется эндонуклеазами. Н. могут расщеплять РНК (рибонуклеазы) и ДНК (дезоксирибонуклеазы) либо и те и другие (т. н. неспецифич. Н.). Н. широко распространены в природе и играют важную роль в распаде и синтезе нуклеиновых к-т.

НУКЛЕИ́НОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, полинуклеотиды, фосфорсодержащие биополимеры, имеющие универсальное распространение в живой природе. Впервые обнаружены Ф. Мишером в 1868 в клетках, богатых ядерным материалом (лейкоцитах, сперматозоидах лосося). Термин «Н. к.» предложен в 1889. Линейные молекулы Н. к. построены из нуклеотидов; эфирные связи между 5′-фосфатом одного нуклеотида и 3′-гидроксилом углеводного остатка следующего образуют углеводно-фосфатный скелет молекулы. Высокополимерные цепи Н. к. насчитывают от неск. десятков до сотен миллионов нуклеотидных остатков; их мол. м. 10^5—10^{10}. Обычно Н. к. содержат в качестве мономеров остатки дезокси- или рибонуклеотидов. В соответствии с этим различают дезоксирибонуклеиновые (ДНК) и рибонуклеиновые (РНК) к-ты. Молекулы ДНК, как правило, состоят из 2 цепочек, РНК в осн. одноцепочечные. Различия в структуре мономерных звеньев определяют различия в химич. свойствах и макромолекулярной (пространственной) структуре обоих типов полимеров. Для ряда Н. к. характерны т. н. минорные основания, присутствующие почти во всех природных Н. к. Последовательность нуклеотидов в неразветвлённой полинуклеотидной цепи составляет первичную структуру Н. к. Углеводно-фосфатный остов цепи представляет собой неспецифич. компонент полинуклеотида — функционально значащей является специфич. последовательность азотистых оснований, уникальная для каждой Н. к. Это обусловливает большое разнообразие индивидуальных молекул ДНК и РНК. В то же время Н. к. обладают видовой специфичностью, т. е. у каждого вида характеризуются определённым нуклеотидным составом. Вторичная структура Н. к.— пространств. расположение нуклеотидных звеньев — возникает за счёт межплоскостных взаимодействий соседних оснований и в случае т. н. комплементарного спаривания за счёт водородных связей между противолежащими основаниями в параллельных цепях. В состав клеточных организмов входят оба типа Н. к.; вирусы содержат Н. к. одного типа — ДНК или РНК. Биол. роль Н. к. заключается в хранении, реализации и передаче генетич. информации. Возможно, что Н. к. обеспечивают разл. виды биол. памяти — иммунологич., нейрологич. и т. д., а также играют существ. роль в регуляции биосинтетич. процессов. См. также *Дезоксирибонуклеиновые кислоты*, *Рибонуклеиновые кислоты*.

● Дэвидсон Дж. Н., Биохимия нуклеиновых кислот, пер. с англ., М., 1976; Мишер Ф., Труды по биохимии, пер. с нем., М., 1985; Saenger W., Principles of nucleic acid structure, N. Y., 1984.

НУКЛЕОЗИ́ДЫ, соединения, состоящие из остатков азотистого основания и углевода рибозы (рибонуклеозиды) или дезоксирибозы (дезоксирибонуклеозиды); N-гликозиды пуриновых или пиримидиновых оснований. В молекуле Н. углевод соединён через первый углеродный атом β-гликозидной связью с атомом азота (N-3) пиримидинового основания или атомом азота (N-9) пуринового основания (см. формулы в ст. *Нуклеотиды*). Наибольшее значение в природе имеют Н., входящие в состав нуклеиновых к-т: аденозин, гуанозин, уридин, цитидин и тимидин. В составе транспортных РНК в небольших кол-вах обнаружены редкие Н.— 5-оксиметилцитидин, псевдоуридин, инозин и др. При гидролизе нуклеиновых к-т и нуклеотидов образуются свободные Н. Под действием ферментов нуклеозидфосфорилаз происходит обратимое фосфат-зависимое расщепление Н. до рибозо-1-фосфата (дезоксирибозо-1-фосфата) и свободного основания. Специфич. нуклеозидазы катализируют гидролиз Н., разрывая связи между сахаром и основанием. При участии киназ осуществляется фосфорилирование Н. с образованием нуклеотидов. Ряд пуриновых (пуромицин, небуларин и др.) и пиримидиновых (амицетин, плеокацетин и др.) Н. с химически модифицированной углеводной частью молекулы и (или) основанием обладает антибиотич. активностью, блоки-

руя обмен пуринов, пиримидинов и белка в качестве антиметаболитов естеств. субстратов; они не входят в состав нуклеиновых к-т, а находятся в клетке в свободном состоянии.

НУКЛЕО́ИД (от лат. nucleus — ядро и греч. éidos — вид), ДНК-содержащая зона клетки прокариот. Обычно находится в центре клетки, не отграничена мембранами. Н. соответствует одной сложной кольцевидной молекуле ДНК, не соединённой с гистонами и закреплённой в одной точке на внутр. стороне клеточной мембраны. Деление Н. происходит после завершения репликации нити ДНК, расхождение дочерних Н. обеспечивается ростом клеточной мембраны. Нек-рые прокариоты («полиэнергидные») имеют неск. Н. в одной клетке. Иногда Н. наз. бактериальной хромосомой.

НУКЛЕОПРОТЕИ́ДЫ, сложные комплексы нуклеиновых к-т с белками. По характеру нуклеиновой к-ты, входящей в состав Н., различают дезоксирибонуклеопротеиды (ДНП) и рибонуклеопротеиды (РНП). ДНП содержатся в ядрах всех клеток (вещество хромосом), митохондриях и головках сперматозоидов. Белки ДНП представлены гистонами и протаминами, располагаются в желобках двойной спирали ДНК, стабилизируют её структуру и регулируют матричную активность; связаны с нуклеиновой к-той электростатич. взаимодействиями. Из РНП состоят рибосомы, вирусы, информосомы. В каждой из таких структур содержится одна или неск. молекул РНК и десятки разл. белков. Выделенные и очищенные компоненты рибосом и вирусов способны к самосборке и образованию биологически активных систем (напр., инфекц. вирусов).

НУКЛЕОТИ́ДЫ, нуклеозидфосфаты, фосфорные эфиры нуклеозидов. Состоят из азотистого основания (обычно пуринового или пиримидинового), углевода рибозы (рибонуклеотиды) или дезоксирибозы (дезоксирибонуклеотиды) и одного или неск. остатков фосфорной к-ты. Соединения из двух остатков Н. наз. динуклеотидами, из нескольких — олигонуклеотидами, из множества — полинуклеотидами. Н. входят в состав нуклеиновых к-т (полинуклеотиды), важнейших коферментов (НАД, НАДФ, ФАД, КоА) и др. биологически активных соединений. Свободные Н. в виде нуклеозидмоно-, ди- и трифосфатов в значит. кол-вах содержатся в живых клетках. Нуклеозидтрифосфаты — Н., содержащие 3 остатка фосфорной к-ты, являются богатыми энергией (макроэргическими) соединениями, источниками и переносчиками химич. энергии фосфатной связи. Особую роль играет АТФ — универсальный аккумулятор энергии, обеспечивающий разл. процессы жизнедеятельности. Высокоэнергетич. фосфатные связи нуклеозидтрифосфатов используются в синтезе полисахаридов (уридинтрифосфат, АТФ), белков (ГТФ, АТФ), липидов (цитидинтрифосфат, АТФ). Нуклеозидтрифосфаты являются также субстратами для синтеза нуклеиновых к-т. Уридиндифосфат участвует в обмене углеводов в качестве переносчика остатков моносахаридов, цитидиндифосфат (переносчик остатков холина и этаноламина) — в обмене липидов. Важную регуляторную роль в организме играют *циклические нуклеотиды*. Свободные нуклеозидмонофосфаты образуются путём синтеза (см. *Пуриновые основания*, *Пиримидиновые основания*) или при гидролизе нуклеиновых к-т под действием нуклеаз. Последовательное фосфорилирование нуклеозидмонофосфатов приводит к образованию соответствующих нуклеозидди- и нуклеозидтрифосфатов. Распад Н. происходит под действием нуклеотидаз (при этом образуются нуклеозиды), а также нуклеотидпирофосфорилаз, катализирующих обратимую реакцию расщепления Н. до свободных оснований и фосфорибозилпирофосфата. См. также *Аденозинфосфорные кислоты*, *Гуанозинфосфорные кислоты*, *Инозинфосфорные кислоты*, *Тимидинфосфорные кислоты*, *Цитидинфосфорные кислоты*, *Уридинфосфорные кислоты*.

Дезоксиаденозин-5'-фосфат (дАМФ) (дезоксиадениловая кислота)

Дезокситимидин-5'-фосфат (дТМФ) (тимидиловая кислота)

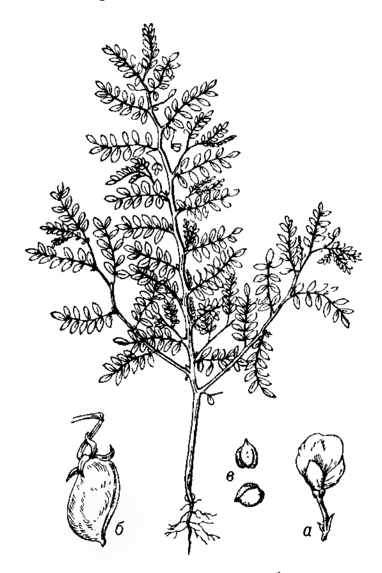
Дезоксигуанозин-5'-фосфат (дГМФ) (дезоксигуаниловая кислота)

Дезоксицитидин-5'-фосфат (дЦМФ) (дезоксицитидиловая кислота)

Важнейшие нуклеотиды, входящие в состав ДНК.

НУЛЛИСО́МИЯ (от лат. nullus — никакой, несуществующий и *сома*), отсутствие в хромосомном наборе диплоидного организма 2 гомологичных хромосом; частный случай *анеуплоидии*.

НУТ (*Cicer*), род одно- и многолетних растений сем. бобовых. Св. 30 видов, преим. в Евразии, а также в Сев. и Вост.



Нут культурный: *а* — цветок; *б* — плод; *в* — семена.

Африке. В СССР — ок. 25 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Зап. Сибири, в Ср. Азии, растут по каменистым местам на альп. и субальп. лугах. Возделывается Н. культурный, или бараний горох (*С. arietinum*), — самоопыляющееся засухоустойчивое растение, распространено в Средиземноморье, Зап. и Юж. Азии (особенно в Индии). В СССР издревле культивируется в Ср. Азии и Вост. Закавказье, в пищу используют семена, плоды и ростки, на корм — зелёную массу и семена. Редкий вид — Н. крошечный (*С. minutum*), встречающийся в альпийском поясе Закавказья, — в Красной книге СССР.

НУТА́ЦИИ (от лат. nutatio — колебание, качание), круговые или колебат. движения органов растений. Круговые Н. осуществляются за счёт упорядоченных, идущих по кругу местных ускорений роста клеток в зоне растяжения и зависят, по-видимому, от присутствия гиббереллинов и флавоноидов. Особенно хорошо выражены у стеблей вьющихся и усиков лазящих растений. Большинство лиан завивается против часовой стрелки; нередко завивание сопровождается скручиванием побега. Колебательные Н., а также круговые Н. прекративших рост листьев или прилистников, происходят в результате последоват. изменений тургора в клетках листовых сочленений. Н. свойственны цветоносам, листьям, корням, колеоптилям, столонам и др. органам высших растений, а также спорангиеносцам низших растений.

НУ́ТРИЯ, болотный бобр, коипу (*Myocastor coypus*), млекопитающее сем. нутриевых (Myocastoridae) отр. грызунов. Единств. вид сем. (иногда Н. включают в сем. хутиевых). Дл. тела до

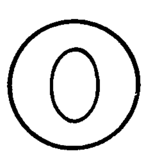
60 см, хвоста до 45 см, масса до 8 кг. Пальцы задних лап с почти полными плават. перепонками, ушные отверстия могут замыкаться. В тропич. и субтропич. Юж. Америке, по берегам рек и на болотах. Акклиматизирована на Ю. Зап. Европы, в СССР — в Закавказье и на Ю. Ср. Азии. Ведёт полуводный образ жизни у незамерзающих водоёмов, хорошо плавает и ныряет. Активна ночью и в сумерках. Из стеблей болотных растений строит гнёзда, может рыть норы. 2 раза в год рождает по 2—8 (чаще 5) детёнышей, зрячих, покрытых шерстью. Даёт ценную пушнину. Мясо съедобно. Объект пушного разведения, получено много цветных мутаций. См. рис. 35 при ст. *Грызуны*.

НУЦЕ́ЛЛУС (от лат. nucella — орешек), центр. часть (ядро) семяпочки (семязачатка) растений. Н. гомологичен мегаспорангию папоротниковидных. В нём дифференцируется мегаспороцит, в к-ром проходят мегаспорогенез и последующие процессы, ведущие к образованию семени. После оплодотворения ткань Н. обычно разрушается. Эволюция Н. у цветковых растений шла по линии уменьшения толщины его стенок (образование крассинуцелятных или тенуинуцеллятных семяпочек). Н., сохранившийся в зрелых семенах и обычно выполняющий запасную функцию, наз. периспермом. См. рис. при ст. *Семязачаток*.

НЫРКО́ВЫЕ У́ТКИ, группа родов водоплавающих птиц сем. утиных, объединяемая по присутствию широкой кожистой лопасти на заднем пальце, способности нырять при добывании пищи и др. Довольно различны по образу жизни. К Н. у. относятся: турпаны, морянка, нырки (*Netta*), чернети (*Aythya*), каменушка (*Histrionicus histrionicus*).

НЫРЯ́ЮЩИЕ БУРЕВЕ́СТНИКИ (Pelecanoididae), семейство буревестникообразных. Дл. 17—25 см. Крылья и хвост короткие, ноги сжаты с боков. Единственный род, 5 видов, на морях Южного полушария, между 35° и 60° ю. ш., а вдоль зап. берегов Юж. Америки до 5° ю. ш. Полёт активный, с частыми взмахами крыльев. За пищей ныряют в воду с налёта, под водой гребут крыльями («подводный полёт»). Гнездятся колониями в норах или расселинах скал на мор. побережьях.

НЬЯ́ЛА (*Tragelaphus angasi*), млекопитающее рода лесных антилоп. Высота в холке ок. 100 см. У самцов рога (дл. ок. 80 см), на ниж. стороне шеи, груди и живота длинные волосы («юбка»). Обитает в Юго-Вост. Африке, на сухих каменистых равнинах и плоскогорьях. Держится группами по 7—10 особей.



ОБЕЗЬЯ́НЫ (Simia), одно из названий подотряда человекоподобных приматов. Термином «О.» пользуются гл. обр. по отношению ко всем таксонам подотряда, кроме гоминид.

ОБЛЕГЧЕ́НИЕ, фасилитация, проведение импульсации в полисинаптич. нервных цепях, происходящее в результате функц. изменений в зоне синаптич. контактов. О. возможно в том случае, когда на какой-то части нейронов сходятся (конвергируют) пресинаптич. волокна из разл. афферентных источников. Оно зависит от свойств мышечных волокон (фазных или тонических) и возбуждающих моторных аксонов (быстрых или медленных). У низших беспозвоночных О. участвует в формировании суммационных рефлексов. На системном уровне О. сопряжено с торможением в соседних нервных цепях, чем достигается избирательность проведения сигналов в ЦНС. Нарушение координац. торможения приводит к широкой генерализации возбудит. процесса и лежит в основе явлений психопатологии.

ОБЛЕПИ́ХА (*Hippophae*), род растений сем. лоховых. Кустарники или деревья выс. 0,1—7, реже 15 м. Ветви с колючками. Листья снизу серебристые от звездчатых чешуек или волосков. Цветки мелкие, однополые (растение двудомное), женские по одному, реже по 2—5 в пазухах листьев, мужские — в коротких колосовидных соцветиях. Плоды костянковидные, сочные, оранжевые или красноватые, густо расположены и как бы облепляют ветви (отсюда назв.). 3 вида: О. тибетская (*H. thibetana*) — в Тибете, О. иволистная (*H. salicifolia*) — на Ю.-В. Гималаев, О. крушиновидная (*H. rhamnoides*) — в умеренном поясе Евразии, в т. ч. и в СССР. Растут по берегам водоёмов и в горах. Опыляются ветром, реже насекомыми. Цветки обычно появляются раньше листьев. Размножается семенами и вегетативно. Плоды съедобные, используются для получения масла, применяемого в медицине. О. крушиновидная культивируется (в СССР гл. обр. на Алтае и в Тув. АССР).

Облепиха крушиновидная: *а* — ветвь с плодами; *б* — женский цветок; *в* — мужской цветок.

● Облепиха, М., 1978.

ОБЛИГА́ТНЫЙ (от лат. obligatus — обязательный, непременный), обязательный, постоянно встречающийся. Напр., О. анаэробы — бактерии, развивающиеся только в бескислородных условиях.

ОБЛИТЕРА́ЦИЯ (от лат. obliteratio — уничтожение), 1) сплющивание растит. клеток и тканей (часто — проводящих элементов), приводящее к исчезновению внутриклеточных и межклеточных полостей. Происходит, напр., в периферич. слоях луба при разрастании стебля в толщину, а также в оболочках нек-рых плодов, в тканях формирующегося зародыша и т. п. 2) Заращение полости или просвета трубчатого или полостного органа животных вследствие разрастания ткани.

ОБМЕ́Н ВЕЩЕ́СТВ, метаболизм, совокупность протекающих в живых организмах химич. превращений, обеспечивающих их рост, жизнедеятельность, воспроизведение, постоянный контакт и обмен с окружающей средой. Благодаря О. в. происходит расщепление и синтез молекул, входящих в состав клеток, образование, разрушение и обновление клеточных структур и межклеточного вещества. Напр., у человека половина всех тканевых белков расщепляется и строится заново в среднем в течение 80 сут, белки печени и сыворотки крови наполовину обновляются каждые 10 сут, а белки мышц — 180, отд. ферменты печени — каждые 2—4 ч. О. в. неотделим от процессов превращения энергии: потенциальная энергия химич. связей сложных органич. молекул в результате химич. превращений переходит в другие виды энергии, используемой на синтез новых соединений, для поддержания структуры и функции клеток, температуры тела, для совершения работы и т. д. Все реакции О. в. и превращения энергии протекают при участии биол. катализаторов — ферментов. У самых разных организмов О. в. отличается упорядоченностью и сходством последовательности ферментативных превращений, несмотря на большой ассортимент химич. соединений, вовлекаемых в обмен. В то же время для каждого вида характерен особый, генетически закреплённый тип О. в., обусловленный условиями его существования.

О. в. складывается из двух взаимосвязанных, одновременно протекающих в организме процессов — ассимиляции и диссимиляции, или *анаболизма* и *катаболизма*. В ходе катаболич. превращений происходит расщепление крупных органич. молекул до простых соединений с одновременным выделением энергии, которая запасается в форме богатых энергией фосфатных связей, гл. обр. в молекуле аденозинтрифосфорной к-ты (АТФ) и др. богатых энергией соединений. Катаболич. превращения обычно осуществляются в результате гидролитич. и окислит. реакций и протекают как в отсутствие кислорода (анаэробный путь — гликолиз, брожение), так и при его участии (аэробный путь — дыхание). Второй путь эволюционно более молодой и в энергетич. отношении более выгодный. Он обеспечивает полное расщепление органич. молекул до CO_2 и H_2O. Разнообразные органич. соединения в ходе катаболич. процессов превращаются в ограниченное число небольших молекул (помимо CO_2 и H_2O): углеводы — в триозофосфаты и (или) пируват, жиры — в ацетил-КоА, пропионил-КоА и глицерин, белки — в ацетил-КоА, оксалоацетат, α-кетоглютарат, фумарат, сукцинат и конечные продукты азотистого обмена — мочевину, аммиак, мочевую к-ту и др.

В ходе анаболич. превращений происходит биосинтез сложных молекул из

простых молекул-предшественников. Автотрофные организмы (зелёные растения и нек-рые бактерии) могут осуществлять первичный синтез органич. соединений из CO_2 с использованием энергии солнечного света (*фотосинтез*) или энергии окисления неорганич. веществ. Гетеротрофы синтезируют органич. соединения только за счёт энергии и продуктов, образующихся в результате катаболич. превращений. Исходным сырьём для процессов биосинтеза в этом случае служит небольшое число соединений, в т. ч. ацетил-КоА, сукцинил-КоА, рибоза, пировиноградная к-та, глицерин, глицин, аспарагиновая, глутаминовая и др. аминокислоты. Каждая клетка синтезирует характерные для неё белки, жиры, углеводы и др. соединения. Напр., гликоген мышц синтезируется в мышечных клетках, а не доставляется кровью из печени. Как правило, синтез включает восстановит. этапы и сопровождается потреблением энергии.

Катаболизм и анаболизм протекают в клетках одновременно и заключит. стадия катаболич. превращений является исходной стадией анаболизма. Однако катаболич. и анаболич. пути О. в. не совпадают между собой. Напр., в расщеплении гликогена до молочной к-ты участвует 12 ферментов, каждый из к-рых катализирует отд. этап этого процесса. Синтез же гликогена из молочной к-ты включает только 9 ферментативных этапов, представляющих собой обращение соотв. этапов катаболизма, а 3 недостающих заменяются иными ферментативными реакциями, к-рые используются только для биосинтеза. Не совпадают катаболич. и анаболич. пути обмена между белками и аминокислотами или между жирными к-тами и ацетил-КоА. Более того, разл. обменные реакции приурочены к определённым участкам клетки. Вся ферментативная система гликолиза локализуется в растворимой фракции цитоплазмы. В митохондриях сосредоточены процессы, связанные с биол. окислением и окислит. фосфорилированием, в лизосомах — гидролитич. ферменты, процессы биосинтеза белка осуществляются в рибосомах, а биосинтеза липидов — в эндоплазматич. сети и т. д. В разл. частях клетки локализуются и химически несовместимые реакции. Напр., окисление жирных к-т катализируется набором ферментов, локализованных в митохондриях, тогда как синтез жирных к-т из ацетил-КоА — с помощью другого набора ферментов, локализованных в цитоплазме.

Хотя и катаболич., и анаболич. пути осуществляются специфическими наборами ферментов, их постоянно связывают и общие стадии О. в. (см. схему). Наиб. важным общим промежуточным продуктом О. в., участвующим во всех процессах, является ацетил-КоА. Большое значение имеет цикл превращений (цикл трикарбоновых к-т), в ходе к-рого ацетил-КоА через ряд промежуточных продуктов окисляется полностью до CO_2 и H_2O. В то же время с ацетил-КоА начинается синтез жирных к-т, холестерина, ряда азотсодержащих соединений и т. д.

Углеводы
Липиды
глицерин
триозофосфаты
Спиртовое или молочнокислое брожение
пировиноградная кислота
жирные кислоты
терпеноиды
стероиды
ацетил-КОА
+
$\pm CO_2$
$\pm NH_3$
щавелевоуксусная кислота
щавелевоуксусная кислота
лимонная кислота
аланин
другие аминокислоты
цис-аконитовая кислота
$\pm NH_3$
БЕЛОК
аспарагин
глютамин
изолимонная кислота
яблочная кислота
аспарагиновая кислота
глютаминовая кислота
другие аминокислоты (пролин, орнитин)
$\pm NH_3$
$\pm NH_3$
фумаровая кислота
α-кетоглютаровая кислота
янтарная кислота

В процессе эволюции организмы выработали тонкие регуляторные системы, обеспечивающие высокую степень упорядоченности и согласованности реакций и позволяющие приспособиться к изменениям условий окружающей среды. Для всех организмов существуют в осн. одинаковые системы регуляции, действующие на уровне клеточного О. в. В этом случае интенсивность и направленность биохимич. реакций может регулироваться воздействием либо на активность фермента путём его ингибирования или активирования, либо на его синтез или деградацию. Большую роль в регуляции играет строгая упорядоченность расположения ферментов в клеточных структурах, а также избират. проницаемость биол. мембран. Высокоразвитые организмы обладают дополнительными регуляторными механизмами — нервными и гормональными. Атрофия тканей после денервации указывает на важное значение нервных импульсов для клеточного О. в. Гормоны выполняют в клетках и тканях контролирующие функции, либо непосредственно воздействуя на ферменты или их синтез, либо влияя на проницаемость клеточных мембран, функц. состояние клеточных органоидов и систему циклич. нуклеотидов.

● Кретович В. Л., Биохимия растений, М., 1980; Мак-Мюррей У., Обмен веществ у человека, пер. с англ., М., 1980; Основы биохимии, пер. с англ., т. 1—3, М., 1981; Страйер Л., Биохимия, пер. с англ., т. 1—3, М., 1984—86; Ленинджер А., Основы биохимии, пер. с англ., т. 1—3, М., 1985—86.

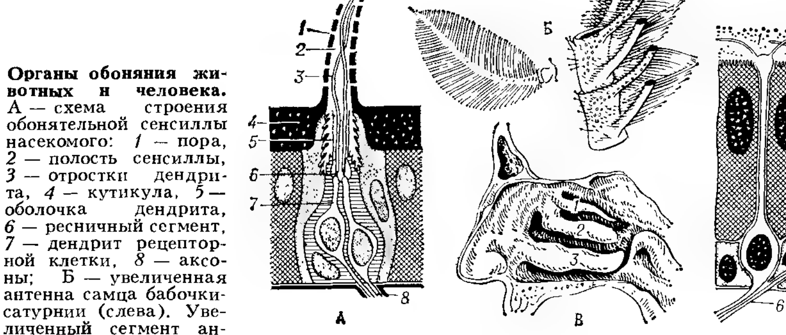
ОБОЛОЧНИКИ, туникаты, урохордовые (Tunicata, Urochorda), подтип хордовых. Вероятно, О. — потомки плавающих первичных хордовых, нек-рые перешли к сидячему образу жизни. Дл. от 0,3 см (аппендикулярии) до 30 м (колонии огнетелок). Тело заключено в выделяемую наруж. эпителием оболочку — тунику (отсюда назв.), или мантию, студенистой или хрящеватой консистенции. Хорда есть только у личиночных форм О. (кроме аппендикулярий). Имеются остатки целома. Кишечник петлеобразно изогнут, задняя кишка открывается в околожаберную полость (за исключением аппендикулярий). Кровеносная система состоит из сердечного мешка и б. или м. развитой сети лакун. Нервная система представлена мозговым ганглием на спинной стороне тела и отходящим от него спинным нервным стволом. Органы чувств развиты слабо. Гермафродиты. Иногда есть личинка, напоминающая аппендикулярий, развивающаяся со сложным метаморфозом. Мн. О. размножаются почкованием (образуя колонии). 5 классов: асцидии, огнетелки, сальпы, бочёночники, аппендикулярии; ок. 1500 видов. Нек-рые авторы считают огнетелок, сальп и бочёночников отрядами сборного класса таллиацей (Thaliacea). Мор. сидячие или плавающие, одиночные или колониальные животные. Питаются мелкими животными, водорослями и органич. остатками.

ОБОНЯНИЕ, восприятие организмом посредством органов обоняния определённых свойств (запаха) разл. веществ, присутствующих в окружающей среде. Животные, населяющие сушу, воспринимают пахучие вещества (ПВ) в виде паров, а обитатели водоёмов — в виде водных р-ров. О. — один из видов хеморецепции, характеризующийся низкими порогами чувствительности, индивидуальным узнаванием стимула, имеющего лишь сигнальное значение. Роль О. в поведении и степень развития органов О. различны у разных видов животных. По этому признаку среди позвоночных выделяют животных с хорошо развитым О. — макросматиков (большинство млекопитающих), со слабо развитым О. — микросматиков (птицы, тюлени, усатые киты и приматы) и с полным отсутствием органов О. — аносматиков (зубатые киты). О. служит животным для поиска и выбора пищи, выслеживания добычи, спасения от врагов, для биоориентации и биокоммуникации. Особую роль в общении животных играют *феромоны* и *кайромоны*. В жизни людей более важны др. виды дистантной чувствительности — зрение и слух. Тем не менее оценка съедобности пищи в значит. мере определяется обонят. ощущениями. Люди с нарушенным О. чаще подвергаются риску пищ. отравлений. Для мн. ПВ определены пороги О. — минимальные концентрации веществ, при к-рых воспринимается их запах. Так, человек ощущает тринитробутилтолуол, когда его содержание в 1 $см^3$ воздуха ок. $5 \cdot 10^{-15}$ г (10 млн. молекул). Ещё выше чувствительность собаки к масляной к-те (10 тыс. молекул в 1 $см^3$) или самца бабочки тутового шелкопряда к бомбиколу — половому феромону самки (100 молекул в 1 $см^3$). Пороговые концентрации нек-рых ПВ настолько низки, что в этих случаях для возбуждения рецепторной клетки, по видимому, достаточно одной молекулы вещества. Механизм взаимодействия молекул ПВ с обонят. рецепторной клеткой исследован недостаточно. Он включает, как можно полагать, образование комплекса молекул ПВ с белковыми компонентами цитоплазматич. мембраны рецепторной клетки, что приводит к изменению ионной проницаемости мембраны, сдвигу её электрич. потенциала и возникновению потенциалов действия

в аксоне клетки. Обонят. клетки обладают разл. чувствительностью и избирательностью к тем или иным ПВ. Помимо обонят. клеток с широким набором воспринимаемых веществ, существуют высоко специализир. клетки, приспособленные для восприятия только одного ПВ, напр. полового феромона.

● Физиология сенсорных систем, ч. 2. Л., 1972 (Руководство по физиологии): Физиология сенсорных систем, Л., 1976; Корытин С. А., Поведение и обоняние хищных зверей, М., 1979.

ОБОНЯ́НИЯ О́РГАНЫ (organa olfactus), воспринимают химич. раздражители, присутствующие в окружающей среде. У большинства беспозвоночных О. о. и органы вкуса ещё не разделены и являются органами общего химич. чувства. У насекомых О. о. служат специализир. образования — обонят. сенсиллы, расположенные гл. обр. на антеннах. У ряда водных моллюсков О. о. — *осфрадии*. У круглоротых непарный О. о. открывается наружу непарной ноздрёй. У рыб О. о. представлены парными носовыми ямками, или мешками, на передней части головы, к-рые включают соединительнотканные пластинки, покрытые обонят. эпителием. У наземных позвоночных О. о. располагаются в носовой полости. Конфигурация О. о. сравнительно проста у земноводных и пресмыкающихся, но значительно усложняется у млекопитающих в связи с развитием системы костных раковин и завитков. Для наземных позвоночных характерно также обособление части обонят. мешка в самостоят. отдел О. о. — якобсонов орган. У человека О. о. расположены в верхнезадней части полости носа и включают на каждой стороне участки верх. носовой раковины и носовой перегородки, покрытые обонят. эпителием. Функции чувствит. обонят. эпителия обеспечиваются расположенными в нём рецепторными клетками веретеновидной формы. Общее их число у собаки овчарки св. 200 млн., у кролика — ок. 100 млн., у человека — ок. 10 млн. Периферич. отросток обонят. клетки выходит на поверхность в слой слизи, покрывающей обонят. эпителий. Здесь он заканчивается булавовидным утолщением, несущим пучок длинных тонких жгутиков (т. н. обонят. волоски), в к-рых осуществляется первичное взаимодействие клеток с молекулами пахучих веществ. Центр. отростки обонят. рецепторных клеток образуют волокна обонят. нерва, направляющегося к обонят. луковице.



Органы обоняния животных и человека. А — схема строения обонятельной сенсиллы насекомого: *1* — пора, *2* — полость сенсиллы, *3* — отростки дендрита, *4* — кутикула, *5* — оболочка дендрита, *6* — ресничный сегмент, *7* — дендрит рецепторной клетки, *8* — аксоны; Б — увеличенная антенна самца бабочки-сатурнии (слева). Увеличенный сегмент антенны с боковыми ветвями и обонятельными сенсиллами (справа); В — полость носа человека (вид сбоку): *1*, *2*, *3* — верхняя, средняя и нижняя носовые раковины; Г — схема строения обонятельного эпителия позвоночного животного: *1* — слой слизи, *2* — обонятельные жгутики, *3* — опорная клетка, *4* — рецепторная клетка, *5* - базальная клетка, *6* — аксоны рецепторных клеток.

● Бронштейн А. А., Обонятельные рецепторы позвоночных, Л., 1977.

ОБОНЯ́ТЕЛЬНАЯ ЛУ́КОВИЦА (bulbus olfactorius), парное образование в переднем мозге позвоночных (частично или полностью слившееся у нек-рых рыб, птиц и бесхвостых земноводных); первичный центр. отдел обонят. системы. В О. л. оканчиваются волокна обонят. нерва и происходит обработка сенсорной информации, поступающей от обонят. рецепторных клеток. Эволюционно О. л.— одна из древнейших частей переднего мозга. У нек-рых сумчатых О. л. составляет до половины длины полушария, у птиц и приматов развита слабо, у зубатых китов отсутствует. У животных, имеющих якобсонов орган, помимо основных, имеются добавочные О. л. Состоит из 6 слоёв неск. типов клеточных элементов.

ОБОНЯ́ТЕЛЬНАЯ СИСТЕ́МА (systema olfactorium), обонятельный анализатор, морфофункциональная система, осуществляющая восприятие и анализ химич. раздражителей, действующих на органы обоняния животных. Состоит из воспринимающего, или периферич., отдела, проводникового и центр. отделов. Периферич. отдел включает *обоняния органы*, проводниковый — обонят. нерв, к-рый заканчивается в центр. отделе — обонят. луковице, связанной ветвями обонят. тракта со структурами, расположенными в палеокортексе и подкорковых ядрах переднего мозга. О. с. не претерпела резкой перестройки в ходе эволюции и, как правило, не имеет представительства в неокортексе.

ОБОНЯ́ТЕЛЬНЫЙ НЕРВ (nervus olfactorius), первая пара *черепномозговых нервов*; чувствительный нерв.

ОБОРОНИ́ТЕЛЬНЫЕ РЕФЛЕ́КСЫ, защитные рефлексы, автоматич. реакции, направленные на защиту организма от повреждающих факторов. В основе элементарных О. р. лежат безусловно-рефлекторные механизмы. Напр., при защите дыхат. системы от попадания в неё инородных тел у млекопитающих возникают рефлексы кашля и чихания, при защите пищеварит. системы — рефлекс рвоты, при защите зрительного аппарата — рефлекс мигания. Более сложные О. р. направлены на защиту всего организма от опасности и могут проявляться агрессивно-оборонит. поведением — нападением или пассивно-оборонительным— затаиванием, обездвиживанием. В этих случаях при осуществлении О. р. осн. роль выполняют сложные системы условных рефлексов. О. р., типичные для вида, проявляются на определённых, сравнительно поздних этапах постнатального развития. Так, О. р. скручивания у ежей наблюдается на 12 й день (окончательно формируется на 29 й день). О. р. близки к *ориентировочным рефлексам*.

ОБРАСТА́НИЯ, перифитон, поселения водных организмов на природных и искусств. твёрдых поверхностях: скалах, камнях, подводных частях судов и гидротехнич. сооружений. Основу О. составляет бактериальная плёнка и прикреплённые растения и животные (водоросли, усоногие ракообразные, моллюски, гидроиды, мшанки, губки и др.). Среди О. обитают подвижные животные, гл. обр. черви и ракообразные. У большинства организмов О. при размножении образуется свободноподвижная расселит. стадия— споры, планктонные личинки, к-рые затем оседают и закрепляются на субстрате. Мор. О. разнообразнее и обильнее (до десятков кг/м², а иногда более 100 кг/м²), чем пресноводные. Расселение организмов О. может происходить и с помощью судов. О. уменьшают ток воды в водоводах, снижают скорость судов, способствуют коррозии металлич. и бетонных подводных сооружений. Борьба с О. ведётся путём механич. очистки и воздействия ядовитых веществ.

● Зевина Г. Б., Обрастания в морях СССР, М., 1972.

ОБУЧЕ́НИЕ (научение) у животных, изменения (краткосрочные или долговременные) в поведении, обусловленные индивидуальным опытом. Прошлый опыт фиксируется в ЦНС в виде следов памяти (энграмм) и может быть использован в дальнейшем. Одна из разновидностей О.— формирование ассоциативных связей, к-рые могут видоизменяться или разрушаться при изменении условий жизни особи (способность к забыванию не менее важна для обеспечения гибкости и приспособительности поведения, чем само О.). Осн. варианты ассоциативного О.— условный рефлекс и инструментальный (оперантный) рефлекс. При выработке условного рефлекса любой первоначально нейтральный для животного условный раздражитель (напр., звук звонка), неоднократно сочетаясь во времени с естеств. безусловным раздражителем (позитивным, напр. пища, или негативным, напр. болевое воздействие), становится опережающим сигналом ещё не наступивших жизненно важных событий. При выработке инструментального рефлекса животное должно выполнить ранее несвойственное ему действие, чтобы избежать дискомфорта или получить вознаграждение. Напр., крыса учится способом проб и ошибок открывать задвижку, чтобы освободиться.

К неассоциативным формам О. относится привыкание (габитуация): стимул, первоначально вызывающий реакцию особи, постепенно становится незначимым для неё. Напр., любой движущийся объект (падающий лист, пролетающая птица) вызывает *ориентировочный рефлекс* или затаивание у молодого и неопытного животного до тех пор, пока не произойдёт привыкание к такого рода несущественным раздражителям. В процессе ознакомления особи с окружающей обстановкой происходит скрытое (латентное) О.: крыса, однажды имевшая возможность долго обследовать лабиринт, в последующих экспериментах ориентируется здесь лучше, чем та, к-рая до опыта находилась в лабиринте лишь короткое

время. Особый тип О.— подражание (имитация), лежащее, напр., в основе формирования песни у мн. видов птиц. Наиб. устойчивые во времени энграммы возникают в процессе *импринтинга*.

Способность к О. неодинакова у животных разного филогенетич. уровня. Простейшие в лучшем случае способны к привыканию. Для большинства высших беспозвоночных характерна условнорефлекторная деятельность. У головоногих моллюсков вырабатываются инструментальные рефлексы. У позвоночных индивидуальные различия в способности к О. нередко детерминированы генетически. Генетически обусловленная и развитая воспитанием способность к высшим формам О. лежит в основе всей рациональной деятельности человека и преемственности многовековой культуры.

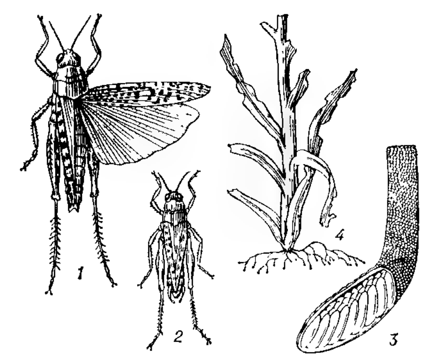
● Primary neural substrates of learning and behavioral change, Camb., 1984. См. также лит. при ст. *Поведение*.

ОБЩЕСТВЕННЫЕ НАСЕКО́МЫЕ, социальные насекомые, ряд групп насекомых, образующих постоянные (сезонные или многолетние) объединения — семьи, состоящие из репродуктивных (размножающихся) и рабочих особей. У многих О. н. наблюдается также временная (возрастная) или постоянная специализация рабочих для выполнения определённых функций. Регуляция состава и жизнедеятельности семьи осуществляется путём постоянного перераспределения между всеми особями пищи, гормонов, феромонов, что обусловливает координацию поведения. См. *Муравьи, Осы, Общественные пчёлы, Термиты*.

● Брайен М., Общественные насекомые. Экология и биология поведения, пер. с англ., М., 1986 (в печати).

ОБЩЕ́СТВЕННЫЕ ПЧЁЛЫ, группа жалящих перепончатокрылых надсем. пчёл; составляют б. ч. сем. Apidae и включают шмелей, безжальных пчёл (роды *Trigona* и *Melipona*) и род *Apis*. Живут семьями в гнёздах, запасают нектар (перерабатываемый в мёд) и пыльцу растений. В составе семьи плодущие самки (часто одна), бесплодные самки — рабочие, выполняющие все виды работ в семье; самцы появляются обычно к осени, спариваются с молодыми самками и погибают. Зимует одна самка или самка и рабочие. У О. п. (кроме безжальных пчёл) хорошо развита защитная функция жала, вплоть до «самопожертвования» у медоносных пчёл. Безжальные пчёлы (ок. 500 видов) включают самых мелких (до 2 мм) О. п., распространены в тропиках; гнёзда строят в разл. полостях, иногда в земле или открыто из воска, смешанного с растит. смолами; в них бывает от неск. сотен до 100 тыс. особей. Виды рода *Apis* (их 5, в т. ч. *домашняя пчела*) сооружают из воска вертикальные соты с шестигранными ячейками по обеим сторонам сота. Гнёзда обычно (у неодомашненных видов) в дуплах деревьев или открыто, напр. у тропич. видов *A. dorsata* и *A. florea*, у к-рых единств. сот подвешивается к ветви дерева или к выступу скалы; в гнезде обычно 20—40 тыс. особей, максимально до 80 тыс.

ОБЫКНОВЕ́ННЫЙ ПРУС, оазисный прус, итальянская саранча (*Calliptamus italicus*), прямокрылое насекомое сем. настоящих саранчовых (Acrididae). Дл. 14—41 мм. Задние крылья малиновые. Распространён на Ю. Европы, в Сев. Африке, в Азии, в полынных и полынно-злаковых степях; в СССР — на Ю. Европ. части и Зап. Сибири, в Казахстане и Ср. Азии. Может повреждать хлопчатник, бобовые, подсолнечник, картофель и др. с.-х. культуры.



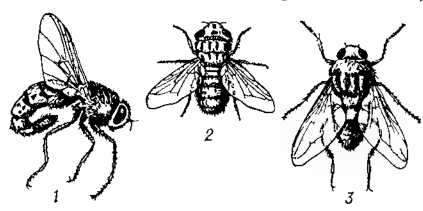
Обыкновенный прус: *1* — самка; *2* — самец; *3* — кубышка (боковая стенка удалена); *4* — повреждённое растение.

ОВЁС (*Avena*), род однолетних трав сем. злаков. Цветки в многоцветковых колосках, собранных в метёлку или кисть. Колосковых чешуй 2, крупных, ланцетных; ниж. цветковые чешуи на спинке б. ч. с коленчато-согнутой остью. Ок. 25 видов, в Средиземноморье, Сев. Африке, Зап. Азии; нек-рые культивируемые и сорнополевые виды — почти во всех внетропич. областях и в горах тропиков. В СССР — ок. 15 дикорастущих видов, гл. обр. в юж. р-нах по каменистым и мелкозёмистым склонам гор, пескам, осыпям, галечникам, полупустыням, а также как сорные в посевах. О. культивируют с 4 в. до н. э. В СССР в культуре 4 вида, из к-рых наиб. широко как пищевое и кормовое растение выращивают О. посевной (*A. sativa*). Нек-рые виды, особенно О. пустой, или овсюг (*A. fatua*), исходная форма О. посевного,— злостные сорняки яровых посевов. Дикорастущие виды О. до цветения — хорошие кормовые растения весенних эфемерных пастбищ. О. вздутый (*A. ventricosa*) — редкий вид, распространённый в Вост. Закавказье (Апшеронский п-ов),— в Красной книге СССР. См. рис. 9 в табл. 21.

ОВЕ́ЧИЙ МОЗГОВИ́К (*Multiceps multiceps*), ленточный червь сем. цепней. Дл. 4—10 см; на головке 4 присоски и хоботок с 22—32 крючьями. Взрослые черви паразитируют в кишечнике собак и диких волчьих. Яйца с *онкосферами* выделяются с фекалиями. Промежут. хозяева — овцы, кр. рог. скот и др. домашние и дикие копытные, заглатывают с травой онкосферы, к-рые затем проникают через стенки кишечника и током крови разносятся в разл. органы и ткани. В головном, реже в спинном мозге они развиваются в ларвоцисту (*ценур*) с многочисл. зародышевыми сколексами. Ценуроз — опасное заболевание, вызывающее «вертячку» овец и их гибель.

ОВИ́ЗМ (от лат. ovum — яйцо), система взглядов ряда биологов 17—18 вв. (Ш. Бонне, А. Валлиснери и др.), считавших, что в жен. половой клетке в микроскопич. виде содержится взрослый организм, а развитие его сводится лишь к увеличению в размерах. О. был более распространён, чем *анималькулизм*, и представлял одно из двух течений в учении о преформации (см. *Преформизм*).

ОВОДА́, оводы, общее название насекомых 3 семейств подотр. круглошовных короткоусых. Тело обычно покрыто волосками, реже голое. У взрослых О. ротовые органы редуцированы и они не питаются. Живут недолго. Самки и самцы отрождаются одновременно (утром в хорошую погоду) и собираются в определённом месте. Личинки мн. видов О.— эндопаразиты млекопитающих и человека. Желудочные О. (Gasterophilidae), дл. 9—15 мм. Ок. 30 видов, паразиты лошадиных, носорогов, слонов. В СССР — 6 видов, в т. ч. лошадиный О. (*Gasterophilus intestinalis*). Яйца откладывают на животное-хозяина, преим. на те места, к-рых животное касается губами. Иногда личинки 1-го возраста попадают на тело человека, проникают в кожу и передвигаются в ней, вызывая заболевания. Носоглоточные О. (Oestridae), дл. 10—18 мм. Ок. 35 видов, паразиты мн. парно- и непарнокопытных. В СССР — 12 видов, в т. ч. овечий О. (*Oestrus ovis*) и белоголовый О. (*Rhinoestrus purpureus*). Живородящие самки выбрызгивают личинок в ноздри животного-хозяина. Личинки развиваются в лобных пазухах, носоглотке (отсюда назв.). Попадание личинок в глаза человека вызывает миазный конъюнктивит. Подкожные О. (Hypodermatidae), дл. 11—22 мм. Ок. 35 видов, распространены в Сев. полушарии, в осн. в умеренном поясе. В СССР — 12 видов, в т. ч. бычий О. (*Hypoderma bovis*) и олений О. (*Oedemagena tarandi*). Яйца прикрепляют к волосам животного-хозяина. Личинки заканчивают развитие под кожей грызунов и парнокопытных, мигрируя в теле хозяина. Известны случаи заражения человека, особенно тяжёлые при проникновении личинок в голову, глаза. Иногда сем. носоглоточных и подкожных О. рассматривают как подсемейства (соответственно Oestrinae и Hypodermatinae) сем. оводов (Oestridae).



Овода: *1* — желудочный лошадиный; *2* — носоглоточный овечий; *3* — подкожный бычий.

● Грунин К. Я., Желудочные оводы (Gastrophilidae), М.— Л., 1955 (Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 17, в. 1, Новая сер., № 60); его же, Носоглоточные овода (Oestridae), М.— Л., 1957 (там же, т. 19, в. 3. Новая сер., № 68); его же, Подкожные овода (Hypodermatidae), М.— Л., 1962 (там же, в. 4. Новая сер., № 82).

ОВСЯ́НИЦА (*Festuca*), род многолетних растений сем. злаков. Травы выс. от 10 до 120 см, образующие густые дерновины, реже с ползучими подземными побегами. Листья шир. до 1,5 см; соцветие — б. или м. раскидистая метёлка. Ок. 500 видов, гл. обр. в умеренном и холодном поясах обоих полушарий, а также в горных р-нах тропиков. В СССР — ок. 80 видов, от тундры до пустынь. О. бороздчатая, или типчак (*F. valesiaca*),— наиб. характерное растение степей Евразии. Все виды — ценные пастбищные и сенокосные растения. В качестве кормовых широко культивируется О. луговая (*F. pratensis*) — рыхлокустовой верховой злак (в культуре с 18 в.) и О. тростниковидная (*F. arundinaceae*). О. луговая и О. красная (*F. rubra*) используются как газонные растения. О. баргузинская (*F. bargusinensis*) — в Красной книге СССР. См. рис. 3 в табл. 21.

ОВСЯНКОВЫЕ (Emberizidae), семейство певчих воробьиных. Иногда О. объединяют в одно сем. с вьюрковыми; в сем. О. иногда включают танагровых. Дл. 12,5—20 см. Клюв конический, острый, иногда вздутый, массивный; края челюстей вогнуты внутрь. 82 рода, 317 видов. Очень богата О. фауна Америки, значительно беднее — Евразии и Африки. В СССР — 3 рода: овсянки, пуночки (1 вид) и подорожники; на С.-В. Сибири залетают нек-рые амер. овсянки. Обитатели открытых пространств (каменистые тундры, сухие склоны гор, заросли кустарников), реже лесов. Многие хорошо поют (в т. ч. кардинал). Гнёзда обычно на земле. В кладке 2—6 яиц. Питаются семенами и др. растит. кормом, а также насекомыми. У овсянок (*Emberiza*) хвост относительно длинный, обычно с белыми пятнами на крайних перьях. 39 видов, в Евразии и Африке. В СССР — 27 видов, в т. ч. 25 гнездящихся: обыкновенная овсянка (*E. citrinella*), нередко зимующая у жилья, просянка и др. Овсянка Янковского (*E. jankowskii*), встречающаяся на Ю. Приморского кр.,— в Красной книге СССР. См. рис. 15 в табл. 46.

ОВУЛЯЦИЯ (от лат. ovulum — яичко, уменьшительное от ovum — яйцо), выход зрелых яйцеклеток (ооцитов) у млекопитающих из яичника в полость тела. Происходит периодически при разрыве фолликулов (граафовых пузырьков) в яичниках. У видов с сезонным размножением О. наступает под влиянием определённых сигналов внеш. среды (увеличение светового дня, повышение темп-ры воздуха и воды, присутствие особей своего и др. пола, наличие гнездового ландшафта и материала для постройки гнезда и пр.). У нек-рых видов для наступления О. необходимо предварит. спаривание (рефлекторная, или «зависимая», О. кроликов, кошек, хорьков). У видов с круглогодичным размножением О. наступает в конце фолликулярной фазы *полового цикла*. Периодичность О. регулируется нейрогормональными механизмами (гл. обр. гипоталамо-гипофизарной системой). По времени О. у животных совпадает с течкой, а у человека с менструацией.

ОВЦЕБЫК, мускусный бык (*Ovibos moschatus*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Внешне сходен с быками, но филогенетически ближе к горным козлам и баранам. Дл. тела до 2,45 м, выс. в плечах до 1,45 м, масса до 300 кг. Волосяной покров на груди и задней части тела длинный (до 90 см), густой, чёрно-бурый. Рога у самцов и у самок, очень толстые, у основания изогнутые, дл. до 73 см. Вид сформировался в Евразии, затем проник в Сев. Америку; позже в Евразии исчез (последние О. встречались, видимо, 150—200 лет назад). К сер. 20 в. сохранился в тундрах Сев. Америки (Канада), на арктич. о-вах, включая Гренландию; на Аляске к сер. 19 в. истреблён, в 20 в. вновь завезён. Акклиматизирован в Норвегии и на о. Шпицберген; начата акклиматизация в СССР на о. Врангеля и на п-ове Таймыр. Питается лишайниками, мхами, травой. Рождает 1 телёнка раз в два года. Беременность ок. 9 мес. Лактация 3—6 мес. В ряде стран (Канада, США, Норвегия) одомашненных О. содержат на фермах. Малочислен. Находится под строгой охраной. См. рис. 19 при ст. *Полорогие*.

ОГАРЬ, красная утка (*Casarca ferruginea*), птица сем. утиных. Дл. ок. 60 см. Оперение светло-рыжее, голова беловатая. Распространён в Юж. Европе, Сев. Африке и в Азии; в СССР — в степях и пустынях от Крыма до Приамурья, по берегам пресных и солёных водоёмов, в Ср. Азии в горах на высоте до 4500 м. Гнёзда в норах, расселинах скал или заброшенных строениях. В кладке 8—12 яиц. Насиживает самка. Птенцов водят самец и самка. Кормится чаще на суше. Объект охоты (в нек-рые сезоны мясо малосъедобное).

ОГНЁВКИ, огнёвкообразные (Pyraloidea), надсемейство бабочек. Крылья в размахе обычно 10—30 мм, иногда до 50 мм и более, разнообразной формы и окраски. Включает семейства: настоящие, или сенные, О. (Pyralidae), узкокрылые О. (Phycitidae), ширококрылые, или луговые, О. (Pyraustidae), травяные О., или травянки (Crambidae), и др. Ок. 10 тыс. видов, распространены широко; в СССР — св. 1300 видов. Наиболее многочисленны в пустынях и степях. Обычно бабочки активны ночью и в сумерках. Гусеницы живут в свёрнутых или оплетённых шелковиной листьях, у нек-рых видов протачивают плоды или побеги, плетут шелковинные трубки, к-рые прикрепляют к растениям или прокладывают в субстрате (почва, дернина, пищ. продукты); иногда обитают на водных растениях. Многие О. могут наносить вред с.-х. культурам, в т. ч. луговой и стеблевой мотыльки, подсолнечниковая О.; соты и вощину портит восковая моль, пищ. запасам наносят ущерб мучная О. (*Pyralis farinalis*), мельничная О. (*Ephestia kuehniella*), южная О. (*Plodia interpunctella*) и др.

ОГНЕТЕЛКИ, пиросомы (Pyrosomida), класс оболочников (по др. системе — отряд класса Thaliacea). Мор. свободноплавающие колониальные животные. Близки к колониальным асцидиям сем. Polycitaridae.

Размеры взрослых колоний от неск. (обычно 20—30) см до 4 м и более. Колония цилиндрическая, полая, открыта на одном конце. Стенки её из стекловиднопрозрачной туники, в к-рой в один слой располагаются тысячи небольших одинаковых зооидов, по строению похожих на асцидий. Ротовое отверстие каждого из них открывается наружу, клоакальное — в полость колонии. Колония плавает замкнутым концом вперёд. Многие О. имеют бактериальные светящиеся органы и способны к интенсивной люминесценции (отсюда назв.). Задняя часть нервного ганглия у О. выполняет светочувствит. функцию. В теле отд. зооида из яйца формируется недоразвитая особь — оозооид, к-рый образует 4 (у *Pyrosoma*) или много (у *Propyrosoma*) почек первичных зооидов, а сам дегенерирует. Из материнской О. выходит наружу колония первичных зооидов. 2 рода: *Pyrosoma*, с 8 видами, и *Propyrosoma*, или *Pyrostremma*, с 2 видами.

ОГУРЕЦ (*Cucumis*), род однолетних или многолетних растений сем. тыквенных. Цветки однодомные, однополые, насекомоопыляемые. Ок. 30 видов, гл. обр. в Африке, неск. видов в Азии. Нек-рые виды (в т. ч. дыню) выращивают на всех континентах ради съедобных плодов. Наиб. часто культивируется неизвестный в диком виде О. посевной (*C. sativus*) — растение, развивающее плети дл. до 1,5 м с шершавыми листьями. Цветки яркожёлтые, воронковидные; женские — одиночные, мужские — в пазушных пучках. Молодые плоды часто покрыты шипиками, служащими для удаления избыточной влаги (ранним утром на конце каждого шипика выступает капелька росы). Родина О. посевного — Индия, где его возделывали за 3 тыс. лет до н. э.

Огурец: *а* — репродуктивный побег; *б* — пестичный и *в* — тычиночный цветки; *г* — плод в разрезе.

ОДИНЕРЫ (*Odynerus*), род складчатокрылых ос сем. эвменовых (Eumenidae). Ок. 40 видов, распространены в Палеарктике; в СССР — ок. 20 видов. Гнёзда в земле. Личинок выкармливают парализованными долгоносиками. Назв. О. относят и к др. близким родам ос, прежде объединявшимся в один. См. рис. 18 в табл. 25.

ОДИНОЧНЫЕ ОСЫ, осы, ведущие одиночный образ жизни. Большинство групп и видов ос. В отличие от общественных, живущих семьями, самки О. о. не встречаются в гнезде со своими взрослыми потомками. Большинство из них роет гнёзда в земле, нек-рые лепят из глины или используют готовые полости (напр., полые стебли растений). Гнездо обычно из неск. (реже одной) ячеек, заполняемых парализованной добычей (насекомыми, пауками). В каждую ячейку откладывается 1 яйцо. Личинка питается запасённой добычей в запечатанной ячейке. Реже добычу, по мере её поедания личинкой, приносит самка (т. н. прогрессивное провиантирование) и запечатывает ячейку, когда личинка вырастает. Нек-рые О. о. (обычно примитивные формы), напр. роющие осы рода *Larra*, откладывают яйца на парализованную жертву (напр., медведку), не перенося её в своё гнездо.

ОДИНОЧНЫЕ ПЧЁЛЫ, пчёлы, ведущие в отличие от общественных одиночный образ жизни. Большинство видов надсем. пчёл (св. 20 тыс. видов) распространены широко; в СССР — ок. 3 тыс. видов. Оплодотворённая самка роет гнездо в земле или использует готовые полости (в стеблях трав, ветвях с мягкой сердцевиной, раковинах моллюсков), ходы или гнёзда др. насекомых. Гнездо состоит из неск. ячеек, к-рые самка заполняет пыльцой и переработанным нектаром цветков, откладывает в каждую ячейку 1 яйцо, запечатывает их и закрывает вход в гнездо, затем приступает к стр-ву нового гнезда или через нек-рое время погибает.

ОДНОДОЛЬНЫЕ, лилиопсиды (Monocotyledones, или Liliopsida), класс цветковых растений, зародыш к-рых имеет одну (в отличие от двудольных) семя-

долю. Объединяют ок. 80 сем., включающих св. 2600 родов и ок. 60 тыс. видов. Из них в СССР встречается св. 2500 видов (15% всех встречающихся в стране видов высших растений). Преим. травянистые растения, в умеренных поясах составляют значит. часть травостоя лугов, степей, саванн. Деревянистые О., особенно со вторичным приростом стволов, встречаются лишь в тропиках (реже в субтропиках). Подробнее см. *Цветковые растения*.

ОДНОДО́МНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, моногамные, растения, у к-рых однополые цветки — мужские (тычиночные) и женские (пестичные) или др. муж. и жен. половые органы (у нецветковых растений) находятся на одном и том же растении. Берёза, лещина, дуб, сосна, ель, кукуруза, тыквенные, мн. мхи, водоросли. Ср. *Двудомные растения*, *Многодомные растения*.

ОДНОКЛЕ́ТОЧНЫЕ, организмы, тело к-рых состоит из одной клетки. Существуют 2 уровня организации О.: прокариотный и эукариотный. Для О.-прокариот (бактерии и синезелёные водоросли, или цианобактерии) характерно отсутствие дифференцир. клеточного ядра. О.-эукариоты (одноклеточные зелёные и нек-рые др. водоросли и простейшие) обладают клеточным ядром, способным митотически делиться. По общему плану строения и набору органоидов О.-эукариоты сходны с клетками многоклеточных организмов, однако в функц. отношении несравнимы с ними, т. к. сочетают свойства клетки и самостоят. организма. Среди О. есть очень просто устроенные (хлореллы, амёбы) и весьма сложные (ацетабулярии, инфузории). Многие О. образуют колонии. От О. произошли *многоклеточные*.

ОДНОЛЕ́ТНИЕ РАСТЕ́НИЯ, заканчивают жизненный цикл в течение одного года. Наиб. быстро развивающиеся О. р.— эфемеры. К длительно вегетирующим О. р. относятся большинство зерновых (кукуруза, рис, пшеница, просо), огородных, декоративных и др. культурных растений, в т. ч. тропич. и субтропич. происхождения (бахчевые, огурцы, помидоры, горох, хлопчатник, лён, астры, бархатцы и мн. др.), а также нек-рые засоряющие посевы растения (мокрица, птичья гречишка, фиалка полевая). Зимующие О. р. наз. озимыми (сорта пшеницы, ржи, василёк синий, пастушья сумка). О. р. особенно многочисленны в пустынях и полупустынях. В сомкнутых мезофильных растит. сообществах умеренного пояса (напр., в лесах, на лугах) О. р. представлены б. ч. полупаразитами (погремок, очанка, марьянник), микотрофными (горечавка) и бактериотрофными (клевер) растениями. В тундрах и высокогорьях число О. р. незначительно, т. к. в этих условиях затруднено семенное возобновление.

ОДНОПО́ЛЫЕ ЦВЕТКИ́, цветки, в к-рых есть тычинки и нет пестиков (муж., или тычиночные, цветки) или есть пестики и нет тычинок (жен., или пестичные, цветки). Согласно эвантовой теории происхождения цветка, О. ц. возникли в процессе эволюции из обоеполых в результате приспособления к опылению ветром. Об этом свидетельствуют сохраняющиеся в О. ц. в редуцир. состоянии не функционирующие органы др. пола.

ОДНОПРОХО́ДНЫЕ (Monotremata), отряд клоачных. 2 сем.: ехидновые и утконосовые (Ornithorhynchidae), с единств. видом — утконос. См. *Клоачные*.

ОДОНТОБЛА́СТЫ (от греч. odús, род. падеж odóntos — зуб и ...*бласт*), клетки, развивающиеся из мезенхимы зубного сосочка и участвующие в образовании дентина зубов и в его обызвествлении. Тела О. располагаются обычно в периферич. слое пульпы, а их отростки — в канальцах, пронизывающих дентин. В отличие от адамантобластов сохраняются в течение всей жизни организма.

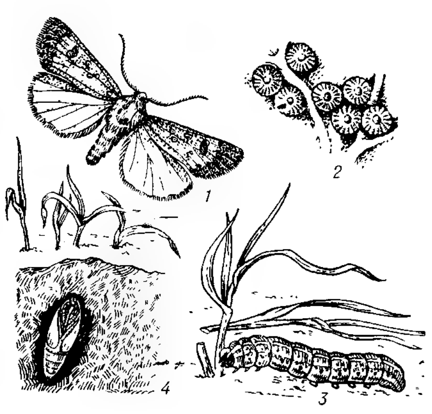
ОДРЕВЕСНЕ́НИЕ, лигнификация, изменение клеточных оболочек растений в результате заполнения лигнином промежутков между микрофибриллами целлюлозы. Оболочка клетки при этом теряет эластичность, становится твёрдой, устойчивой против микроорганизмов. Из одревесневших клеток состоят древесина и склеренхима.

ОДУВА́НЧИК (*Taraxacum*), род многолетних растений сем. сложноцветных. Все вегетативные части растения содержат млечный сок. Для О. характерно наличие большого числа апомиктич. видов, часто различающихся лишь незначит. признаками. Считается, что в роде ок. 70 «крупных», или сборных, видов и неск. тысяч «мелких» видов, из к-рых в СССР насчитывают св. 250 (вероятно, их значительно больше). Обитают в холодном, умеренном и субтропич. поясах, особенно в горных р-нах Евразии; растут на лугах (в том числе б. или м. засолённых), на каменистых и травянистых склонах, на галечниках, в горах — до снежников; встречаются в тундровой и лесотундровой зонах. Нек-рые виды О.— обычные сорняки. 2 вида О.— коксагыз и крым-сагыз (*T. hybernum*) — каучуконосы. О. лекарственный (*T. officinale*) применяется в медицине. Молодые листья могут употребляться в салат, а поджаренные корни — как суррогат кофе. См. рис. 12 в табл. 19.

ОЖИ́КА (*Luzula*), род растений сем. ситниковых. Многолетние травы с укороченным или ползучим корневищем. Листья с замкнутыми влагалищами и линейными пластинками. Цветки бурые или зеленоватые, в колосовидном, зонтиковидном или головчатом соцветии. Плод — одногнёздная трёхсемянная коробочка. Семена распространяются муравьями. Ок. 80 видов, в холодном и умеренном поясах преим. Сев. полушария, а также в горах тропиков. В СССР — ок. 30 видов, гл. обр. в тундре, лесной зоне и в альп. поясе гор. Широко распространены О. волосистая (*L. pilosa*) — по тенистым лесам и кустарникам и О. многоцветковая (*L. multiflora*) — по лугам и опушкам. Нек-рые виды иногда разводят как декоративные.

ОЗЁРНАЯ ЧА́ЙКА, речная чайка (*Larus ridibundus*), птица сем. чайковых. Дл. до 38 см. Распространена в Евразии, в СССР — на б. ч. территории к Ю. от 64° с. ш., зимует на мор. побережьях. Гнездится на зарастающих озёрах колониями (до неск. тысяч пар). Кормится на реках, в полях (где, следуя за плугом, поедает червей и насекомых), близ городов — на свалках.

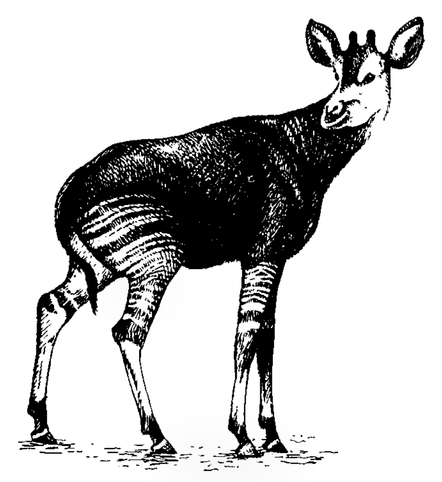
ОЗИ́МАЯ СО́ВКА (*Agrotis segetum*), бабочка сем. совок. Крылья в размахе 30—46 мм. В Евразии и Африке, в СССР — в Европ. части (почти до Полярного круга), на Кавказе, в Ср. Азии (кроме пустынь), на Ю. Сибири. Лёт (в лесостепной зоне при двух поколениях в год) в мае — июле и в августе — сентябре. Яйца (в среднем 400—500, максимально св. 2000) откладывает на ниж. сторону лежащих на земле листьев (напр., вьюнка) или на растит. остатки. Гусеницы питаются сначала в осн. сорняками, а начиная с 3-го возраста переходят на культурные растения; повреждают всходы, подгрызают молодые растения ок. 150 видов (из 36 сем.).



Озимая совка: *1* — бабочка; *2* — яйца; *3* — гусеница; *4* — куколка в почве.

ОИ́ДИИ (новолат., ед. ч. oidium, уменьшит. от греч. ōón — яйцо), артроспоры, споры вегетативного размножения, образующиеся при распадении гиф на отд. мелкие клетки у нек-рых несовершенных и базидиальных грибов. При образовании О. формируется новая оболочка, закладывающаяся под клеточной оболочкой гифы. Размеры О. варьируют от 2,5 до 8 мкм.

ОКА́ПИ (*Okapia johnstoni*), млекопитающее сем. жирафовых. Дл. тела ок. 2 м, масса ок. 250 кг. У самца два небольших рога с ежегодно сменяющимися роговыми чехлами на концах. Уши большие.



Шея короче, чем у жирафа. Язык очень длинный. Окраска коричневатая со светлыми поперечными полосами на ногах. Живёт в дождевых тропич. лесах Заира. Питается преим. листьями. Держатся О. поодиночке. Длительность беременности 14—15 мес, лактации — 6 мес.

ОКИСЛЕ́НИЕ БИОЛОГИ́ЧЕСКОЕ, совокупность реакций окисления, протекающих во всех живых клетках. Осн. функция — обеспечение организма энергией.

О. б. связано с передачей т. н. восстанавливающих эквивалентов (ВЭ) — атомов водорода или электронов — от донора к акцептору. У аэробов — большинства животных, растений и мн. микроорганизмов — конеч-

Классификация организмов по источнику энергии и восстанавливающих эквивалентов

Тип организмов	Источник энергии	Окисляемое соединение (поставщик восстанавливающих эквивалентов)	Примеры
Фотолитотрофы	Свет	Неорганические соединения (H_2O, H_2S, S)	Зелёные клетки высших растений, фотосинтезирующие бактерии
Фотоорганотрофы	Свет	Органические соединения	Несерные пурпурные бактерии
Хемолитотрофы	Реакции окисления	Неорганические соединения (H_2, S, H_2S, NH_3, Fe^{2+})	Водородные, серные, денитрифицирующие бактерии, железобактерии
Хемоорганотрофы	Реакция окисления	Органические соединения	Животные, большинство микроорганизмов, нефотосинтезирующие клетки растений

ным акцептором ВЭ служит кислород. Поставщиками ВЭ могут быть как органич., так и неорганич. вещества (см. табл.). Реакции О. б. катализируют ферменты класса оксидоредуктаз.

В процессе дыхания углеводы, жиры и белки подвергаются многоступенчатому окислению, к-рое приводит к восстановлению осн. поставщиков ВЭ для дыхат. цепи: флавинов, НАД, НАДФ и липоевой к-ты. Восстановление этих соединений в значит. мере осуществляется в цикле трикарбоновых к т, к-рым завершаются осн. пути окислит. расщепления углеводов (оно начинается с гликолиза), жиров и аминокислот. Нек-рое кол-во восстановленных коферментов — ФАД и НАД — образуется при окислении жирных к-т, а также при окислит. дезаминировании глутаминовой к ты (НАД) и в пентозофосфатном цикле (восстановленный НАДФ).

Осн. путь использования энергии, освобождающейся при О. б.,— накопление её в молекулах АТФ и др. макроэргич. соединений. О. б., сопровождающееся синтезом АТФ из АДФ и неорганич. фосфата, происходит при гликолизе, окислении α-кетоглутаровой к-ты — субстратное фосфорилирование, а также при переносе ВЭ в цепи окислительных (дыхательных) ферментов — *окислительное фосфорилирование*. Гликолиз, цикл трикарбоновых к-т и дыхат. цепь характерны для большинства эукариот. В расчёте на 1 молекулу глюкозы гликолиз даёт 2 молекулы АТФ, а совокупность гликолитич. и окислит. превращения молекулы глюкозы до конечных продуктов — CO_2 и H_2O — приводит к образованию 36 богатых энергией фосфатных связей АТФ. В жидкой фазе цитоплазмы растворены ферменты гликолиза. Внутр. мембраны митохондрий, тилакоиды хлоропластов, мембраны бактерий содержат фосфорилирующие цепи переноса электронов. В матриксе митохондрий локализовано окисление жирных к-т, ферменты цикла трикарбоновых к т и глутаматдегидрогеназа. Во внутр. мембране митохондрий находятся ферменты, окисляющие янтарную и β оксимасляную к-ты, во внешней — ферменты, участвующие в обмене аминокислот: моноаминоксидаза и кинуренингидроксилаза. В пероксисомах, или микротельцах, вклад к-рых в суммарное поглощение O_2 может достигать в печени 20%, находится флавиновая оксидаза, окисляющая аминокислоты, гликолевую к-ту и др. субстраты с образованием перекиси водорода, к-рая затем разлагается каталазой или используется пероксидазами в реакциях О. б. В мембранах эндоплазматич. сети клетки локализованы гидроксилазы и оксигеназы, организованные в короткие нефосфорилирующие цепи переноса электронов.

Окислит. реакции не всегда сопровождаются накоплением энергии (эффективность процесса О. б. составляет ок. 50%); в ряде случаев они — необходимое звено в биосинтезе разл. веществ (напр., окисление при образовании жёлчных к-т, стероидных гормонов, на путях превращения аминокислот и др.). При О. б. происходит обезвреживание чужеродных и ядовитых для организма веществ (ароматич. соединений, недоокисленных продуктов дыхания и др.). О. б., не сопряжённое с накоплением энергии, наз. свободным окислением. Его энергетич. эффект — образование тепла. По-видимому, система переноса электронов, осуществляющая окислит. фосфорилирование, способна переключаться на свободное окисление при увеличении потребности организма в тепле (у гомойотермных животных).

Древнейшие организмы, как полагают, существовали в первичной бескислородной атмосфере Земли и были анаэробными и гетеротрофными организмами. Обеспечение клеток энергией шло за счёт процессов типа гликолиза. Возможно, существовал механизм окисления, известный у нек-рых совр. микроорганизмов: ВЭ передаются через дыхат. цепь на нитрат (NO_3^-) или на сульфат (SO_4^{2-}). Принципиально важным этапом оказалось возникновение у древних одноклеточных организмов фотосинтеза, с к-рым связывают появление кислорода в атмосфере. В результате стало возможным использование O_2, обладающего высоким окислит.-восстановит. потенциалом, в качестве конечного акцептора электронов в дыхат. цепи. Реализация этой возможности произошла при появлении спец. фермента — цитохромоксидазы, восстанавливающей O_2, и привела к возникновению биохимич. дыхат. аппарата совр. типа. Обеспечение энергией у аэробов основано на таком дыхании. Вместе с тем клетки сохранили ферментный аппарат гликолиза. Образуемая в ходе последнего пировиноградная к та окисляется далее в цикле трикарбоновых к-т, к-рый, в свою очередь, питает дыхат. цепь электронами. Т. о., эволюция энергетич. обмена шла, по-видимому, по пути использования и надстройки уже имевшихся ранее механизмов энергообеспечения. Наличие в клетках ныне существующих организмов биохимич. систем гликолиза (в цитоплазме), дыхания (в митохондриях), фотосинтеза (в хлоропластах), а также сходство механизмов превращения энергии в этих органоидах и в микроорганизмах рассматривают как свидетельство возможного происхождения хлоропластов и митохондрий от древних микроорганизмов-симбионтов (см. *Симбиогенез*).

Суммарное О. б., протекающее в нек-рой популяции организмов,— важный экологич. параметр для оценки роли данной популяции в сообществе (экосистеме). Отношение общего дыхания сообщества (т. е. суммарных окислит. процессов) к его суммарной биомассе рассматривают как отношение затрат энергии на поддержание жизнедеятельности сообщества к энергии, содержащейся в его структуре. При изучении отд. популяций часто определяют т. н. скорость ассимиляции (сумма двух процессов — увеличения биомассы и дыхания), к-рую выражают в ккал/м²·день. Измерение суммарного дыхания в отд. сообществах проведено для мн. типов экосистем. Напр., суммарное дыхание растений обычно составляет от $n \cdot 100$ ккал/м²·год (пастбище) до $n \cdot 1000$ ккал/м²·год (лес). Число звеньев в *трофических цепях* сообществ обычно не превышает 4—5 вследствие того, что в каждом звене этой цепи 80—90% потенциальной энергии растрачивается в теплоту в ходе О. б. См. также статьи *Аденозинфосфорные кислоты*, *Биоэнергетика*, *Брожение*, *Дыхание*, *Митохондрии*, *Фотосинтез* и лит. при них.

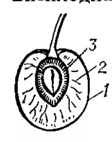
ОКИСЛИ́ТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИ́РОВАНИЕ, осуществляющийся в живых клетках синтез молекул аденозинтрифосфорной к-ты (АТФ) из аденозиндифосфорной (АДФ) и фосфорной к-т за счёт

Упрощённая схема цепи дыхательных ферментов, локализованных в митохондриях. Перенос электронов по цепи на трёх этапах (т. н. пунктах сопряжения) сопровождается запасанием выделяющейся энергии в форме электрохимического градиента ионов водорода ($\Delta\bar{\mu}_{H^+}$), далее энергия расходуется для синтеза АТФ.

энергии окисления молекул органич. веществ. Аккумулированная в АТФ энергия используется затем клеткой для выполнения всех видов её работы. Осн. субстраты О. ф.— органич. к-ты, образующиеся в *трикарбоновых кислот цикле*. О. ф. открыто в 1930 В. А. Энгельгардтом. Позднее А. Ленинджером показано, что О. ф. сопряжено с переносом электронов по цепи дыхат. ферментов, встроенных во внутр. мембрану митохондрий. Электроны поступают в дыхат. цепь от восстановленного НАД (или НАДФ) и через кофермент Q последовательно передаются от соединений с более отрица-

тельным окислит.-восстановит. потенциалом к соединениям с более положит. потенциалом. Перенос электронов по цепи завершается восстановлением O_2 с помощью цитохромоксидазы. Т. о., процесс окисления субстрата кислородом опосредован серией окислительно-восстановит. реакций; в результате энергия, запасённая в молекуле окисляемого субстрата, освобождается небольшими порциями, что позволяет клетке использовать её более полно. Утилизация высвобождаемой энергии происходит в т. н. пунктах энергетич. сопряжения. Синтез АТФ осуществляется ферментным комплексом — АТФ-синтетазой, к-рый может катализировать и обратную реакцию. Эффективность О. ф. оценивают с помощью коэфф. фосфорилирования $Ф_н/О$ — отношения числа молекул неорганич. фосфата, связанного при фосфорилировании АДФ, к поглощённому O_2; величина этого коэфф. зависит от окисляемого субстрата, физиол. состояния клеток и состава окружающей клеток среды. См. также *Окисление биологическое*, *Цитохромы*, *Хемиосмотическая теория*.

ОКОЛОПЛО́ДНИК (pericarpium), стенка плода. В О. выделяют 3 слоя: наружный — внеплодник (экзокарпий), средний — межплодник (мезокарпий) и внутренний — внутриплодник (эндокарпий). Наиб. чётко они различаются у сочных плодов. Внеплодник м. б. тонкий, кожистый (ко-



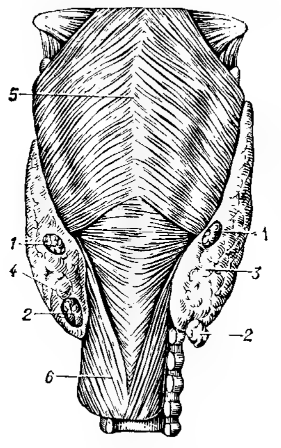
Слои околоплодника в плоде (костянке) вишни: *1* — внеплодник; *2* — межплодник; *3* — внутриплодник.

стянка, ягода, яблоко), толстый, кожистый (померанец) и твёрдый (тыквина). Межплодник — мясистый, сочный, нередко окрашенный (костянка, ягода), а внутриплодник — также сочный (ягода), хрящеватый (яблоко) или каменисто-твёрдый (костянка). У сухих плодов слои О. трудно различимы, но могут дифференцироваться участки механических или «отделительных» тканей, обусловливающих вскрывание или распадение плодов. Внеплодник сухих плодов нередко образует выросты, способствующие диссеминации (крылатки, опушённые или цепкие плоды).

ОКОЛОЦВЕ́ТНИК, периантий (perianthium), совокупность покровных листочков цветка, окружающих тычинки и плодолистики. Если О. состоит из одинаковых по окраске и форме листочков (тюльпан, ландыш, лебеда), он наз. простым, если разделён на чашечку и венчик (гвоздика, шиповник, колокольчик), — двойным.

● Первухина Н. В., Околоцветник покрытосеменных, Л., 1979.

ОКОЛОЩИТОВИ́ДНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, паратиреоидные железы (glandulae parathyreoideae), органы внутр. секреции позвоночных, вырабатывающие паратиреоидный гормон (паратирин). У большинства земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих (в т. ч. человека) и нек-рых птиц — 2 пары О. ж., у нек-рых пресмыкающихся — 3 пары, у мн. птиц и нек рых млекопитающих (крыс, мышей, кротов, землероек, ежей, свиней, тюленей) — 1 пара. Обычно развиваются из закладок 3—4-й пары глоточных карманов. Расположение О. ж. варьирует у разных животных. Они находятся на поверхности или внутри щитовидной или вилочковой желёз. У человека О. ж. (масса 100—150 мг) локализуются на задней поверхности боковых долей щитовидной железы. Каждая О. ж. покрыта снаружи соединительнотканной капсулой, паренхима представлена эпителиальными и железистыми клетками. Функц. активность О. ж. регулируется уровнем Ca^{2+} в крови.



Околощитовидные железы человека: *1* — верхние; *2* — нижние; *3* правая и *4* — левая доли щитовидной железы (сзади); *5* — глотка; *6* — пищевод.

ОКО́ПНИК (*Symphytum*), род растений сем. бурачниковых. Многолетние, б. ч. жестковолосистые травы. Ок. 25 видов, в Евразии, Сев. Африке; в СССР — св. 10 видов, растут преим. по сырым местам. Опыляются гл. обр. пчёлами и шмелями. О. лекарственный (*S. officinale*) содержит в корнях и корневищах алкалоиды и дубильные вещества; используется в медицине и ветеринарии. О. жёсткий (*S. asperum*), растущий на Кавказе, — лекарственное, а также кормовое (преим. для свиней и кроликов) растение. Корневища О. клубневого (*S. tuberosum*), разделяемого теперь на 2 вида, пригодны в пищу. Нек-рые виды — красильные и декор. растения. См. рис. 2 при ст. *Бурачниковые*.

ОКСИГЕМОГЛОБИ́Н, оксигенированный гемоглобин, соединение гемоглобина (Hb) с мол. кислородом; переносит O_2 от органов дыхания к тканям и определяет ярко-красный цвет артериальной крови. O_2 связывается с Hb через Fe^{2+} гема. Относит. содержание О. в крови зависит от парциального давления кислорода. При высоком парциальном давлении O_2 (в капиллярах лёгких) Hb на 95% находится в форме О. Резкое падение парциального давления O_2 в тканевых капиллярах в результате быстрой диффузии O_2 в ткани превращает О. в «восстановленный» Hb. Как в О., так и в «восстановленном» Hb атомы железа двухвалентны. Специфич. устойчивость атомов Fe^{+2} в Hb объясняется электростатич. эффектом иона имидазолия $C_3N_2H_4^+$, к-рый, образуя электростатич. поле вблизи Fe (II), снижает его способность отдавать электроны и превращается в Fe (III). Чем доступнее O_2 для животного, тем меньше сродство его Hb к O_2, т. е. тем выше парциальное давление, при к-ром им насыщается Hb. Напр., у наземных животных сродство Hb к O_2 меньше, чем у водных. См. *Гемоглобины*.

ОКСИГЕНА́ЗЫ, ферменты класса оксидоредуктаз, катализирующие реакции присоединения к субстрату двух атомов кислорода (в отличие от гидроксилаз). Функция большинства О. сводится к расщеплению гидроксилированных алициклич. или ароматич. колец. О. обнаружены в осн. в растениях (напр., липоксигеназа), а также у животных (микросомная фракция печени).

ОКСИДА́ЗЫ, ферменты класса оксидоредуктаз, катализирующие окислит.-восстановит. реакции, акцепторами водорода в к-рых служит кислород воздуха. При этом образуется вода или перекись водорода (H_2O_2). Коферментом многих О. являются производные витамина B_2 — ФАД или ФМН. О. широко распространены в природе и играют важную роль в катаболизме (распаде) и детоксикации разл. соединений (напр., моноаминоксидаза разрушает биогенные амины).

ОКСИДОРЕДУКТА́ЗЫ, класс ферментов, катализирующих окислит.-восстановит. реакции. В зависимости от характера окисляемой группы О. делят на подклассы: действующие на спиртовую группу, на альдегидную или кетонную, на этильную группу и т. д. Акцепторами электронов и протонов служат НАД, НАДФ, цитохромы, хиноны и др. соединения. О. распространены повсеместно во всех живых клетках и играют важнейшую роль в обеспечении их энергией (см. *Окисление биологическое*). Осн. представители О., в зависимости от механизма окисления: дегидрогеназы, оксидазы, пероксидазы, гидроксилазы и оксигеназы. Известно св. двухсот О.

ОКСИЛИЗИ́Н, $H_2NCH_2CH(OH)(CH_2)_2CH(NH_2)COOH$, аминокислота, входящая в состав нек-рых фибриллярных белков (коллагена, желатина), а также в сывороточные α- и γ-глобулины. Присутствует в фосфатидах нек-рых бактерий.

ОКСИМОНАДИ́ДЫ (Oxymonadida), отряд жгутиконосцев. В основе организации лежит кариомастигонт, включающий 4 жгутика, ядро и опорный тяж — аксостиль (часто сократимый). Особи одних видов состоят из одного кариомастигонта, других — из неск. или многих. Дл. одноядерных О. 7—100 мкм, многоядерных — до 240 мкм. Митохондрии и парабазальный аппарат (гомолог комплекса Гольджи) отсутствуют. Ядро делится митозом с внутриядерным веретеном и полюсами на ядерной оболочке. Паразиты и симбионты в кишечнике низших термитов и тараканов рода *Cryptocerus;* О. рода *Monocercomonoides* — паразиты и др. насекомых, а также позвоночных. У нек-рых О. в жизненном цикле есть как подвижные формы, так и прикреплённые к хитиновой выстилке кишки хозяина. Размножение у большинства бесполое, у паразитов тараканов есть и половой процесс. Нек-рые О. образуют цисты. Хорошо известны такие роды: *Oxymonas*, *Saccinobaculus*, *Pyrsomympha*.

ОКСИПРОЛИ́Н, L-4-оксипирролидин-2-карбоновая к-та, гетероциклическая аминокислота. Специфическая составная часть коллагена, желатина (до 13%) и некоторых растит. белков. L-О. встречается в свободном состоянии в цветках сандалового дерева и др. растений, а

```
HO—HC———CH2
   |      |
  H2C    CH—COOH
    \   /
     N
     H
```

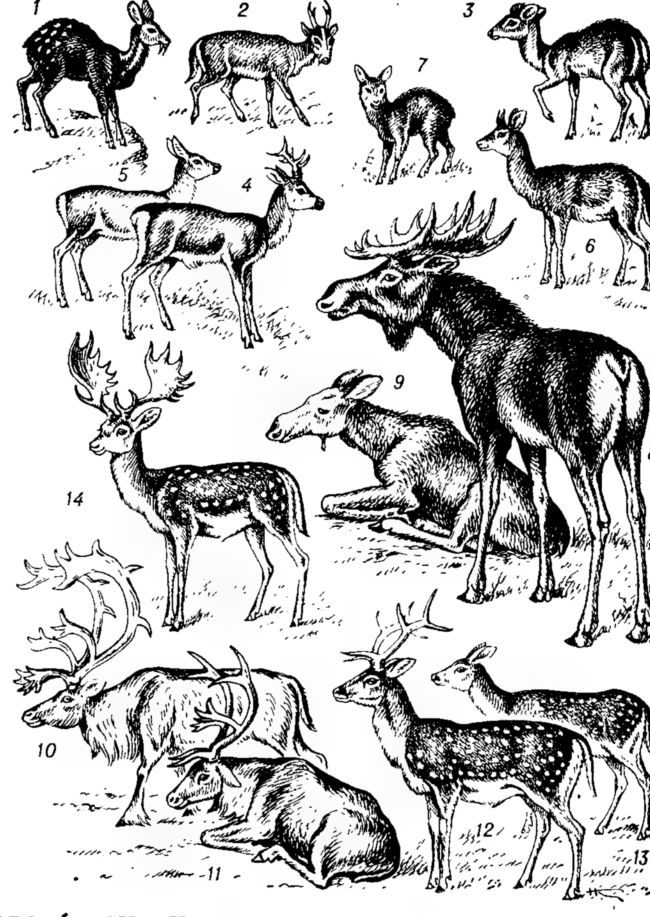
также входит в состав ядовитых пептидов бледной поганки. В живых клетках О. образуется ферментативным окислением пролина, включённого в пептидную цепь. Один из продуктов превращения L-О. в организме — глутаминовая к-та.

ОКСИТОЦИ́Н, о ц и т о ц и н, пептидный нейрогормон мн. позвоночных, синтезируемый крупноклеточными ядрами гипоталамуса; выделяется нейрогипофизом. Стимулирует сокращение гладких мышц матки и в меньшей степени мышц кишечника, жёлчного и мочевого пузыря, мочеточника, а также отделение молока молочными железами. О. выделяется при растяжении матки на поздних сроках беременности, во время лактации при раздражении соска. Противодействует влиянию О. на мышцы матки прогестерон, подавляет секрецию О. адреналин.

ОКУНЕОБРА́ЗНЫЕ (Perciformes), отряд костистых рыб. Появились в верхнем мелу, большинство семейств известно с эоцена. Происходят от бериксообразных, родственны скорпенообразным, дали начало кефалеобразным, камбалообразным и, возможно, слитножабернико образным. Дл. от 1 см до 5 м, масса от долей грамма до 900 кг. Закрытопузырные, у нек-рых плават. пузырь отсутствует. Лучей жаберной перепонки 4—8. Плавники с колючками. Спинных плавников обычно 2, брюшные — с 6 или меньшим числом лучей. Подглазничной опоры нет (отличие от скорпенообразных). Как правило, есть шипы на голове. Чешуя ктеноидная, редко циклоидная, модифицированная, или её нет. 149 сем., ок. 1200 родов и ок. 6500 видов, во всех морях и океанах, многие в пресных водах. Наиб. многочисл. отряд не только рыб (ок. 40% от общего числа их видов), но и вообще позвоночных. Во всех биотопах и климатич. зонах прибрежных мор. вод разнообразны и многочисленны ставридовые, горбылёвые, нототениевые, собачковые (морские собачки), бычковые, звездочётовые, серрановые (Serranidae), губановые (Labridae) и др., в пелагиали открытого океана — тунцовые, парусниковые, корифеновые и др. Менее обычны О. на глубинах (живоглотовые). В пресных водах Евразии и Сев. Америки многочисленны окунёвые (Percidae), в Африке и Юж. Америке — цихловые (Cichlidae), в Сев. Америке — центрарховые (Centrarchidae), в Юж. Азии и Африке — лабиринтовые. В фауне СССР хорошо представлены луфарёвые, султанковые, ставридовые, зубатковые, бычковые, змееголовые, окунёвые и др. О. разнообразны по внеш. виду, образу жизни и поведению. Многие О.— важный объект промысла и аквакультуры. См. табл. 35.

О́КУНИ (*Perca*), род рыб сем. окунёвых (Percidae) отр. окунеобразных. Дл. до 50 (обычно 15—30) см, масса до 2 кг, иногда более (обычно 150—400 г). 3 вида: обыкновенный О. (*P. fluviatilis*) широко распространён в пресных водах Евразии (кроме Апеннинского, Пиренейского п-овов, Скандинавии и оз. Балхаш), на В. до Колымы (кроме рек басс. Тихого ок.); балхашский О. (*P. schrenki*) — в оз. Балхаш и реках его бассейна; жёлтый О. (*P. flavescens*) обитает в водоёмах на С.-В. Сев. Америки. Нерест ранней весной. Икру откладывают обычно на растения. Плодовитость обыкновенного О. 10—200 тыс. икринок. Хищники. Объект местного промысла и спорт. лова. См. рис. 2 в табл. 35.

ОЛЕА́НДР (*Nerium*), род растений сем. кутровых. Вечнозелёные кустарники. Цветки яркие, крупные. 3 вида, в Средиземноморье и субтропиках Азии. О. обыкновенный (*N. oleander*) — декор. вид, выращиваемый в открытом грунте (в СССР — в юж. р-нах) и в комнатах. Всё растение ядовито; используется как лекарственное.



Оленевые: *1* — кабарга (*Moschus moschiferus*), самец; *2* — мунтжак (*Muntiacus muntjak*), самец; *3* — хохлатый олень (*Elaphodus cephalophus*), самец; *4—5* — косуля (*Capreolus capreolus*): самец (*4*), самка (*5*); *6* — мазама (*Mazama*); *7* — пуду (*Pudu*); *8—9* — лось (*Alces alces*): самец (*8*), самка (*9*); *10—11* — северный олень (*Rangifer tarandus*): самец (*10*), самка (*11*); *12—13* — пятнистый олень (*Cervus nippon*): самец (*12*), самка (*13*); *14* — лань (*Cervus dama*), самец.

ОЛЕЙНОВАЯ КИСЛОТА́, $CH_3(CH_2)_7CH{=}CH(CH_2)_7COOH$, мононенасыщенная жирная к-та. Содержится в виде глицеридов в растит. маслах (в оливковом 70—85%, в миндальном 75%, в пальмоядровом 74%), в запасном и молочном жире многих животных. Входит в состав восков и фосфатидов; в организме возможен синтез О. к. из стеариновой кислоты. У высших растений из О. к. образуются линолевая и линоленовая кислоты.

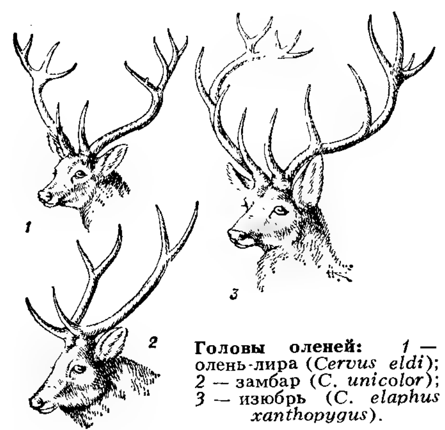
ОЛЕ́НЕВЫЕ, п л о т н о р о г и е (Cervidae), семейство парнокопытных. Известны с нижнего олигоцена. Самцы (исключая кабаргу и водяного оленя) имеют ежегодно сбрасываемые рога, у северного оленя рога и у самки. В период роста рога покрыты кожей с волосами, к-рая затем высыхает и сдирается. Самцы крупнее самок. 50 родов, в т. ч. 17 современных, ок. 30 видов, относимых к 5 подсем.: к а б а р г и (Moschinae) с единств. видом; м у н т ж а к и (Cervulinae), 2 рода, в каждом по одному виду — мунтжак и хохлатый олень; в о д я н ы е о л е н и (Hydropotinae) с единств. видом; о л е н и н а с т о я щ и е (Cervinae), 4 рода: косули, лоси, олени Давида (*Elaphurus*) (по одному виду в каждом роде), олени; а м е р и к а н с к и е о л е н и (Odocoileinae, или Neocervinae), 4 рода: мазамы, американские олени, пуду и северные олени (в двух последних по одному виду). Распространены в Евразии, Сев. Африке, Сев. и Юж. Америке. Акклиматизированы в Нов. Зеландии, на Гавайских и нек-рых др. о-вах. В СССР — 7 видов из 5 родов. Растительноядные. Большинство полигамы. Самка рождает обычно 1—2 детёнышей. Многие О. — промысловые животные. 11 видов, 20 подвидов в Красной книге МСОП, 4 подвида в Красной книге СССР.

● Ф л е р о в К. К., Кабарги и олени, М.— Л., 1952 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 1, в. 2. Нов. сер. № 55).

ОЛЕ́НИ (*Cervus*), род оленевых. У корня хвоста светлое «зеркало». Высота в холке от 60 до 165 см. 12—13 видов: аксис, пятнистый О., лань, эамбар, барасинга, благородный О. и др. Объект промысла; нек-рых разводят в полудомашнем состоянии (ради пантов). 2 вида и 15 подвидов в Красной книге МСОП, 2 подвида в Красной книге СССР.

ОЛЕ́НИЙ МОХ, я г е л ь, группа видов кустистых лишайников рода кладония. Св. 40 видов, в умеренных и сев. зонах. Растут чаще на земле, реже на

Смена рогов.



Головы оленей: 1 — олень-лира (*Cervus eldi*); 2 — замбар (*C. unicolor*); 3 — изюбрь (*C. elaphus xanthopygus*).

древесине, скалах. В СССР — 12 видов, из к-рых наиб. распространены кладония оленья (*Cladonia rangiferina*), кладония звездчатая, или альпийская (*C. stellaris*), кладония мягкая (*C. mitis*) и кладония лесная (*C. arbuscula*). Дают большую биомассу (до 10—15 ц/га) и служат ценнейшим кормом северным оленям. Содержат усниновую к-ту и являются сырьём для получения лекарств. препаратов. См. рис. 9 в табл. 10.

ОЛЕ́НИЙ ТРЮ́ФЕЛЬ, элафомицес зернистый (*Elaphomyces granulatus*), гриб сем. элафомицетовых (Elaphomycetaceae), порядка эуроциевых. Внешне сходен с трюфелями (отсюда назв.). Плодовое тело — типичный клейстотеций — округлое, диам. 1—4 см, в зрелом состоянии содержит тёмный порошок аскоспор. Распространён в Европе, Сев. Америке. Развивается в почве, преим. в хвойных лесах (микоризообразователь с сосной, елью, нек-рыми листв. породами). Для человека несъедобен, но охотно поедается оленями, зайцами, белками, к-рые находят его по характерному острому запаху.

ОЛЁНКА, бронзовка мохнатая (*Epicometis hirta*), жук подсем. бронзовок. Дл. до 12 мм, тело чёрное, в густых серых волосках (отсюда второе назв.), с желтоватыми пятнами на надкрыльях. Распространена гл. обр. на Ю. Европ. части СССР. Жуки питаются цветками, преим. плодовых, а также злаков, сильно вредят, особенно в засушливые годы, выедая внутр. части цветков. Особенно активны в жаркие солнечные дни. Жуки зимуют в почве. Личинки развиваются в течение лета в гниющих растит. остатках. См. рис. 20 в табл. 28.

ОЛЕНЬКО́ВЫЕ (Tragulidae), семейство жвачных парнокопытных. Известны с верхнего эоцена. В отличие от др. жвачных, у О. в желудке 3 отдела (нет книжки). Рогов нет. У самцов в верх. челюсти длинные изогнутые клыки. Полностью сохранились локтевая и малоберцовая кости, недоразвитые у др. жвачных. Задние конечности значительно длиннее передних. 4 вида, 2 рода: водяные оленьки (с единств. видом) и азиатские оленьки. Живут во влажных тропич. лесах Африки и Азии. Водяной оленёк (*Hyemoschus aquaticus*) распространён в Африке. Дл. тела 75—85 см. Активен гл. обр. ночью. Питается растениями, мелкими водными животными. Детёныш 1.

ОЛИГО... (от греч. olígos — немногочисленный, незначительный), часть сложных слов, указывающая на малое кол-во чего-либо (напр., *олигодендроглия*).

ОЛИГОДЕНДРОГЛИ́Я (от *олиго...*, греч. déndron — дерево и глия), форма макроглии. Клетки О. (олигодендроглиоциты, или олигодендроциты) имеются как в центр., так и в периферич. (шванновские клетки) нервной системе. Округлые, с немногими (отсюда назв.) короткими огростками, они формируют оболочки тел нейронов, составляя с ними общую метаболич. систему, характеризующуюся избират. распределением субстратов и ферментов (в частности, энергетич. обмена), образуют миелиновые (мякотные) и безмиелиновые оболочки аксонов, выполняя трофич., секреторную, опорную, барьерную, разграничительную, возможно и транспортную, функции. См. рис. при ст. *Нейроглия*.

ОЛИГОЛЕЦИТА́ЛЬНЫЕ Я́ЙЦА (от *олиго...* и греч. lékithos — желток), содержат в цитоплазме мало желтка. См. *Гомолецитальные яйца*.

ОЛИГОМЕРИЗА́ЦИЯ органов (или органоидов у простейших) (от *олиго...* и греч. méros — часть), уменьшение в филогенезе числа гомологичных образований в организме, связанное с интенсификацией функций соотв. систем. Принцип О. сформулирован в 1936 В. А. Догелем. О. сопровождается упорядочением расположения органов и повышением уровня интеграции. Противопоставляется *полимеризации* органов. Последняя часто предшествует О. в филогенезе, формируя системы, состоящие из множеств. равнозначных элементов, к-рые в дальнейшем подвергаются О. О. может осуществляться путём утраты определённого числа гомологич. элементов полимерной системы, их слияния, или смены функций частью элементов. Напр., в ходе эволюции членистоногих ряд сегментов тела у нек-рых из них (насекомые, высшие ракообразные и паукообразные) утрачивается, а ряд сливается друг с другом. Оставшиеся обособленными метамеры дифференцируются: часть конечностей превращается в половые крышечки, стенки лёгочных мешков и т. п.

● Догель В. А., Олигомеризация гомологических органов, как один из главных путей эволюции животных, Л., 1954; Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции, Л., 1977.

ОЛИГОСАПРО́БЫ (от *олиго...*, греч. saprós — гнилой и bíos — жизнь), организмы, обитающие в чистых или слабо загрязнённых органич. веществами водах, содержащих избыток растворённого кислорода. В них преобладают окислит. процессы, присутствуют соли азотной к-ты, угольной к-ты мало, сероводорода нет. Для О. характерно большое видовое разнообразие при медленной смене сообществ. О.— нек-рые зелёные и диатомовые водоросли и цветковые растения (напр., кувшинка белая); нек-рые коловратки, мшанки и губки, моллюск дрейссена, ветвистоусые ракообразные *Bythotrephes*, личинки стрекоз и подёнок; стерлядь, форели, гольян; тритоны. Среди О. мн. хищников, но мало сапротрофов, в т. ч. бактерий (сотни и десятки в 1 мм^3 воды), и организмов, питающихся бактериями.

ОЛИГОСАХАРИ́ДЫ, углеводы, молекулы к-рых содержат обычно от 2 до 10 моносахаридных остатков, связанных гликозидными связями; в соответствии со степенью полимеризации различают ди-, три-, тетрасахариды и т. д. Подобно дисахаридам высшие О. могут быть восстанавливающими (т. е. содержащими один свободный гликозидный центр) или невосстанавливающими (т. е. содержащими одну гликозид-гликозидную связь). Высшие О. могут быть линейными или разветвлёнными. О. широко распространены в природе в свободном виде, напр. сахароза и большая группа её гликозидов (раффиноза, стахиоза, мелецитоза и др.), встречающиеся в растениях, лактоза молока. Многие О.— фрагменты молекул природных гликозидов (гликолипидов, флавоноидов, сапонинов, алкалоидов, антибиотиков).

ОЛИГОТРО́ФНЫЕ ВОДОЁМЫ, водоёмы с невысоким уровнем первичной продукции. К олиготрофным относят воды, занимающие большие пространства в центр. субтропич. областях Мирового ок., первичная продуктивность к-рых из-за недостатка биогенных элементов низка. Среди континент. водоёмов к О. в. относят обычно озёра и горные реки с холодной, насыщенной кислородом, бедной биогенными элементами, прозрачной водой. Макс. первичная продукция О. в. составляет 0,1—0,3 гС/м² в сут. Масса фитопланктона в О. в. невелика, но его видовое разнообразие может быть большим. Гидробионты представлены оксифильными формами: из личинок хирономид обычен танитарзус, из рыб — сиговые и лососёвые. Пресные О. в. ценны как источник чистой воды.

ОЛИГОТРО́ФЫ (от *олиго...* и *...троф*), организмы (растения, микроорганизмы), развивающиеся в среде с низкой концентрацией питат. веществ. К олиготрофным растениям, обитающим на почвах, бедных элементами минер. питания, относят сфагновые мхи, нек-рые болотные травянистые растения, напр. пушицу, из кустарничков — клюкву, багульник, вереск, а также нек-рые др. растения, обитающие обычно на верховых болотах, тощих оподзоленных почвах, в сухих степях и полупустынях. Олиготрофные микроорганизмы обычно используют для питания простые органич. соединения — органич. к-ты, спирты. Многие из них имеют приспособления для увеличения поверхности клетки: винтовую скульптуру поверхности (*Seliberia*), винтовое строение клетки (*Spirillum*), простеки (у простекобактерий).

ОЛИГОФАГИ́Я (от *олиго...* и *...фагия*), питание животного (олигофага) немногими видами пищи. О. свойственна мн. членистоногим, встречается у червей, моллюсков, рыб, птиц (насекомоядные, зерноядные, плодоядные, хищники — рыбоядные, орнитофаги), млекопитающих (травоядные, плодоядные, нектарососы и др.). Олигофаги более распространены в тропич. лесах и относительно редки в умеренных и высоких широтах. О. противопоставляют *полифагии*. Ср. *Монофагия*.

ОЛИГОЦЕ́Н, олигоценовая эпоха (от *олиго...* и греч. kainós — новый), третья эпоха палеогена. Следует за эоценом, предшествует миоцену. Начало по абс. исчислению 37±2 млн. лет, конец — 25±2 млн. лет назад, длительность ок. 12 млн. лет. Происходила регрессия мор. бассейнов. Европа и Азия, до этого разделённые морем, становятся единой сушей. Идёт активное горообразование в Альпийской горной системе. О.— эпоха появления новых сем. среди парнокопытных (свиные, оленевые и др.), а также настоящих хищников (куньи). Значительно расширяются области обитания волчьих и кошачьих. Для среднего О. характерна *индрикотериевая фауна*. Вымирают более древние группы копытных (пантодонты, Pyrotheria), последние древние хищники (креодонты) и

нек-рые др. млекопитающие. В начале О. появляются первые человекообразные обезьяны. В связи с похолоданием сокращается область распространения вечнозелёных растений и их сообществ; на значит. территориях преобладают листопадные растения. См. *Геохронологическая шкала*.

ОЛИНГО (*Bassaricyon*), род енотовых. Дл. тела 35—47 см, хвоста 40—48 см. Туловище удлинённое. Конечности относительно короткие, передние короче задних. Когти загнутые. Окраска желтовато-бурая. 4—5 видов (иногда выделяют лишь 1 или 2 вида), в Центр. и Юж. Америке (исключая сев. часть). Обитают в джунглях, на равнинах и в горах (до выс. 2 тыс. м). Активны ночью. Живут преим. на деревьях, обычно небольшими группами. Детёныш 1. Питаются гл. обр. плодами.

ОЛУШЕВЫЕ (Sulidae), семейство пеликанообразных. Филогенетически наиб. близки к пеликанам. Дл. 66—100 см. Крылья длинные, острые, приспособленные к парящему полёту. Ныряют за добычей (рыба, кальмары), падая в воду с большой высоты (носовые отверстия у взрослых птиц закрыты, под кожей — большое число возд. мешков, видимо, смягчающих удар о воду); удлинённый клюв с зубчиками по краям для удержания добычи. 1 род, 7—9 видов, в прибрежных р-нах морей и океанов, преим. в субтропиках и тропиках, лишь 1 вид доходит на С. до Исландии. Мигрируют на большие расстояния. В СССР залетают 2 вида. Гнездятся большими колониями на прибрежных скалах, плоских вершинах островов или на деревьях. В кладке 1—3 яйца. 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 1 при ст. *Пеликанообразные*.

ОЛЬПИДИУМ (*Olpidium*), род грибов класса хитридиомицетов. Внутриклеточные паразиты беспозвоночных животных, водорослей, водных грибов и высших растений. Ок. 25 широко распространённых видов. Наиб. известен О. капустный (*О. brassicae*), вызывающий «чёрную ножку» рассады капусты — заболевание, при к-ром корневая шейка растения утончается, чернеет и рассада гибнет. Вегетативное тело гриба развивается в клетках первичной паренхимы коры или в эпидермисе, позднее превращается в зооспорангий. Одножгутиковые зооспоры выходят наружу через длинную выводную шейку. Зооспоры О. могут переносить фитопатогенные вирусы.

ОЛЬХА (*Alnus*), род однодомных листопадных деревьев и кустарников сем. берёзовых. Тычиночные и пестичные дихазии в однополых серёжках, к-рые при созревании семян одревесневают, образуя соплодия в виде шишечек. Плод — односемянный, орешковидный, двукрылый. Ок. 40 видов, преим. в Сев. полушарии (в Андах доходят до Аргентины и Чили); в СССР — 12—13 видов. Почти все цветут ранней весной, до развёртывания листьев, опыляются ветром. Образуют корневые отпрыски и пнёвую поросль. Растут преим. вдоль рек и ручьёв, на тучных, сильно увлажнённых, но хорошо аэрируемых почвах, нек-рые виды — на каменистых россыпях, на свежих песках. В СССР О. чёрная, или клейкая (*A. glutinosa*),— дерево выс. 20—30 (до 35) м — образует густые леса на топких местах. О. серая, или белая (*A. incana*), — дерево выс. до 20 м с гладкой серой корой — преим. в лесной зоне, а островками в лесотундре и лесостепи. О.— почвоулучшающая порода (на корнях развиваются азотфиксирующие бактерии); пригодна для закрепления берегов рек, оврагов и склонов. Древесина используется в стр ве, кора мн. видов — для дубления кож. Соплодия («шишки») О. применяют в медицине. Реликтовый вид Вост. Закавказья О. почтисердцелистная (*A. subcordata*) — в Красной книге СССР. См. рис. при ст. *Берёзовые*.

ОЛЯПКОВЫЕ (Cinclidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 14—20 см. Телосложение плотное. О. могут плавать, нырять и бегать по дну водоёма (только против течения) в поисках пищи (водных насекомых, рачков или моллюсков), поэтому ушные отверстия и ноздри у О. имеют кожистые крышечки, защищающие от попадания воды, а густой пух с пузырьками воздуха предохраняет тело от охлаждения даже в сильные морозы, когда О. кормятся на полыньях. Летают О. быстро, над самой водой. 1 род с 4—5 видами, в Евразии (к Ю. до Гималаев), в Сев.-Зап. Африке, на З. Сев. и Юж. Америки. В СССР — 2 вида: обыкновенная оляпка (*Cinclus cinclus*), на С.-З. Европ. части, на Урале, Кавказе, в горах Ср. Азии и Юж. Сибири, и бурая оляпка (*C. pallasii*), в горах Ср. Азии, Д. Востока, на Сахалине и Курильских о-вах. Обитают по берегам быстрых горных, реже родниковых равнинных речек и ручьёв, зимуя на полыньях. Гнёзда шаровидные из мха и травы с боковым входом прикрепляются на скалах у воды. В кладке 3—7 яиц. Насиживает самка. 1 вид в Красной книге МСОП.

ОМАРЫ (Homaridae), семейство десятиногих раков подотр. Reptantia. Крупные (длина иногда несколько более 60 см) мор. формы, внешне напоминающие речных раков. Характерно наличие острого рострума, мощных клешней на первой паре ходильных ног, следующие 2 пары с клешнями меньших размеров. У нек-рых видов клешни первой пары ног не одинаковые: одна более мощная, служит для раздавливания раковин моллюсков, панцирей морских ежей и т. п., а другая, более тонкая, для разрывания жертвы на части. Брюшко длинное, сплюснуто в спинно-брюшном направлении и оканчивается широким хвостовым веером. Днём О. прячутся в убежищах. Питаются беспозвоночными. Половозрелость к 5 годам. Живут до 50 лет. Из яйца выходит пелагическая мизидная личинка. 36 видов. Наиб. известны: европейский О. (*Homarus gammarus*) — дл. до 65 см, масса до 11 кг, плодовитость до 32 тыс. яиц, обитает в морях, омывающих Европу, и у С.-З. побережья Африки; американский О. (*H. americanus*) — дл. до 63 см, масса до 15 кг, плодовитость до 80 тыс. яиц, обитает вдоль берегов Сев. Америки от Лабрадора до Виргинии; норвежский О. (*Nephrops norvegicus*) — дл. до 32 см, масса до 7 кг, плодовитость до 6 тыс. яиц, обитает от Лофотенских о-вов и Исландии до Адриатич. м. и побережья Марокко. О. считаются деликатесом и служат объектом промысла и разведения.

ОМБРОФИТЫ (от греч. ómbros — дождь и ...*фит*), растения, имеющие поверхностно расположенную корневую систему и использующие воду атмосферных осадков из верх. слоёв почвы, напр. мн. суккуленты. Ср. *Фреатофиты*.

ОМЕЛА (*Viscum*), род полупаразитных растений сем. омеловых порядка санталовых. Небольшие кустарники или травы, растущие на ветвях деревьев. Листья б. ч. супротивные, цельные, иногда чешуевидные или отсутствуют. Цветки однополые (растения однодомные или двудомные), мелкие, б. ч. в соцветиях; опыление насекомыми или ветром. Плод ягодообразный; семена распространяются птицами. Ок. 100 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках Африки, несколько — в тропич. Азии, Сев. Австралии и в умеренном поясе Евразии. В СССР О. белая (*V. album*) с 3 подвидами (часто выделяют в самостоят. виды) — в Европ. части, на Кавказе, и О. окрашенная (*V. coloratum*) — на Д. Востоке. Паразитируют на лиственных (груше, тополе, клёне) и хвойных (пихте, сосне, лиственнице) деревьях. Иногда О. причиняет значит. вред деревьям. Молодые ветки и листья используют как лекарств. средство.

ОММАТИДИЙ (от греч. ómma — глаз), структурная единица фасеточного глаза членистоногих со светопреломляющим, светочувствительным и светоизолирующим аппаратами. Светопреломляющую (диоптрическую) часть образуют роговичная (часто двояковыпуклая) линза и

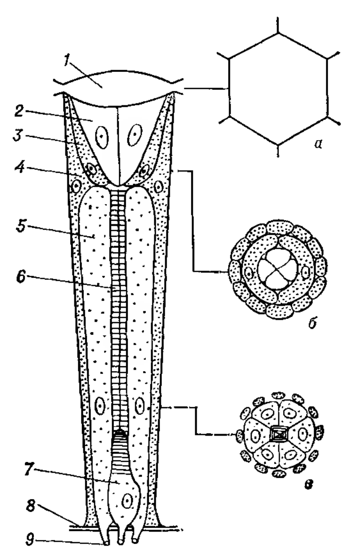


Схема омматидия аппозиционного глаза насекомых: *1* — роговичная линза; *2* — кристаллический конус; *3* — главные (исходно корнеагенные) пигментные клетки; *4* — добавочные пигментные клетки; *5* — зрительные клетки; *6* — рабдом; *7* — базальная зрительная клетка; *8* — базальная мембрана, подстилающая дно глаза; *9* - аксоны зрительных клеток; *а, б, в* — плоскости сечения омматидия.

кристаллич. конус — производные соответственно 2 корнеагенных и 4 кристаллич. клеток. Кристаллич. конус имеет вид удлинённого прозрачного тела и служит для проведения света к торцу рабдома. Фокальная плоскость О. лежит на уровне вершины кристаллич. конуса или (в оптико суперпозиционных глазах) его центр. части. Светочувствит. аппарат (ретинула) сложен обычно 8—9 зрительными клетками, в т. ч. 1—2 базальными, длинные аксоны к-рых передают сигналы (у пчелы — о поляризации) непосредственно во 2-й оптич. ганглий, а не в 1-й, как остальные зрительные клетки. Собственно фоторецепторные части зрительных клеток — рабдомеры — в совокупности образуют в центре О. рабдом. Светоизолирующий аппарат составляют первичные (главные), вторичные (добавочные) и, редко, ретинальные пигментные клетки, окутывающие О. по всей его

длине. Набор из разных по спектральной чувствительности зрительных клеток, специфика ориентации микровилл их рабдомеров делают О. цвето- и поляризационно-чувствительным. Число О. в фасеточных глазах — от неск. десятков до 30 тыс. (у стрекоз).

ОМУЛЬ (*Coregonus autumnalis*), проходная рыба рода сигов. Дл. до 64 см, масса до 3 кг. Рот конечный. Обитает в басс. Сев. Ледовитого ок., включая Байкал. На нерест идёт в реки к В. от Печоры до Сев. Канады (в Обь не заходит). В море питается крупными придонными ракообразными, молодью рыб и планктоном. Нерест осенью. Плодовитость 7,7—41,3 тыс. икринок. Байкальский О. (*C. a. migratorius*), эндемичный озёрно речной подвид О., образует 3 расы (по назв. нерестовых рек): ангарскую, селенгинскую и чивыркуйскую. Дл. 27—45 см, масса обычно 0,5—1,5 кг, редко более. Питается в осн. пелагич. рачками (эпишурой), донными беспозвоночными и молодью рыб (голомянок). Нерест осенью. Зимует в Байкале на глуб. св. 300 м. О.— объект промысла и разведения. См. рис. 7 в табл. 37А.

ОНДАТРА, мускусная крыса (*Ondatra zibethicus*), млекопитающее подсем. полёвок. Единств. вид рода. Дл. тела до 35 см, хвоста до 28 см, масса до 1,5 кг. Приспособлена к полуводному образу жизни; обитает и на замерзающих водоёмах. Хвост уплощённый с боков, чешуйчатый; на задних конечностях неполные плават. перепонки. Мех густой, тёмно-коричневый до чёрного, слабо намокающий. Паховые железы самцов в период гона выделяют мускусный секрет. Родина — Сев. Америка. О. неск. раз завозили в Европу, в СССР — с 1927; широко расселилась по Евразии, проникла даже в Субарктику, а по поймам рек — в Малую и Переднюю Азию, Монголию, Китай и Корею. Роет норы или строит «хатки». В год от одного (на С.) до 3—4 выводков по 7—8 детёнышей. Объект промысла и разведения. Может повреждать дамбы и плотины. Природный носитель возбудителей туляремии и паратифа.

ОНИХОФОРЫ (Onychophora), первичнотрахейные (Protracheata), тип беспозвоночных. Тело сегментированное (от 13 до 43 сегментов), гусеницеобразное, дл. до 15 см, покрыто тонкой хитиновой кутикулой (отличается составом хитина от кутикулы членистоногих). На каждом сегменте пара примитивных ножек с хитиновыми коготками. Голова неясно обособлена, несёт рот, пару длинных антенн (у основания к-рых пара глаз), хитиновые челюсти и 2 ротовых сосочка с отверстиями слизистых желёз. Полость тела смешанная (миксоцель). Головной мозг из 3 отделов, связан с 2 брюшными нервными стволами. Органы дыхания — слабо развитые пучки трахей. Кровеносная система незамкнутая. Пищеварит. система в виде трубки вдоль всего тела. Органы выделения — парные целомодукты, открываются у оснований ног. Раздельнополые. Почти все живородящие. 1 класс — Onychophora, или Protracheata; 70 видов. Обитают в лесной подстилке тропич. и умеренной зон Юж. полушария. Хищники (ловят добычу с помощью клейкой слизи, выделяемой ротовыми сосочками). Прежде О. рассматривали как переходные формы между кольчатыми червями и трахейнодышащими; ныне их считают независимой ветвью, отделившейся от кольчатых червей.

Онихофора *Euperipatus weldoni* **с брюшной стороны:** *1* — антенна; *2* — околоротовой сосочек; *3* — рот с челюстями; *4* — брюшные органы; *5* — отверстия целомодуктов; *6* — ножка; *7* — половое отверстие; *8* — анус.

ОНКОГЕНЫ (от греч. ónkos — нарост, опухоль и *ген*), гены, обусловливающие превращение нормальных клеток эукариот в злокачественные. Действие О. реализуется посредством кодируемых ими онкобелков. О. присутствуют в вирусах — ДНК-содержащих (адено-, паповавирусы и др.) и РНК-содержащих (ретровирусы), а также в геноме опухолевых клеток. Ретровирусные и опухолевые О. происходят из изменённых нормальных генов — протоонкогенов, обнаруженных у представителей всех классов позвоночных, мн. беспозвоночных и даже у дрожжей. Широкое распространение протоонкогенов в живых организмах и высокий консерватизм их структуры (один и тот же протоонкоген встречается у далёких в эволюц. отношении организмов) указывают на их важную биол. функцию в нормальных клетках. Предполагают, что белки — продукты протоонкогенов, обнаруженные на ранних стадиях эмбриогенеза, регулируют нормальный рост клеток, их деление и дифференцировку. В основе превращения протоонкогенов в О. лежат точковые мутации, хромосомные перестройки, амплификация и усиление экспрессии генов.

Известно ок. 30 О., кодирующих соотв. онкобелки; ретровирусные О., в отличие от опухолевых, не содержат *интронов*. В злокачественном перерождении клеток участвуют 2 или более О. Активность О. зависит от окружающих участков генома и в перерождённых клетках сильно возрастает, что приводит к увеличению количества онкобелка. Многие из онкобелков обладают протеинкиназной ферментативной активностью, специфичной к аминокислоте тирозину. Перенос фосфатной группы на тирозин считается одним из пусковых моментов каскада злокачественного перерождения клеток. Получены антитела к онко- и протоонкобелкам, в т. ч. моноклональные, что позволяет обнаруживать их иммунохимич. методами. В литературе О. принято обозначать 3 малыми лат. буквами, образованными от лат. назв. типа опухоли (напр., О. src — от sarcoma) или заболевания (О. erb — от erytroblastos), обусловленных соотв. О., от сочетания лат. назв. организма и типа опухоли (О. sis — от simia — обезьяна и sarcoma), от имени исследователя, открывшего вирус, содержащий данный О.

● Хантер Т., Белки онкогенов, «В мире науки», 1984, № 10, с. 40—50; Киселев Л. Л., Онкобелки — продукты онкогенов. Тирозиновые протеинкиназы, «Молекулярная биология», 1985, т. 19, № 2, с. 309—32.

ОНКОСФЕРА (от греч. ónkos — крючок и sphaíra — шар), микроскопич. личинка большинства ленточных червей. Тело шарообразное с 3 парами хитиноидных крючьев в задней части (отсюда второе назв.— шестикрючный зародыш), к к-рым прикрепляются мускульные пучки. Развивается в яйце, иногда внутри *корацидия*, обычно ещё в матке червя, затем яйца с О. выводятся наружу с испражнениями окончат. хозяина (позвоночные). Для дальнейшего развития О. должна попасть в тело промежуточного хозяина (ракообразного и др.), где превращается в процеркоид (отр. Pseudophyllidea) или в личинку типа финны (отр. Cyclophyllidea). См. рис. 11 при ст. *Личинка*.

ОНТОГЕНЕЗ (от греч. ón, род. падеж óntos — сущее и *...генез*), онтогения, индивидуальное развитие особи, вся совокупность её преобразований от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоят. жизни органа вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерть или новое деление особи). Термин «О.» введён Э. Геккелем (1866). В ходе О. происходят рост, дифференцировка и интеграция частей развивающегося организма. В понимании сущности О. в 18 в. противоборствовали концепции преформации, сводившей индивидуальное развитие к росту, и эпигенеза, согласно к-рому О.— процесс развития новообразований из бесструктурных зачатков. Со времени работ К. М. Бэра (1828) утвердилось понимание О. как процесса преформированного эпигенеза. Согласно совр. представлениям, в клетке, с к-рой начинается О., заложена определённая программа дальнейшего развития организма в виде кода наследств. информации. В ходе О. эта программа реализуется в процессах взаимодействия между ядром и цитоплазмой в каждой клетке зародыша, между разными его клетками и между клеточными комплексами. Наследств. аппарат, кодируя синтез специфич. белковых молекул, определяет лишь общее направление морфогенетич. процессов, конкретное осуществление к-рых в бо́льшей или меньшей степени (но в пределах наследственно закреплённой нормы реакции) зависит от воздействия внеш. условий. У разных групп организмов степень жёсткости наследств. программы О. и возможности её регуляции варьируют в широких пределах.

У животных важную роль в регуляции онтогенетич. процессов играют нервная и эндокринная системы. Наиб. сложен О. многоклеточных животных, размножающихся половым способом. В их О. выделяют следующие осн. периоды (этапы): предзародышевый (проэмбриональный), включающий развитие половых клеток (гаметогенез) и оплодотворение; зародышевый (эмбриональный) — до выхода организма из яйцевых и зародышевых оболочек (см. *Зародышевое развитие*); послезародышевый (постэмбриональный) — до достижения половой зрелости; взрослое состояние, включая последующее старение организма. Выделяют 3 типа О. животных: 1) личиночный — после раннего выхода из яйцевых оболочек организм нек рое время живёт в форме личинки, существенно отличающейся от взрослой формы; в конце личиночной стадии у ряда групп происходит *метаморфоз*; 2) яйцекладный — зародыш длительное время развивается внутри яйца, личиночная стадия отсутствует; 3) внутриутробный — оплодотворённые яйца задерживаются в яйцеводах матери, иногда при этом возникает связь тканей зародыша и материнского организма с помощью плаценты. Традиционно О. изучала эмбриология, из к-рой выделилась биология развития,

оставившая за собственно эмбриологией изучение лишь предзародышевого и зародышевого периодов.

У растений, размножающихся половым путём, О. начинается с развития оплодотворённой яйцеклетки. Характерная особенность О. растений — чередование бесполого (спорофит) и полового (гаметофит) поколений. Спорофит образуется из зиготы, гаметофит — из прорастающей споры. В жизненном цикле цветковых растений преобладает спорофит (само растение), тогда как муж. и жен. гаметофиты сильно редуцированы. При вегетативном размножении О. начинается с деления соматич. клеток материнского растения, в т. ч. из клеток специализир. органов — корневища, клубня, луковицы и т. д. Как правило, О. растений делят на следующие последовательные возрастные и структурно-физиол. этапы: эмбриональный, ювенильный, зрелости, размножения, старости. В ходе О. происходит структурная и функц. специализация клеток, тканей и органов растения, усложняются взаимодействия между частями, возникают необратимые возрастные изменения всего организма как целостной живой системы. Целостность растения в О. обеспечивают фитогормоны, а также обмен метаболитами между разными органами, напр. между органами фотосинтеза — листьями и органами поглощения воды и минер. элементов — корнями. В ходе О. растений осуществляется рост, связанный с увеличением размеров и новообразованием элементов структуры организма, и развитие, ведущее к качеств. изменениям структуры и функций растения и его частей. Т. к. большинство растений ведёт прикреплённый образ жизни и их О. в значит. степени зависит от среды обитания, у них выработались разнообразные приспособит. реакции (период покоя, фотопериодизм, термопериодизм и др.), благодаря к-рым период активной жизнедеятельности приурочен к наиб. благоприятному времени года.

● Мирзоян Э. Н., Индивидуальное развитие и эволюция, М., 1963; Гупало П. И., Скрипчинский В. В., Физиология индивидуального развития растений, М., 1971; Короткова Г. П., Происхождение и эволюция онтогенеза, Л., 1979.

ОНФА́УНА, водные донные и придонные животные, свободно передвигающиеся по поверхности грунта (напр., крабы) или временно всплывающие над ним (донные креветки, морские гребешки, камбалы, скаты и др.). Иногда в О. включают и эпифауну. Ср. *Инфауна.*

ОО... (от греч. ōón — яйцо), часть сложных слов, указывающая на отношение к яйцу (яйцеклетке) (напр., *оогамия, оогенез*).

ООГА́МИЯ (от *оо...* и *...гамия*), тип полового процесса (способ полового размножения), при к-ром в ходе оплодотворения гаметы, резко различные по размерам, форме и поведению, сливаются, образуя зиготу. Жен. гамета — крупная, неподвижная (без жгутиков) яйцеклетка (яйцо). Муж. гамета (сперматозоид) — значительно мельче, обычно подвижная (с одним или неск. жгутиками), реже безжгутиковая (у нек-рых низших растений и нек-рых высших раков) или представленная только генеративным ядром внутри пыльцевой трубки (у мн. голосеменных и всех покрытосеменных). О. свойственна всем многоклеточным животным, мн. низшим и всем высшим растениям. См. также *Гетерогамия.* Ср. *Изогамия.*

ООГЕНЕ́З (от оо... и *...генез*), совокупность последоват. процессов развития жен. половой клетки от первичной половой клетки до зрелого яйца. О. включает периоды размножения, роста и созревания. В период размножения путём митозов увеличивается число диплоидных половых клеток — оогоний; после прекращения митозов и репликации ДНК в премейотич. интерфазе они вступают в профазу мейоза, совпадающую с периодом роста клеток, называемых ооцитами первого порядка. В начале периода роста (фаза медленного роста, или превителлогенеза) ооцит увеличивается незначительно, в его ядре происходят конъюгация гомологичных хромосом и кроссинговер. В цитоплазме увеличивается кол-во органоидов. Эта фаза у ряда животных и человека может длиться годами. В фазе быстрого роста (вителлогенеза) объём ооцитов увеличивается в сотни, а иногда и тысячи раз, в осн. за счёт накопления рибосом и желтка. В период созревания происходят 2 деления мейоза; в результате 1-го деления образуется небольшое полярное тельце и крупный ооцит второго порядка. К концу периода созревания ооциты приобретают способность оплодотворяться, а дальнейшее деление их ядер блокируется (у разных животных на разных фазах мейоза — метафазе I или II, в редких случаях на стадии зародышевого пузырька или пронуклеуса). Мейоз завершается выделением второго полярного тельца и образованием гаплоидного яйца. Полярные тельца впоследствии дегенерируют. Различают О. диффузный — яйца образуются в любом участке тела (у губок, нек-рых кишечнополостных и плоских червей), и локализованный — яйца развиваются в яичниках (у остальных животных). Рост ооцитов может проходить по солитарному типу (без участия спец. вспомогат. клеток, рибосомная РНК и желточные белки синтезируются самим ооцитом) или по алиментарному (с участием *трофоцитов* или фолликулярных клеток). Последний объединяет нутриментарный О. (у мн. насекомых, нек-рых червей), когда трофоциты снабжают ооцит рибосомной РНК, и фолликулярный О. (у мн. беспозвоночных, всех позвоночных), при к-ром окружающие ооцит фолликулярные клетки регулируют проведение в него из крови белков (вителлогенинов), формирующих желток, секретируют материал вторичных яйцевых оболочек, а на поздних стадиях О.— гормоны, индуцирующие созревание ооцита.

● Равен Х., Оогенез, пер. с англ., М., 1964; Современные проблемы оогенеза, М., 1977; Айзенштадт Т. Б., Цитология оогенеза, М., 1984.

ООГО́НИИ (от оо... и gonḗ — рождение), жен. половые клетки, образующиеся из первичных половых клеток; способны к митотич. размножению, к рое у большинства животных протекает внутри яичника на начальных этапах онтогенеза. Число делений О. ограничено и видоспецифично. О. имеют относительно небольшой объём цитоплазмы, бедной органоидами. У ряда животных деление О. сопровождается неполной цитотомией и образованием скопления клеток, соединённых цитоплазматич. мостиками; одна из клеток такого скопления превращается в ооцит, а остальные — в трофоциты. См. *Оогенез.*

ООГО́НИЙ (от *оо...* и gonḗ — рождение), жен. орган полового размножения водорослей и нек-рых грибов, имеющих оогамный половой процесс. Обычно состоит из 1 клетки, в к-рой образуется 1 или неск. яйцеклеток. У нек-рых, напр. у харовых водорослей, О. многоклеточный.

ООМИЦЕ́ТЫ (Oomycetes), класс грибов. Водные и наземные формы. Мицелий неклеточный, хорошо развит. В отличие от большинства др. грибов, скелетным веществом клеточных оболочек служат целлюлоза и глюкан, а не хитин. Бесполое размножение — двужгутиковыми зооспорами, у более высокоразвитых видов — конидиями. Половой процесс — оогамия. Содержимое многоядерного недифференцированного антеридия через копулятивные отростки, прободающие оболочку, проникает в шаровидный оогоний с одной (более высокоорганизованные О.) или неск. (примитивные О.) яйцеклетками. Оплодотворённые яйцеклетки превращаются в ооспоры, прорастающие весной в зооспорангии или в короткие ростковые гифы с зародышевым зооспорангием или вегетативно — мицелием. 4 порядка: сапролегниевые (Saprolegniales), лептомитовые (Leptomitales), лагенидиевые (Lagenidiales), пероноспоровые (Peronosporales); 70 родов, ок. 550 видов. Наиб. примитивные О.— сапротрофы — обитают в пресных водоёмах, богатых органич. веществами. Многие О. поселяются на трупах животных, напр. насекомых, и на др. органич. субстратах. Нек-рые — патогены (на икре и ослабленной молоди рыб и земноводных), паразиты водорослей и водных грибов. Наземные О.— облигатные паразиты высших растений; развиваются внутри тканей, наружу из устьиц выходят только спорангиеносцы (конидиеносцы). Половые органы и ооспоры также развиваются эндофитно. Нек-рые О. (переноспора, плазмопара, фитофтора) вызывают заболевания культурных растений. О. произошли, по-видимому, от предков желтозелёных водорослей, близких к совр. вошерии, или от флагеллят, в оболочке к-рых не было хитина.

ООСПО́РЫ (от *оо...* и *споры*), покоящиеся споры оомицетов, образующиеся при оплодотворении яйцеклеток (или яйцеклетки) оогония содержимым антеридия. Имеют значит. запас питат. веществ и толстую защитную оболочку. После длительного периода покоя О. прорастают зародышевым спорангием или вегетативно — мицелием.

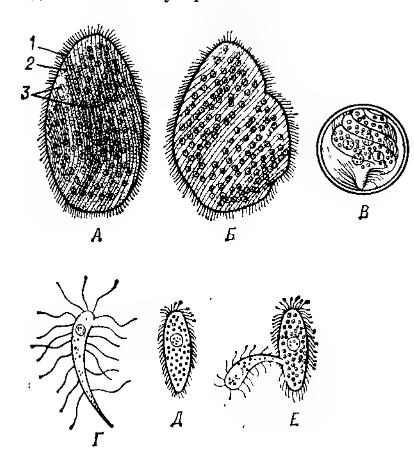
ООЦИ́СТА (от *оо...* и греч. kýstis — пузырь), стадия развития паразитич. простейших класса споровиков. Служит для заражения особей хозяина. Образуется путём инцистирования половой особи (зиготы) после копуляции. Покрыта плотной защитной оболочкой. О. претерпевает спорогонию и дифференцировку спор и спорозоитов. Обычно происходит 3 деления (из них 2 первые — мейоз), дающие 8 спорозоитов. Грегарины и гемоспоридии не имеют спор, и О. сразу распадается на спорозоиты. У остальных споровиков сначала образуются защищённые оболочкой споры (2 или 4 в каждой О.), формирующие затем спорозоиты. О. кокцидий и грегарин выходят наружу обычно с экскрементами хозяина.

ООЦИ́Т (от оо... и *...цит*), жен. половая клетка животных в периоды её роста и созревания. См. *Оогенез.*

ОПАДЕ́НИЕ ПЛОДО́В у растений, физиол. явление, способствующее размножению растений. О. п. до их созревания, а также цветков и завязей у древесных растений — результат несоответствия между числом плодов и кол-вом вы-

рабатываемых растением питат. веществ. При недостаточном питании плодов, а также под влиянием неблагоприятных условий (недостаток воды, перегрев, повреждение болезнями и насекомыми) на плодоножке образуется т. н. отделительный слой клеток, по к-рому плод отрывается от ветви. О. п. ускоряет фитогормон абсцизовая к-та. Чтобы предотвратить преждевременное О. п., необходимо регулировать число завязей, уменьшить непродуктивный расход ассимилятов (напр., на излишний рост вегетативных органов) и пр. С этой целью у ряда с.-х. культур (хлопчатник, томаты, табак) удаляют верхушки и боковые побеги (чеканка, пасынкование) или обрабатывают растения ингибиторами роста.

ОПАЛИ́НЫ (Opalinatea), класс простейших подтипа жгутиконосцев. Тело листовидное, не вполне симметричное, дл. до 1 мм. Покрыто тысячами коротких жгутиков. Ротового отверстия нет, питаются всей поверхностью тела. Ядер от двух до неск. десятков (иногда сотен). Св. 100 видов. Паразиты кишечника земноводных, отд. виды — пресмыкающихся и рыб. Жизненный цикл строго приурочен к циклу хозяина. В кишечнике взрослых земноводных размножаются делением, в период размножения хозяев делятся ускоренно, образуя мелкие особи с небольшим числом ядер, к-рые инцистируются. При икрометании хозяина цисты выносятся в воду и заглатываются вышедшими к этому времени головастиками.



Опалина *Opalina ranarum*: *А* — взрослая особь; *Б* — деление; *В* — циста; *Г* — микрогамета; *Д* — макрогамета; *Е* — копуляция; *1* — эктоплазма; *2* — эндоплазма; *3* — ядра.

В их кишечнике оболочки цист растворяются и вышедшие из них О. образуют макро- и микрогаметы, к-рые копулируют. Образовавшаяся зигота инцистируется, снова попадает в воду и проглатывается головастиками, после чего из цисты выходит маленькая О., вырастающая в многоядерную О. Распространены широко, ими заражены практически все земноводные.

ОПАХА́ЛО (vexillum pogonium), пластинчатая часть контурного пера птиц, лежащая по обе стороны его стержня и состоящая из множества отходящих от него под углом 45° уплощённых образований — бородок. Каждая из них несёт с обеих сторон по ряду мелких крючковатых пластинок, к-рые обеспечивают плотное сцепление соседних бородок, в результате чего образуется эластичная и плохо проницаемая для воздуха поверхность. У свиристелей, нек-рых аистов и др. птиц О. отд. перьев преобразованы в сплошную роговую пластинку. См. рис. при ст. *Перья*.

ОПАХООБРА́ЗНЫЕ (Lampridiformes), отряд костистых рыб. Известны с мела. Родственны бериксообразным. Тело у многих лентовидное, дл. от 30 см до 5,5 м и более (до 9 м), масса до 300 кг. 5—7 лучей жаберной перепонки. Закрытопузырные. Плавники обычно без колючек (у нек-рых 1—2 колючки в начале спинного плавника). Спинной плавник 1, обычно длинный. В брюшных плавниках 1—17 лучей, иногда плавников нет. Чешуя циклоидная или отсутствует. 6 сем., в т. ч. сельдяные короли, велиферовые (Veliferidae) и опаховые (Lampridae); 12 родов, ок. 25 видов. Все, кроме велиферовых, обитают в пелагиали открытого океана на глуб. до 700 м. В водах СССР (в Баренцевом и Японском морях) встречаются сельдяные короли и обыкновенный опах (*Lampris regius*). Рис. см. при ст. *Сельдяные короли*.

ОПЁНОК, название неск. видов грибов сем. трихоломовых (Tricholomataceae) и строфариевых (Strophariaceae) порядка агариковых. К первому относят О. настоящий и О. луговой, ко второму — О. летний и О. ложный. У О. настоящего, или осеннего (*Armillaria mellea*), шляпка диам. 3—10 см, у молодого гриба выпуклая, затем плоская, жёлтая, жёлто-коричневая, с бурыми мелкими чешуйками. Ножка дл. 1—5 см, толщ. 1 см, с белым плёнчатым кольцом под шляпкой. Мякоть белая. Распространён на всех континентах. Растёт с августа по сентябрь, обычно большими группами на живых деревьях, пнях, корнях, буреломе, в лесах разл. типа и садах. Паразитич. гриб с грибницей, проникающей через кору дерева и поражающей камбиальный слой. Гниющая древесина, содержащая мицелий О., светится в темноте. Съедобен. У О. лугового, или негниючника (*Marasmius oreades*), шляпка диам. 3—5 см, в молодом возрасте конусовидная, затем плоская, охристо-бурая. Пластинки свободные, ножка дл. 4—8 см, толщ. 0,2—0,4 см, с белым мучнистым налётом. Мякоть бледно-жёлтая. Распространён в Евразии, Сев. Америке; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, Алтае. Растёт с июня по сентябрь на суходольных лугах, по краям полей, обычно группами, часто образуя ведьмины кольца. Съедобен. У О. летнего (*Kuehneromyces mutabilis*) шляпка коричневая, гладкая, без чешуек. Ножка чешуйчатая, внизу тёмно-бурая. Съедобен. О. ложный (*Hypholoma fasciculare*) резко отличается от других О. жёлто-зелёной окраской пластинок и горьким вкусом мякоти. Растёт группами на пнях, древесине. Ядовит.

ОПЕРА́ТОР (позднелат. operator — работник, исполнитель, от operor — работаю, действую), участок ДНК, «узнаваемый» специфич. белками-репрессорами и регулирующий *транскрипцию* оперонов или отд. генов. О., как правило, или перекрываются с промоторами, или находятся между промотором и контролируемыми О. структурными генами. О., занятый репрессором, препятствует транскрипции следующего за О. участка генома. Делеции и нек-рые точковые мутации в О. приводят к конститутивному (постоянному, не зависящему от регуляторных механизмов) синтезу продуктов генов данного оперона. Обычно размеры О.— неск. десятков нуклеотидов. О. подробно изучены у прокариот, но генетич. данные говорят о наличии О. и в геноме эукариот.

ОПЕРЕ́НИЕ, перьевой покров птиц. Предохраняет тело от охлаждения, обеспечивает его обтекаемую форму и образует необходимые для полёта несущие поверхности — крылья и хвост; защищает кожные покровы от повреждений. О. состоит из контурных, нитчатых, пуховых перьев, пуха и щетинок. Редко перья расположены на коже равномерно, чаще оперённые участки (птерилии) чередуются с неоперёнными (аптериями). Пух расположен у нек-рых птиц (цапли, совы, козодои, стрижи, мн. воробьиные) только по аптериям, у других (тинаму) — только по птерилиям, у большинства же — по всему телу. Расположение перьев максимально приспособлено к особенностям движения крыла в полёте и к потребностям терморегуляции (экспонирование аптерий при перегреве, нахохливание при низких темп рах воздуха). О. периодически (обычно ежегодно) заменяется посредством линьки. Окраска О., обусловленная пигментами (меланины придают чёрную, бурую и серую окраски, липохромы — красную, жёлтую и зелёную) и особенностями микроструктуры пера (иррадирующие цвета), облегчает внутри- и межвидовое опознавание, имеет маскирующее значение. См. также *Перья*.

ОПЕРО́Н (от лат. operor — работаю, действую), транскриптон, скриптон, участок генетич. материала, транскрипция к-рого осуществляется на одну молекулу информационной РНК (иРНК) под контролем белка-репрессора. Концепция О. разработана в 1961 Ф. Жакобом и Ж. Моно для объяснения механизма «включения» или «выключения» тех или иных генов в зависимости от потребности клетки в метаболитах, синтез к-рых контролируют эти гены. В дальнейшем эта концепция получила подтверждение в большом числе экспериментов, показавших, что оперонная регуляция (т. е. регуляция на уровне транскрипции) представляет собой осн. механизм регуляции активности генов у прокариот и бактериофагов.

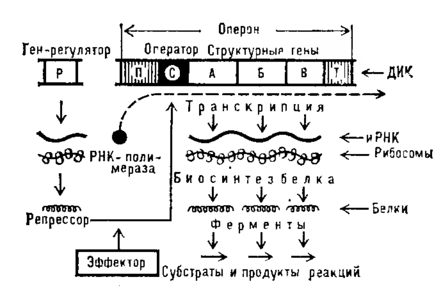


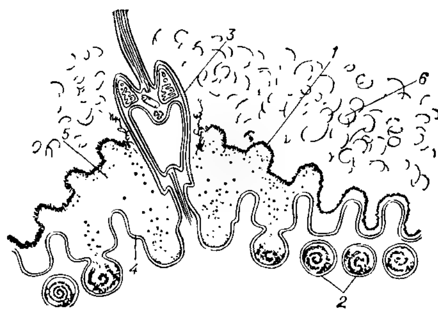
Схема регуляции биосинтеза белков-ферментов. Эффекторы могут снижать или увеличивать сродство репрессора к оператору, влияя тем самым на скорость синтеза и РНК и белка. П — промотор; Т — терминатор.

О. может состоять из одного, двух и более тесно сцепленных структурных генов, кодирующих белки (ферменты), осуществляющие последовательные этапы биосинтеза какого-либо метаболита. Кроме того, каждый О. содержит регуляторные элементы: промотор (участок начала транскрипции) и оператор (с к-рым происходит связывание репрессора), расположенные в начале О., и терминатор (сигнал к прекращению транскрипции) — в конце О. Промотор представляет собой

короткую последовательность неск. десятков нуклеотидов ДНК, с к-рой специфически связывается фермент РНК-полимераза, осуществляющая транскрипцию ДНК. В случае т. н. позитивной (положительной) регуляции для эффективной инициации (начала) транскрипции необходимо присоединение к промотору белка позитивного контроля (активатора). При негативной (отрицательной) регуляции в результате связывания оператора с репрессором РНК-полимераза не может двигаться вдоль О. и транскрипция структурных генов не происходит. Если оператор не занят репрессором, то РНК-полимераза транскрибирует все структурные гены О. Репрессор, контролирующий транскрипцию О., кодируется геном-регулятором, к-рый не обязательно сцеплен с О. (один репрессор может контролировать транскрипцию неск. О.). Кроме участка узнавания оператора молекула репрессора имеет участок узнавания эффектора, к-рый либо активирует его (в тех случаях, когда репрессор синтезируется в неактивной форме), либо инактивирует (если репрессор синтезируется в активной форме).

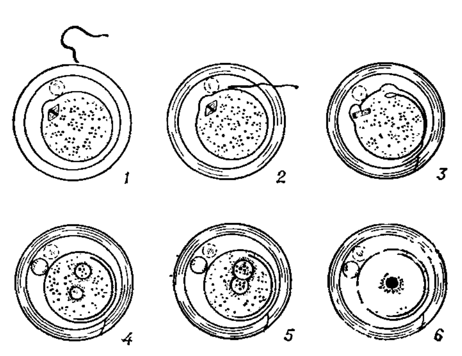
О́ПИЙ, высохший на воздухе млечный сок из надрезов на незрелых коробочках опийного мака. Содержит ок. 20 алкалоидов: морфин, кодеин, наркотин, папаверин и др. Действие на организм определяется гл. обр. морфином, содержание к-рого в О. составляет в среднем 10%. Сильный наркотик.

ОПЛОДОТВОРЕ́НИЕ, сингамия, слияние мужской половой клетки (сперматозоид, спермий) с женской (яйцо, яйцеклетка), приводящее к образованию зиготы, к-рая даёт начало новому организму. У животных О. предшествует *осеменение*. В процессе О. осуществляются *активация яйца*, объединение гап-



Слияние сперматозоида с яйцом у морского ежа: *1* — желточная оболочка; *2* — кортикальные гранулы; *3* — клеточная мембрана сперматозоида; *4* — плазмалемма яйца; *5* — перивителлиновое пространство; *6* — сосудистая оболочка.

лоидных наборов хромосом яйца и сперматозоида (амфимиксис), а также, у большинства животных, определение пола развивающегося организма. В результате объединения при О. отцовских и материнских аллелей возникают новые (в каждом случае уникальные) комбинации наследств. факторов. Т. о. поддерживается генетич. многообразие организмов, к-рое служит материалом для естеств. отбора и эволюции вида. У животных различают два типа О.— физиол. моно- и полиспермию. При моноспермии в яйцо проникает один сперматозоид, что обеспечивается особым механизмом блокирования полиспермии. Этот



Оплодотворение у крысы (схема): *1* — приближение сперматозоида к яйцу; *2* — слияние гамет; *3* и *4* — выделение второго полярного тельца и формирование пронуклеусов; *5* — пронуклеусы вступили в контакт; *6* — объединение хромосомных наборов на стадии метафазы первого деления дробления. Контур первого полярного тельца прерывистый, т. к. у крысы оно обычно дегенерирует до овуляции.

механизм действует на уровне поверхности яйца и яйцевых оболочек; он включает процесс секреции содержимого кортикальных телец и, возможно, какие-то изменения плазмалеммы яйца, а также разл. вспомогат. факторы (ограничение поверхности яйца, доступной для сперматозоидов и др.). Этот тип О. присущ всем животным с наруж. осеменением и большинству — с внутренним. У физиологически полиспермных животных в яйцо проникает до неск. десятков сперматозоидов (см. *Полиспермия*). Такой тип О. присущ неск. группам животных с внутр. осеменением и, по-видимому, возник в эволюции вторично.

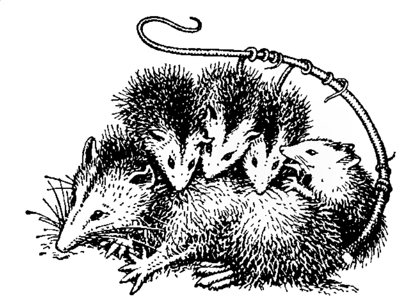
Сближение и слияние гамет и их последующие преобразования у животных с разными типами О. протекают в осн. сходно. Чтобы соединиться с яйцом, сперматозоид должен проникнуть через яйцевые оболочки. Для этого у нек-рых животных в оболочках яйца имеются отверстия — микропиле. У яиц большинства животных микропиле нет и проникновение сперматозоида в ооплазму происходит с помощью *акросомы*. Сперматозоид, вступив в контакт с яйцом, осуществляет акросомную реакцию: литич. ферменты, заключённые в акросоме, выделяются наружу, вырост акросомы или вся головка сперматозоида проникают через размягчённую ферментами область оболочки и плазмалеммы гамет сливаются. С этого момента сперматозоид и яйцо являются единой клеткой — зиготой.

У млекопитающих овулировавшее яйцо, кроме оболочки, окружено неск. слоями фолликулярных клеток яйценосного бугорка. Сперматозоиды преодолевают этот барьер с помощью содержащегося в акросоме фермента гиалуронидазы, разрушающего желатинообразную массу, к-рая связывает фолликулярные клетки между собой. Сперматозоиды млекопитающих становятся способными к осуществлению акросомной реакции лишь после физиол. изменений, наз. *капацитацией*. Слияние плазмалемм гамет приводит к активации яйца, первым проявлением к-рой служит *кортикальная реакция*, обычно сопровождающаяся выделением содержимого кортикальных телец и образованием перивителлинового пространства. Сперматозоид вовлекается в цитоплазму, как правило, целиком; иногда жгутик остаётся снаружи и отбрасывается. Вокруг центросомы сперматозоида появляется лучистость и возникает «семенная звезда», к-рая позднее, по видимому, разделяется на две и участвует в формировании веретена первого деления дробления. Перемещаясь в глубь ооплазмы вслед за «семенной звездой», ядро сперматозоида постепенно преобразуется в пузыревидный муж. пронуклеус, его хроматин разрыхляется, а ядерная мембрана распадается на отд. пузырьки, и мембрана пронуклеуса формируется заново. Эти преобразования происходят одновременно с завершением делений созревания яйца и формированием жен. пронуклеуса, к-рый также мигрирует от поверхности в глубь ооплазмы. Оба пронуклеуса сближаются в центре яйца (при равномерном распределении желтка) или в центре области ооплазмы, содержащей меньше желтка, и вступают в контакт. У нек-рых животных пронуклеусы сливаются (кариогамия), образуя единое ядро — синкарион, однако обычно они остаются в тесном контакте, не сливаясь, до момента разрушения их оболочек при переходе яйца к дроблению; в этом случае отцовские и материнские хромосомные наборы объединяются на веретене первого деления дробления. Объединение родительских геномов является завершением процесса О. Об О. у растений см. *Двойное оплодотворение*, *Опыление*, *Пыльцевое зерно*.

● Гинзбург А. С., Закономерности оплодотворения у животных, М., 1977; Mechanisms and control of animal fertilization, N. Y., 1983.

ОПО́РНО-ДВИ́ГАТЕЛЬНЫЙ АППАРА́Т, скелетно-мышечная система, комплекс костей, хрящей, суставов, связок и мышц, дающий опору телу позвоночных и обеспечивающий передвижение их в пространстве, а также движения отд. частей тела относительно друг друга. Скелет представляет пассивную часть О. д. а., образуя собственно опору тела и защищая внутр. органы от механич. воздействий. Активную часть О.-д. а. составляют мышцы, согласованной деятельностью к-рых под управлением ЦНС осуществляются многообразные двигательные акты (в т. ч. *локомоции*), а также поддержание положения тела в пространстве. Упругие свойства костей, хрящей, связок также создают компонент сил, действующих на скелетные рычаги. Термин «О.-д. а.» используется также в отношении беспозвоночных животных (иглокожие, членистоногие). См. также *Скелет*, *Мышечная система*.

ОПО́ССУМОВЫЕ (Didelphidae), семейство сумчатых. Наиб. древняя группа сумчатых. В Сев. Америке известны с нижнего мела, в Европе — с эоцена до миоцена. Дл. тела 7—50 см, хвоста 4—55 см. Хвост обычно хватательный. Передний палец на задних лапах большой, противопоставляется остальным. Сосков от 5 до 27. 11—12 родов, 77 видов, в Америке от Юго-Вост. Канады к Ю. до 52°



Северный опоссум с детёнышами.

ю. ш. и на М. Антильских о-вах. Населяют леса, степи, пустыни, в горах до выс. 4 тыс. м. Наземные и древесные животные, нек-рые полуводные (водяной опоссум). Всеядны. 1—3 раза в год рождают обычно 4—11 (иногда до 25) детёнышей. Нек-рые — объект промысла (ради меха и мяса). Обыкновенные О. (*Didelphis*) — лабораторные животные; северный О. (*D. virginiana*, или *D. marsupialis*), акклиматизирован на Тихоокеанском побережье США (Калифорния). См. также рис. 1 в табл. 49.

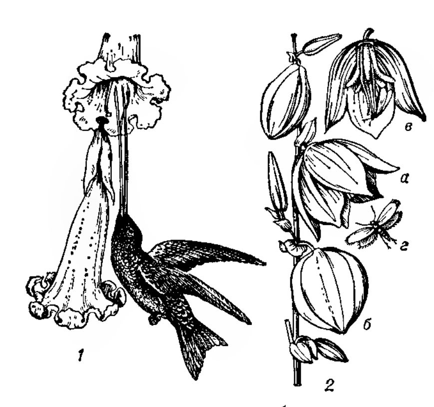
ОПРОБКОВЕ́НИЕ, изменение первичной оболочки растит. клетки в результате отложения на ней слоёв суберина и отделения их от содержимого клетки целлюлозной третичной оболочкой. О. характерно для клеток покровных тканей — экзодермы и пробки, защищающих внутр. ткани корня и стебля от потери влаги и колебаний темп-ры. О. способствует также залечиванию ран и зарастанию рубцов после опадения листьев.

ОПСОНИ́НЫ (от греч. opsṓnion — снабжение пищей), бактериотропины, факторы сыворотки крови, к-рые, взаимодействуя с поверхностью чужеродных частиц (микроорганизмы, пыльца растений, неорганич. и органич. пыль и т. п.), облегчают их захват фагоцитами. К термостабильным (устойчивым при нагревании до 56° С в течение 30 мин) О. относят антитела класса IgG, специфичные к поверхностным антигенам фагоцитируемых частиц. К термолабильным (разрушающимся при 56° С в течение 30 мин) О. относят факторы системы пропердина, к-рые неспецифически усиливают фагоцитоз, активируя комплемент по альтернативному пути — через третий компонент. Специфич. О. превращают фагоцитарную реакцию в иммунный фагоцитоз — один из важных механизмов иммунитета.

О́ПТИМУМ (от лат. optimum — наилучшее) (физиол.), макс. уровень деятельности нервной и мышечной тканей, к-рый может быть стабильно воспроизведён как в самом нерве, так и в виде синхронных сокращений иннервируемой им мышцы. О. обусловлен определённой частотой стимуляции нервного ствола, при к-рой каждое последующее раздражение поступает на мышцу в фазу повышенной её возбудимости, способствуя длительному слитному сокращению — тетанусу. Явление О. описано в 1886 Н. Е. Введенским. Ср. *Пессимум.*

ОПУ́НЦИЯ (*Opuntia*), род растений сем. кактусовых. Суккулентные кустарники, реже деревья выс. до 10 м. Стебли членистые, плоские, овальные или дисковидные, сочные, обычно густо покрытые колючками и глохидиями (легко обламывающиеся тонкие щетинки, присущие только О.). Листья б. ч. мелкие (дл. 2—5 мм), сочные, шиловидные, быстро засыхающие. Цветки крупные, чаще жёлтые, красные, одиночные, обоеполые, с раздражимыми тычинками. Плоды мн. видов, в т. ч. *О. ficus-indica*, известный под назв. индейской смоквы, съедобны. Семена с твёрдой кожурой, плоские. Более 200 видов, в пустынях и полупустынях Америки. Нек-рые О. натурализовались в странах Средиземноморья, Индии, Австралии, СССР (Крым, Кавказ). Ряд видов опыляется птицами. О. распростёртая (*O. humifusa*) и нек-рые др. виды морозоустойчивы. О.— издревле почитаемое растение индейцев (изображена на гос. гербе Мексики). О. беловолосистая (*O. leucotricha*), О. бесколючковая (*O. anacantha*) и др. разводятся в оранжереях и комнатах. Нек-рые виды О., т. н. кошенильные кактусы (*O. ficus indica var. splendida*, *O. hernandezii* и др.), прежде широко использовали для разведения кошенили. Легко размножаясь стеблями, О. могут быть опасными сорняками. В Австралии, где в течение 150 лет велась борьба с засоряющими пастбища О., эффективным оказался лишь биол. метод — аргентинская моль *Cactoblastis cactorum*, питающаяся мякотью О. См. рис. 5 при ст. *Кактусовые.*

ОПЫЛЕ́НИЕ у растений, перенос пыльцы с пыльников на рыльце пестика (у цветковых растений) или на семяпочку (у голосеменных). После О. из пылинки развивается пыльцевая трубка, к-рая растёт в сторону завязи и доставляет муж. половые клетки — спермии — к яйцеклетке, находящейся в семяпочке,



1 — опыление цветка с трубчатым венчиком колибри, питающейся нектаром; *2* — опыление цветков юкки молью, откладывающей яички в завязь и одновременно осуществляющей перенос пыльцы: *а* — раскрытый цветок; *б* — цветок, закрывшийся после опыления; *в* — цветок в разрезе (внутри моль); *г* — моль-опылительница.

где и происходит оплодотворение и развитие зародыша. У цветковых растений существует перекрёстное О., или аллогамия (пыльца с пыльников одного цветка переносится на рыльце пестика другого), и самоопыление, или автогамия (пыльца переносится на рыльце пестика этого же цветка). Перекрёстное О. имеет биол. преимущество перед самоопылением, т. к. приводит к новым комбинациям признаков у дочернего организма. С др. стороны, самоопыление способствует стабилизации признаков вида. Мн. видам растений свойственно только самоопыление, у других оно проявляется в случае, когда по к.-л. причинам (неблагоприятные климатич. условия и т. п.) не происходит перекрёстного О. В процессе эволюции у растений появились приспособления, способствующие перекрёстному О.: раздельнополость цветков и особенно растений (двудомные растения), неодновременное созревание в обоеполых цветках пыльников и пестиков (дихогамия), *гетеростилия* и т. п. Перекрёстное О. осуществляется с помощью животных (зоофилия), в т. ч. птиц (орнитофилия) и млекопитающих — летучих мышей, грызунов, нек-рых сумчатых (в Австралии), лемуров (на Мадагаскаре), но гл. обр. с помощью насекомых (энтомофилия), ветра (анемофилия), воды (гидрофилия). В процессе эволюции у животных (гл. обр. насекомых) и растений выработалось множество взаимных приспособлений, содействующих О. Во мн. случаях изменение их признаков шло совместно, т. е. путём *коэволюции.* Удлинение трубки венчика у дурмана, напр., шло в тесной связи с увеличением длины хоботка опыляющих его бражников (у животных питание нектаром или пыльцой наз. антофилией). У ряда орхидных цветки приобрели сходство с самками опыляющих их насекомых. Цветение у этих растений и у мн. других тесно связано с определёнными стадиями развития насекомых-опылителей. Одни растения (напр., инжир, купальница) узко специализированы к О. к.-л. одним видом насекомых, другие опыляются десятками и сотнями видов. Анемофилия характерна, как правило, для растений открытых мест и мн. деревьев. Цветки их, в отличие от опыляемых животными, мелкие, собраны в многоцветковые, легко раскачиваемые ветром соцветия, с большим кол-вом сухой пыльцы. Цветут такие растения часто до распускания листьев или же их соцветия высоко поднимаются над листьями (злаки, осоковые). С помощью воды опыляются немногие растения. Пыльца их, попадая в воду, переносится на рыльце пестика др. растения. Нек-рые растения могут опыляться разными способами (напр., подорожник — и насекомыми, и ветром).

● Гринфельд Э. К., Происхождение и развитие антофилии у насекомых, Л., 1978; Фегри К., Пэйл Л. ван дер, Основы экологии опыления, пер. с англ., М., 1982.

ОРА́ЛЬНЫЙ (от лат. os, род. падеж oris — рот), ротовой, относящийся ко рту; обращённый в сторону рта. Напр., О. часть глотки — ротовая её часть. Ср. *Аборальный.*

ОРАНГУТА́НЫ (*Pongo*), род человекообразных обезьян сем. понгид. 1 вид — обыкновенный О. (*P. pygmaeus*). Рост самцов до 1,5 м, масса до 200 кг, самки значительно меньше. Телосложение массивное. Задние конечности короткие, передние — очень длинные, доходят до лодыжек. Сильно развита мускулатура. На теле редкий волосяной покров красно-коричневого цвета, на плечах дл. волос до 40 см. На крупной голове густые волосы, есть борода и усы. Череп высокий, без надглазничных валиков, с развитыми сагиттальным и затылочным гребнями. Лицо широкое, с близко расположенными маленькими глазами и небольшим носом. Верхняя губа высокая, зубы крупные, клыки резко выступают. У самцов на щеках плотные наросты в форме валиков из соединит. ткани и жира. Уши маленькие, прижаты к голове. Имеются большие горловые мешки. Обитают в болотистых тропич. лесах о-вов Суматра и Калимантан. Образ жизни древесный, на землю почти не спускаются. Медлительны. Держатся чаще поодиночке. На ночь строят гнёзда. Питаются плодами (чаще всего дуриана), птенцами и яйцами птиц. Самки с детёнышами живут отдельно от самцов. Новорождённый О. весит 1,5—2 кг, питается молоком матери до 3—4 лет. Живут до 30 лет. Численность невелика, гл. обр. из за постоянно сокращающихся пригодных для О. местообитаний и браконьерской охоты. В Красной книге МСОП. См. рис. 3, 4 в табл. 58.

● The orang utan: its biology and conservation, ed. by L. E. M. de Boer, The Hague — [a. o.], 1982; Мак-Киннон Дж., По следам рыжей обезьяны, пер. с англ., М., 1985.

ОРГАНИ́ЗМ (франц. organisme, от ср.-лат. organizo — устраиваю, придаю стройный вид), в широком, самом об-

щем смысле живой О.— любая биол. или биокосная целостная система, состоящая из взаимозависимых и соподчинённых элементов, взаимоотношения к-рых и особенности строения детерминированы их функционированием как целого. В этом смысле в понятие О. входят не только особи (индивиды), но и колонии (см. *Колониальные организмы*), семьи (у обществ. животных), популяции, биогеоценозы и т. д. В узком смысле О.— *особь*, индивидуум, «живое существо».

ОРГАНОГЕНЕЗ (от греч. órganon — орган и *...генез*), образование зачатков органов и их дифференцировка в ходе онто- или филогенеза многоклеточных организмов. Почти у всех многоклеточных животных онтогенетич. О. предшествует разделение тела зародыша на экто-, энто- и мезодерму (см. *Гаструляция*). У позвоночных из материала эктодермы возникают зачатки ЦНС, органов чувств, покровов, из энтодермы — кишечная трубка, из к-рой позже вычленяются зачатки печени, поджелудочной железы, органов дыхания, из мезодермы — зачатки скелета, мускулатуры, кровеносной системы, половых органов и органов выделения. Как правило, зачатки органов возникают под индукционными воздействиями приходящего с ними в контакт материала ранее возникших зачатков (см. *Индукция*) и развиваются путём образования впячиваний или выпячиваний и их более или менее полного отшнуровывания, а также путём местных сгущений клеток. В определении местоположения зачатков органов, помимо индукционных воздействий, важное значение имеют и другие, более диффузные влияния окружения, часто обозначаемые как морфогенетич. градиенты. Напр., расчленение мезодермы на зачаток хорды, мышечные сегменты, боковые пластинки и кроветворные клетки происходит под влиянием спинно-брюшного градиента. После образования общей формы и структуры органов в них дифференцируются клетки разл. типов. На всех стадиях О. большое значение имеют взаимодействия клеток, входящих в состав зачатка органа. Изучение изменения органов в эволюции, их преобразований, разделения, прогрессивного развития и редукции, процессов рудиментации, а также развития формы в связи с их функцией привело к открытию осн. закономерностей филогенетич. О. (см. *Детерминация*, *Интеграция*, *Координация*, *Смена функций*). Онтогенетич. О. до известной степени воспроизводит филогенетич. О. (см. *Биогенетический закон*).

У растений термином «О.» обычно обозначают формирование и развитие осн. органов (корня, стебля, листьев, цветков) в процессе онтогенеза из меристемы.

См. также ст. *Морфогенез*.

ОРГАНОИДЫ (от греч. órganon — орган и éidos — вид), постоянные клеточные структуры, клеточные органы, обеспечивающие выполнение специфич. функций в процессе жизнедеятельности клетки — хранение и передачу генетич. информации, транспорт веществ, синтез и превращения веществ и энергии, деление, движение и др. К О. клеток эукариот относят хромосомы, клеточную мембрану, митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматич. сеть, рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты, лизосомы; в животных клетках присутствуют также центриоли, микрофибриллы, а в растительных — свойственные только им пластиды. Иногда к О. клеток эукариот относят и ядро в целом. Прокариоты лишены большинства О., у них имеются лишь клеточная мембрана и рибосомы, отличающиеся от цитоплазматич. рибосом клеток эукариот. В специализированных эукариотных клетках могут быть сложные структуры, в основе к-рых находятся универсальные О., напр. микротрубочки и центриоли — гл. компоненты жгутиков и ресничек; микрофибриллы лежат в основе тоно- и нейрофибрилл.

Спец. структуры одноклеточных, напр. жгутики и реснички (построены так же, как у клеток многоклеточных), выполняющие функцию органов движения, кинетопласт — комплексную митохондриальную структуру, пищеварит. и экскреторные вакуоли называют органеллами, в отличие от универсальных структур — О. Чаще в совр. лит-ре термины «О.» и «органеллы» употребляют как синонимы.

ОРГАНОТРОФНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ, используют органич. вещества в качестве окисляемых субстратов (доноров электронов) для получения восстановителя (фотоорганотрофы — многие пурпурные несерные бактерии), а также энергии (хемоорганотрофы — большинство бактерий, грибы, простейшие). Нек-рые О. м. (напр., *Paracoccus denitrificans*) получают энергию, окисляя органич. соединения (метанол, формиат), но ассимилируют CO_2 по автотрофному пути, т. е. являются хемоорганоавтотрофами. Ряд пурпурных бактерий используют как источник энергии свет, а как донор электронов — метанол, формиат, ассимилируя CO_2 по афтотрофному пути. Такой тип питания наз. фотоорганоавтотрофией. Однако большинство О. м. используют органич. субстраты и как источники энергии, и как источники углерода. Термин «О. м.» употребляют иногда как синоним гетеротрофных микроорганизмов. Ср. *Литотрофные микроорганизмы*.

ОРДЕНСКИЕ ЛЕНТЫ, ленточницы, общее название неск. близких родов бабочек сем. совок подсем. Catocalinae. Крылья в размахе 50—110 мм, передние «под цвет коры», задние яркие, с перевязями (отсюда назв.). Распространены в Евразии и Сев. Америке, гл. обр. в широколиств. и пойменных лесах. Гусеницы с бахромовидными выростами кутикулы; питаются листьями деревьев и кустарников, особенно ивовых, буксовых и розовых. В СССР распространены О. л.: голубая (*Catocala fraxini*), красная (*C. nupta*), малиновая, или пурпурная [*C. (Mormonia) sponsa*], и др. 5 видов рода *Catocala*, в т. ч. голубая и малиновая О. л.,— в Красной книге СССР. См. рис. 16 в табл. 27.

ОРДОВИКСКИЙ ПЕРИОД, ордовик (от лат. Ordovices — ордовики, древнее кельтское племя, населявшее терр. совр. Уэльса в Великобритании), второй период палеозоя. Следует за кембрийским, предшествует силурийскому периоду. Начало по абс. исчислению 490 ± 15 млн. лет, конец 435 ± 10 млн. лет назад, длительность 55 ± 10 млн. лет. В начале ордовика морем была занята наибольшая за весь фанерозой часть совр. континентов. В конце периода, в связи с Каледонским горообразованием, произошло отступание моря и осушение больших территорий. Появился ряд новых групп беспозвоночных: корнулиты (неясного систематич. положения), лопатоногие моллюски, мшанки. Господствовали плеченогие, трилобиты, иглокожие (в ордовике известно 17 классов, в т. ч. бластоидеи, цистоидеи, мор. лилии, мор. звёзды, мор. ежи, голотурии), головоногие моллюски, кораллы, граптолиты. Характерны водные хелицеровые — эврiптериды (достигали дл. 180 см), возможно, обитавшие в пресных и солоноватоводных бассейнах. В ордовике вымер подкласс эндоцератоидей из головоногих моллюсков, включавший наиб. крупных представителей животного мира ордовика (размер раковины до 9 м в длину). Позвоночные представлены панцирными (бесчелюстными) — остракодермами; хорошо известны конодонты, возможно, близкие к примитивным хордовым. Флора представлена водорослями. См. *Геохронологическая шкала*. См. табл. 2Б.

ОРЕОПИТЕК (*Oreopithecus bambolii*), вид вымерших высших приматов. Известен по скелетным остаткам, впервые обнаруженным в 1872 в Италии. В 1956 вблизи Баччинелло (Италия) был найден полный скелет О. Абс. возраст 14—15 млн. лет. Филогенетич. положение неясно. По одним признакам О. сходен с мартышкообразными, по другим — с человекообразными обезьянами и даже с гоминидами. Нек-рые учёные считают, что О. обладал прямохождением и был предком человека, другие рассматривают его как примата, уклонившегося в эволюции как от линии обезьян, так и от линии человека.

ОРЕХ (*Juglans*), род растений сем. ореховых. Листопадные однодомные ветроопыляемые деревья выс. от 5 до 50 м. Плод — нижняя костянка (часто неправильно наз. орехом) с мясистым околоплодником, окружающим деревянистую косточку (эндокарпий). Семя (т. н. ядро) 2—4-лопастное, с крупным зародышем; семядоли 4-лопастные, бугристобороздчатые, богатые маслом и белками; при прорастании остаются в почве. До 20 (по др. данным, до 40) видов, в умеренных, субтропич. и иногда в тропич. поясах, преим. в Юж. Европе, Вост. Азии и в Сев. и Юж. Америке; в СССР — 3 вида (и неск. видов интродуцировано), гл. обр. в горных смешанно-широколиств. лесах, иногда образуют чистые насаждения. Широко выращиваются как орехоплодовые культуры, а также как декоративные. Используется ценная древесина, из ореховой скорлупы получают дубильные вещества, краску. Наибольшее значение имеет грецкий орех. 2 вида встречаются на Д. Востоке: О. маньчжурский (*J. mandshurica*) и О. айлантолистный, или О. Зибольда (*J. ailanthifolia*, или *J. sieboldiana*), растущий на Сахалине, на границе ареала (в Красной книге СССР).

ОРЕХ (nux), ценокарпный сухой односемянный невскрывающийся плод с сильно одревесневшим околоплодником (лещина, граб и др.). Т. н. кокосовый орех — сухая костянка, а грецкий «орех» и «орех» миндаля — косточки сухих костянок. См. рис. 10 при ст. *Плод*.

ОРЕХОВЫЕ, порядок (Juglandales) и сем. (Juglandaceae) двудольных растений. По строению цветков, пыльцы, завязи и др. признакам О. близки к порядку восковниковых, хотя немало общего у них и с буковыми. Деревья или, редко, кустарники, листья обычно снабжены ароматич. желёзками, выделяющими смолистое вещество. Ветроопыляемые растения, мелкие безлепестные цветки б. ч. в общих однополых серёжковидных соцветиях. Плод—орех или костянковидный. В сем. 7—8 родов, св. 60 видов, б. ч. из них — в

умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария, немногие — в горах тропиков и в умеренном поясе Юж. Америки. В СССР — 2 рода: орех и лапина; в культуре — виды родов кария, платикария (*Platycarya*) и циклокария (*Cyclocarya*). Плоды О. съедобны, древесина идёт на изготовление мебели и др. изделий. В прошлом О. были широко распространены в Сев. полушарии; ископаемые представители их известны с верхнего мела. К порядку О. относят также сем. роиптелеевых (Rhoipteleaceae) с единств. монотипным родом *Rhoiptelea*, растущим во Вьетнаме и Юго-Зап. Китае.

ОРЕХОТВО́РКИ (Cynipoidea), надсем. перепончатокрылых подотр. стебельчатобрюхих. Дл. обычно 1—5 мм, у крупных О. рода *Ibalia* (паразитов личинок рогохвостов) до 25 мм. Ок. 1900 видов, преобладают в Сев. полушарии. Мн. виды паразитируют в личинках и пупариях двукрылых, нек-рые вторичные паразиты наездников-афидиид. Назв. О. получили от многочисл. вторичнорастительноядных форм (корневая О.— *Biorrhiza pallida* и др.), вызывающих у дубов, шиповника и др. розовых образование галлов, внутри к-рых развиваются их личинки. См. рис. 6, 6а, 6б в табл. 25.

ОРЕ́ШЕК (núcula), мелкий сухой односемянный вскрывающийся плод или плодик, образованный из одного плодолистика. Как плод О. распространён мало (рогоз, роголистник, кровохлёбка), как плодик — очень часто. О. нередко снабжены перистыми, крыловидными или цепкими придатками.

ОРИ́БИ (*Ourebia ourebi*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. 92—110 см, выс. в холке 50—67 см. Рога у самцов, дл. 8—18 см. Обитают в Вост. и Юж. Африке, на открытых местах или в зарослях кустарников. Держатся парами или семейными группами. Детёныш 1. Объект охоты.

ОРИЕНТА́ЦИЯ ЖИВО́ТНЫХ (франц. orientation, букв. — направление на восток), биоориентация, способность животных определять своё положение в пространстве, среди особей того же или др. видов. О. ж.— сложный процесс, включающий получение информации о внеш. мире по разным каналам связи (рецепторным системам), её обработку, сопоставление в ЦНС и формирование ответной реакции. Приём и обработка сигналов состоят из распознавания образа и определения положения источника сигнала по отношению к организму. Способы ориентации — результат морфофизиол. адаптаций к определённым экологич. условиям, в зависимости от к рых у конкретных групп животных преимущественное развитие имеют те или иные механизмы и системы получения информации о внеш. мире. Оптическая О. ж. определяется прежде всего возможностями фоторецепторов. Мн. насекомые ориентируются по поляризованному свету, нек-рые воспринимают ультрафиолетовые лучи. Птицы и млекопитающие способны ориентироваться не только по множеству «земных» ориентиров, но и по положению Солнца, Луны и звёзд (астронавигация). «Инстинкт дома» (*хоминг*) объясняется запоминанием характерных особенностей ландшафта и разл. механизмами *бионавигации*. Химич. О. ж. основана на хеморецепции. Мн. животные ориентируются по запахам при поисках пищи, брачного партнёра, миграциях и расселении. Самцы нек-рых бабочек (павлиноглазок, шелкопрядов) способны находить по запаху самку на расстоянии до 10 км. Акустич. О. ж. имеет преимущества в водной среде и биотопах с густой растительностью, где возможности зрения ограничены. Мн. хищники находят и ловят добычу по слуху. Совы по шороху определяют местоположение грызуна на расстоянии 15—20 м с точностью до 1° (пассивная локация). Летучие мыши и дельфины используют эхолокацию. Терморецепция — восприятие теплового излучения добычи используется охотящимися в норах на грызунов ямкоголовыми змеями (щитомордниками, удавами), имеющими особый терморецептор на морде в виде ямки, закрытый плёнкой (способны воспринимать колебания температуры воздуха в тысячные доли градуса). Мн. низшие беспозвоночные (напр., планарии), а также насекомые (мухи, жуки, термиты) и, по-видимому, птицы и нек-рые водные млекопитающие ориентируются по магнитному полю Земли, рыбы с помощью органов боковой линии ориентируются по направлениям тока воды, а с помощью электрич. органов по электрич. полю. О. ж.— всегда результат сопоставления информации, полученной по разным каналам связи, т. е. интегральная реакция, хотя осн. роль в ней в зависимости от ситуации может играть то одна, то другая рецепторная система. Подобный механизм О. ж. повышает её надёжность («помехоустойчивость»), гибкость и значительно увеличивает приспособительное значение. Ориентационное поведение особи корректируется сочленами по популяции, стаду, стае или колонии. Этим объясняется преимущество группового образа жизни при миграциях, во время размножения, в период роста молодняка.

● Протасов В. Р., Биоакустика рыб, М., 1965; его же, Зрение и ближняя ориентация рыб, М., 1968; Райт Р. Х., Наука о запахах, пер. с англ., М., 1966; Animal migration, navigation and homing. Symp. Tübingen, 1977, B.— [u. a.], 1978. См. также лит. при ст. *Биоакустика*, *Эхолокация*.

ОРИЕНТИРО́ВОЧНЫЕ РЕФЛЕ́КСЫ, врождённые реакции организма животных на любое воздействие, осуществляемые центр. нервной системой. С О. р. начинается любой сложнорефлекторный акт организма. О. р. состоит из сигнального первичного компонента — неспецифич. активации рецепторов в положение наилучшего восприятия раздражителя — и вторичного лабильного компонента, заключающегося в избират. настройке сенсорных систем для извлечения биологически полезной информации о сигнале. О. р. не имеет спец. рефлексогенных зон и может быть вызван разл. раздражителями. Прежде всего при О. р. включаются соматические реакции, к-рые внешне могут проявляться в повороте глаз, ушей, головы в сторону неожиданного сигнала, а иногда в прекращении всякой текущей деятельности (затаивание). Эти реакции сопровождаются вегетативными сдвигами (изменением частоты дыхат. движений и сердечных сокращений, сужением периферич. и расширением мозговых кровеносных сосудов и др.). В обоих случаях организм подготавливается для срочного выполнения новых рефлекторных реакций. У всех исследованных млекопитающих существуют определённые сроки формирования О. р. Напр., у животных, рождающихся зрячими, О. р. проявляется в первый день постнатальной жизни, у слепых детёнышей — позднее: новорождённые щенки реагируют на свет на 15—19-й день, окончат. реакция — на 20—28-й день. О. р. переходят в определённые формы исследоват. поведения. Если раздражитель интенсивен или болезнен, то О. р. сменяется *оборонительным рефлексом*.

О́РИКС, сернобык (*Oryx gazella*), животное сем. полорогих. Единств. вид рода с 3 подвидами (часто считают видами). Дл. 160—235 см, выс. в холке 90—140 см, масса 100—120 кг. У самцов и самок длинные (60—120 см) изогнутые рога с острыми концами. Распространён в Африке (ранее и в Передней Азии), в степях, песчаных и каменистых полупустынях и пустынях. Держится парами или группами (6—12 особей), иногда образует большие стада. В засушливое время может долго обходиться без воды. Совершает ежегодно дальние кормовые миграции. Самцы во время гона дерутся между собой. Беременность 240—300 сут. Детёнышей 1, редко 2. Объект одомашнивания. Собственно О. (*O. g. gazella*) — объект спорт. охоты. Белый, или аравийский, О. (*O. g. leucoryx*) и саблерогая антилопа (*O. g. dammah*, или *O. g. tao*) в Красной книге МСОП. Белый О., в прошлом распространённый в Передней Азии, в диком виде не встречается (последний убит в 1972); с 60-х гг. 20 в. разводится в неволе в нек-рых странах, акклиматизирован в США, в 1979 реакклиматизирован в Омане. См. рис. 10 при ст. *Полорогие*.

ОРЛА́НЫ (*Haliaeetus*), род ястребиных. Дл. 75—100 см. В отличие от орлов цевка у О. голая. Пальцы снизу с шипиками для удержания скользкой добычи (рыбы). 7 видов, распространены широко, кроме Юж. Америки. В СССР 3 вида: почти

Белоплечий орлан.

всюду у водоёмов — О.-белохвост (*H. albicilla*); в степях от Каспия до Забайкалья — О.-долгохвост (*H. leucoryphus*); на Тихоокеанском побережье — белоплечий О. (*H. pelagicus*); все в Красной книге СССР. О. живут по берегам морей, крупных рек и озёр. Гнёзда на деревьях, реже на скалах. В кладке 1—4 яйца. Питаются рыбой, мелкими млекопитающими, птицами, падалью. 2 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП.

ОРЛЫ́ (*Aquila*), род крупных птиц сем. ястребиных. Дл. тела 75—88 см, хвост довольно короткий. Крылья широкие, до 2,4 м в размахе. Ноги оперены до пальцев. 9 видов, в Евразии, Африке и Сев. Америке от лесотундры до пустынь. В СССР — 5 видов: беркут, могильник, степной О. (*A. nipalensis*), большой и малый подорлики. Гнездятся на земле, скалах или деревьях. В кладке 1—3 яйца. Питаются мелкими и средней величины позвоночными (высматривают, па-

ря в воздухе, или подкарауливают, сидя на возвышенном месте), иногда падалью. Численность сокращается. 1 подвид в Красной книге МСОП и 3 вида в Красной книге СССР. Рус. назв. О. применяется ко мн. др. хищным птицам сем. ястребиных (10—11 родов), из к-рых в СССР встречаются 2 вида: орёл-карлик (*Hieraaetus pennatus*), распространённый в лесной зоне, и ястребиный, или длиннохвостый, О. (*H. fasciatus*) — в горах Ср. Азии.

ОРЛЯ́К (*Pteridium*), род папоротников сем. циатейных (Cyatheaceae); нередко вместе с группой близких родов выделяется в сем. гиполеписовых (Hypolepidaceae). Травы с длинноползучим корневищем и жёсткими, триждыперистыми листьями. Сорусы линейные, почти краевые, защищённые отогнутым краем листа и внутр. (иногда рудиментарным) индузием. 1 вариабельный (иногда разбивают на неск. подвидов или видов), космополитно распространённый (кроме полярных областей и пустынь) вид — О. обыкновенный (*P. aquilinum*). В СССР встречается почти повсеместно, наиб. часто в светлых хвойных и листв. лесах, на опушках, на песчаной или карбонатной почве. Быстро размножается корневищами, заселяя пожарища, брошенные земли; засоряет пастбища. Молодые листья употребляют в пищу.

ОРНИТИ́Н, L-α,δ-диаминовалериановая к-та, аминокислота. В белках не встречается. В свободном виде содержится в растениях и тканях млекопитающих. Играет важную роль в биосинтезе мочевины (цикл мочевины, или *орнитиновый цикл*) и в образовании полиаминов.

ОРНИТИ́НОВЫЙ ЦИКЛ, цикл мочевины, цикл Кребса — Хензелейта, циклическая последовательность ферментативных реакций, приводящая к синтезу мочевины, протекающему у позвоночных в печени с использованием углерода в виде CO_2 и азота в виде аммиака и аминогруппы аспарагиновой к-ты. Начинается процесс с образования богатого энергией соединения карбамоилфосфата в реакции между CO_2 и аммиаком в присутствии ацетилглутаминовой к-ты (кофактор) и 2 молекул АТФ при участии фермента карбамоилсинтетазы. Карбамоилфосфат вступает в реакцию с орнитином (в присутствии фермента орнитинтранскарбамоилазы) с образованием цитруллина. Затем из цитруллина и аспарагиновой к-ты (при этом используется энергия третьей молекулы АТФ, распадающейся на АМФ и неорганич. пирофосфат) образуется аргининоянтарная к-та, к-рая расщепляется специфич. ферментом на фумаровую к-ту и аргинин. Фермент аргиназа расщепляет аргинин на мочевину и орнитин, способный вновь участвовать в реакции образования цитруллина. О. ц., обнаруженный у большинства наземных позвоночных, в т. ч. млекопитающих, земноводных и нек-рых рыб (уреотелические животные), служит важнейшим путём обезвреживания токсичного для организма аммиака и синтеза конечного экскреторного продукта азотистого обмена — мочевины. У млекопитающих ферменты О. ц. локализованы в митохондриях печени. У человека, потребляющего ежедневно 100 г белка, образуется в О. ц. и выводится ок. 30 г мочевины в сутки. У тех животных, у к-рых отсутствует аргиназа, О. ц. используется для синтеза аргинина. Ферменты О. ц. присутствуют в клетках растений и микроорганизмов, у к-рых они играют важную роль в связывании солей аммония с образованием органич. азотистых соединений.

Орнитиновый цикл. Реакции катализируются ферментами: карбамоилфосфатсинтетазой (*1*), орнитинтранскарбамоилазой (*2*), аргининосукцинатсинтетазой (*3*), аргининосукциназой, или аргининосукцинатлиазой, (*4*), аргиназой (*5*). Полный орнитиновый цикл характерен только для животных; у растений и микроорганизмов обнаружены отдельные ферменты цикла, но его функционирование не доказано. В рамках выделены атомы, входящие в состав образующейся молекулы мочевины. Фн — неорганический фосфат, ФФн — неорганический пирофосфат.

ОРНИТОЗУ́ХИ (*Ornithosuchus*), род вымерших пресмыкающихся подотр. псевдозухий. Известны из триаса Зап. Европы. Дл. ок. 1 м. Череп относительно высокий. На спине 2 ряда панцирных пластинок. Передвигались с помощью задних конечностей, передние значительно укорочены. Хищники. Иногда О. рассматривают как предков хищных динозавров (карнозавров). 2 вида.

ОРНИТОЛО́ГИЯ (от греч. órnis, род. падеж órnithos — птица и ...*логия*), раздел зоологии позвоночных, изучающий птиц. О. сыграла ведущую роль в становлении биол. концепции вида. Мн. данные О. лежат в основе теории и практики систематики, биогеографии, популяционной биологии. Данные О. применяются также в бионике (принципы локомоции, навигации и др.), в паразитологии и эпидемиологии (роль птиц в распространении паразитов и возбудителей болезней), в птицеводстве, охотоведении, при разработке мер для предотвращения столкновений птиц с самолётами и сохранения редких и исчезающих видов.

● Шульпин Л. М., Орнитология, Л., 1940; Ильичев В. Д., Карташев Н. Н., Шилов И. А., Общая орнитология, М., 1982; Орнитология, сб., вып. 1—20, М., 1958—85; Farber P. L., The emergence of ornithology as a scientific discipline: 1760—1850, Dordrecht, 1984.

ОРНИТОМИ́МЫ (*Ornithomimus*), род вымерших пресмыкающихся подотр. теропод. Известны из верхнего мела Сев. Америки. Дл. до 5 м. Беззубые животные с удлинённым черепом и роговым клювом. Шея и передние конечности удлинённые, кисть хватательного типа. 1-й палец стопы утрачен, стопа не только функционально, но и морфологически трёхпалая. По внеш. облику О. напоминали гигантских нелетающих птиц типа страуса или эпиорниса. См. рис. в табл. 6А.

ОРНИТОПО́ДЫ, птиценогие динозавры (Ornithopoda), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. птицетазовых динозавров. Известны от верхнего триаса до мела Евразии, Африки, Сев. и Юж. Америки. Размеры от 1 до 15 м. Предчелюстные кости, как правило, беззубые, удлинённые. Височные впадины хорошо развиты; зубы с листовидной коронкой, у утконосых динозавров — многоярусные (40—50 вертик. рядов). Передвигались на задних конечностях, к-рые были в 1,5—2 раза длиннее передних. Вели преим. полуводный или водный образ жизни. Растительноядные. До 8 сем., ок. 60 родов. Типичные представители — пситтакозавры, игуанодонты, зауролофы.

ОРНИТОФИЛИ́Я (от греч. órnis, род. падеж órnithos — птица и ...*филия*), опыление цветковых растений птицами, питающимися нектаром; вид зоофилии. О. присуща 112 из 300 семейств цветковых растений (бомбаксовые, миртовые, бобовые, банановые, лилейные и мн. др.). Цветки орнитофильных растений яркие (часто красные), содержат много нектара, но лишены запаха. Птицы опылители имеют маленькие размеры, длинные клюв и язык в виде тонкой трубочки. Известно ок. 2000 видов птиц — агентов О. из 50 семейств (колибри, цветочницы, нектарницы, медоеды, попугаи лори и др.). О. характерна для тропиков и внетропич.

областей Юж. полушария; нередко сочетается с энтомофилией. См. также *Опыление*.

ОРНИТОХОРИЯ (от греч. órnis, род. падеж órnithos — птица и ...*хория*), распространение диаспор птицами. Наиб. частая форма *зоохории*.

ОРОНГО, чиру (*Pantholops hodgsoni*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. до 130 см, выс. в холке до 100 см. Рога у самцов, дл. до 70 см. В 20 в. только в Тибете, ранее по всем высокогорным равнинам Центр. Азии. Зимой держится большими стадами.

ОРОТОВАЯ КИСЛОТА, витамин B_{13}, 2,4-диоксипиримидин-6-карбоновая к-та. Присутствует в тканях животных, растений и в микроорганизмах. Предшественник пиримидиновых оснований, необходимых для биосинтеза нуклеиновых к-т; стимулирует рост животных, растений и микроорганизмов. Синтезируется из аспарагиновой к-ты и карбамоилфосфата. Богаты ею дрожжи и печень. Калиевую соль О. к. применяют в медицине.

ОРТОГЕНЕЗ (от греч. orthós — прямой и ...*генез*), ортоэволюция, концепция в эволюц. учении, утверждающая, что развитие живой природы обусловлено внутр. факторами, направляющими ход эволюции по определённому пути. В основе представлений об О. лежат взгляды Т. Эймера (работы 1888—97). Суть О. заключается в признании того, что направленность эволюции определяется изначальной направленностью самой изменчивости и не является следствием естественного отбора. Все изменения живых форм — результат непосредственного воздействия внеш. среды и происходят по немногим, строго определённым природой организма направлениям и затем передаются по наследству. В 20 в. сторонники О. решающее значение в определении направленности эволюции всё чаще придают внутр. факторам организма — либо нематериальным, либо материальным, но заложенным изначально в генетич. коде или в общих физико-химич. особенностях. О. следует отличать от ортоселекции, при к-рой длительная направленность эволюции определяется направленностью естеств. отбора, связанной с изменением условий среды в одном направлении. Концепция О. в принципе противоречит дарвиновскому учению, пытаясь объяснить эволюц. процесс б. ч. автогенетич. причинами (см. *Автогенез*, *Номогенез*).

ОРТОГНАТИЗМ (от греч. orthós — прямой и gnáthos — челюсть), в антропологии отсутствие или незначительность выступания вперёд лицевого отдела черепа. О. связан с преобладанием у человека мозговой части черепа над лицевой. Ср. *Прогнатизм*.

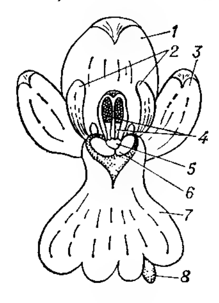
ОРТОМИКСОВИРУСЫ (Orthomyxoviridae), семейство РНК-содержащих вирусов. Диам. вирусных частиц 80—120 нм. Нуклеокапсид спиральный, заключён в липопротеидную оболочку. Содержат 7 фрагментов одноцепочечной линейной РНК (общая мол. м. 5 000 000). Вирионная РНК неинфекционна и комплементарна информационной РНК. Размножаются в клеточном ядре и цитоплазме птиц, млекопитающих; созревают путём почкования на плазматич. мембране клеток. Распространяются без переносчика. Поражают дыхат. органы. Типичный представитель — вирус гриппа.

ОРТОНЕКТИДЫ (Orthonectida), класс мезозоев. Дл. до 0,25 мм, тело заполнено массой половых клеток. Паразиты полости тела и половых желёз мор. беспозвоночных (турбеллярий, немертин, полихет, моллюсков, офиур). Чаще О. раздельнополы. Половые особи, покинув хозяина, размножаются в воде. Яйцо, оплодотворённое внутри самки, развивается в мерцат. личинку, к-рая выходит наружу и проникает в новую особь хозяина. Наруж. клетки личинки дегенерируют, а внутренние, сливаясь, образуют небольшой амёбообразный плазмодий, в к-ром затем появляются бесполые генеративные клетки — агаметы. Они делятся и в одних плазмодиях развиваются в самцов, в других — в самок. Известно ок. 20 видов.

ОРТОСТИХА (от греч. orthós — прямой, вертикальный и stíchos — ряд, линия), условная линия, обозначающая вертикальный (продольный) ряд листьев на стебле (или боковых корней на гл. корне) и проводимая через основания листьев, сидящих точно друг над другом. При спиральном листорасположении число О. соответствует числу листьев в листовом цикле (см. *Листорасположение*), при мутовчатом — О. на побеге обычно вдвое больше, чем листьев в мутовке, при накрест супротивном — их 4.

ОРУДИЙНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ животных, использование животными к.-л. предметов (камней, палок, прутиков и т. д.) в качестве инструмента для выполнения определённой задачи. О. д. описана у нек-рых птиц и млекопитающих. Галапагосский дятловый вьюрок достаёт при помощи шипа, к-рый он держит в клюве, насекомых из щелей в коре дерева. Сип разбивает толстую скорлупу яйца страуса камнем. Также поступает калан с крепкими раковинами моллюсков. Шимпанзе достаёт термитов из отверстия термитника при помощи тонкого прутика и дробит скорлупу ореха камнем. И дятловый вьюрок, и шимпанзе в состоянии выбрать среди неск. шипов или прутиков наиб. подходящий к случаю или укоротить единственный имеющийся до нужной длины. Однако ни одно животное не способно, подобно человеку, создать при помощи орудия др. орудие.

ОРХИДНЫЕ, ятрышниковые, порядок (Orchidales) и единств. сем. (Orchidaceae) однодольных многолетних травянистых растений. Наземные (с корневищами или подземными клубнями) или эпифиты. Листья цельные, у сапрофитных видов редуцированы до чешуй. Цветки О. неправильные, в колосо- и кистевидных соцветиях дл. иногда до 2—3 м, редко одиночные, высоко и разнообразно специализированы для опыления насекомыми. Околоцветник яркий, ароматный, причудливой формы, двойной, с нектарниками и выростами. Ниж. лепесток (т. н. губа) сложного строения, обычно выступает из цветка, образуя «посадочную площадку» для насекомых.



Схематическое изображение цветка ятрышника мужского (*Orchis mascula*), вид спереди: *1* — задний чашелистик; *2* — лепестки; *3* — боковой чашелистик; *4* — поллиний; *5* — мешочек; *6* — площадочка рыльца; *7* — губа; *8* — шпорец.

Единственная тычинка срастается со столбиком и рыльцем в колонку (гиностемий). Пыльцевые зёрна объединены в комочки — поллинии. Одна из лопастей трёхлопастного рыльца часто преобразована в «клювик», выделяющий клейкие вещества. Гинецей паракарпный или вторично синкарпный. Завязь нижняя. При добывании насекомым скрытого нектара поллиний приклеивается к его телу клейким прилипальцем. При посещении насекомым след. цветка поллиний благодаря сложному механизму попадает на рыльце. У многих О. возможно и самоопыление. От опыления до созревания семян и плодов у О. проходит до двух и более лет. Зародыш недифференцирован. Семена прорастают только при попадании в них грибов, образующих эндотрофную микоризу (гл. обр. виды *Rhizoctonia*). 600—700 родов, св. 20 тыс. видов (по др. данным, до 800 родов, 35 тыс. видов) — самое большое сем. однодольных растений. Распространены почти повсеместно, кроме полярных областей и пустынь, наиб. обильны и разнообразны в тропиках и субтропиках Америки и Юж. Азии. В умеренных и холодных областях растут гл. обр. наземные О. В СССР — ок. 150 видов, 50 родов, в т. ч. любка, башмачок, кокушник, офрис, ятрышник и др. В культуру были введены более 1000 лет назад, в Китае. В Европе экзотич. О. появились на рубеже 16—17 вв.; в нач. 20 в. был разработан способ их выращивания в оранжереях из семян, заражённых грибом. Немногие О. имеют практич. значение: плоды ванили используют в пищ. пром-сти, из высушенных корневищ ятрышников и нек-рых других видов получают салеп. Многие О. подлежат охране, 35 видов в Красной книге СССР. См. табл. 24.

● Селезнева В. А., Тропические и субтропические орхидеи, М., 1965; Hawkes A. D., Encyclopaedia of cultivated orchids, L., 1965; Richter W., Orchideen. Pflegen, Vermehren, Züchten, 2 Aufl., Basel — W., 1971; Dressler R. L., The Orchids natural history, classification, Camb. (Mass.), L., 1981.

ОСЁЛ (*Equus asinus*), млекопитающее рода лошадей. От тарпана отличается более крупной головой, длинными ушами, узкими копытами, тонким хвостом с кистью из длинных волос. Выс. в холке 1—1,2 м. Окраска песчано-серая с тёмной полосой вдоль хребта и пересекающей её полосой на лопатках. Обитают в Африке (Сомали, Эфиопия), в пустынях и степях. Держится небольшими табунами. Одомашнен 5—6 тыс. лет назад в Египте и Эфиопии. Находится под угрозой исчезновения, в Красной книге МСОП. См. рис. 2 при ст. *Непарнокопытные*.

ОСЕМЕНЕНИЕ, сближение гамет у животных организмов; предшествует оплодотворению. Успеху О. способствует одновременное созревание и выведение гамет у особей муж. и жен. пола. Осн. типы О.— наружное и внутреннее. Наружное О. свойственно большинству животных, обитающих или размножающихся в воде (кольчатые черви, двустворчатые моллюски, иглокожие, кишечнодышащие, оболочники, бесчерепные, круглоротые, большинство рыб, бесхвостые земноводные). У малоподвижных и прикреплённых животных О. происходит без сближения размножающихся особей, у подвижных животных наблюдается их скопление в небольшом пространстве или сближение единичных особей (напр., при

нересте рыб). Встрече гамет содействует выработка гамонов, усиливающих движение сперматозоидов и продлевающих период их подвижности. Внутреннее О. свойственно нек-рым водным и подавляющему большинству наземных животных (плоские и круглые черви, мн. членистоногие и моллюски, большинство позвоночных — акулообразные, химеровые и нек-рые костистые рыбы, высшие позвоночные). Сперма вводится самцом в половые пути самки, иногда в виде сперматофоров или спермоцейгм. У млекопитающих взвешенные в спермиальной жидкости сперматозоиды вводятся во влагалище или матку и далее перемещаются благодаря мышечным сокращениям стенок половых органов, пока не достигнут ампулы яйцевода. Сюда же попадают и овулировавшие яйца. На заключит. этапе сперматозоиды приближаются к яйцу с помощью собственных активных поступательных движений. Существует также промежуточный тип О.— наружновнутреннее О., при к-ром самец выводит сперму (в виде капелек семенной жидкости или сперматофоров) в наружную среду, на субстрат, после чего её захватывает самка. Такой тип О., присущий многим низшим членистоногим, обитающим в почве, а также хвостатым земноводным, может рассматриваться как эволюц. этап при переходе от наружного О. к внутреннему. Искусств. О. играет важную роль в разведении с.-х. животных и в рыбоводстве.

ОСЕТРО́ВЫЕ (Acipenseridae), семейство рыб отр. осетрообразных. Проходные, полупроходные и пресноводные рыбы. Вдоль тела пять рядов костных жучек. Передний луч грудных плавников в виде толстой колючки. Перед ртом 4 усика. 4 рода: белуги, осетры, лопатоносы и лжелопатоносы, в водах Сев. полушария; в СССР — 3 рода (кроме лопатоносов). Растут медленно. Живут, как правило, до 50—100 лет и более. Половой зрелости достигают на 8—10-м году и позднее. Нерест весной и летом, в реках, обычно на быстринах с галечниковым грунтом. Икра донная. Бентофаги и хищники. Все О.— ценные промысловые рыбы. Осн. часть мировой добычи — в водах СССР и Ирана. Численность повсеместно снижается. В СССР поддерживается путём искусств. разведения и охраны нерестилищ. 5 видов в Красной книге СССР.

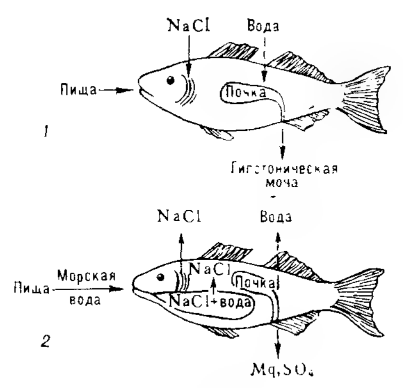
ОСЕТРООБРА́ЗНЫЕ (Acipenseriformes), отряд хрящевых ганоидных рыб. Известны с нижней юры, совр. представители — с верх. мела. Тело удлинённое, от 27 см (малый лжелопатонос) до 7—9 м при массе до 1,5—2 т (белуга). Рыло вытянутое. Внутр. скелет хрящевой, есть кожные кости на голове. Хорда сохраняется, тел у позвонков нет. Есть спиральный клапан. Нет лучей жаберной перепонки. На теле 5 рядов ромбич. костных пластинок (жучек) или кожа голая. Хвостовой плавник гетероцеркальный, основание верх. лопасти его покрыто ганоидными ромбич. чешуями. Рот выдвижной, нижний, без зубов. Есть брызгальце, на ниж. поверхности рыла — усики. 2 совр. сем.— осетровые и веслоносовые; 6 родов, 25 видов, в Сев. полушарии. См. табл. 37 Б.

ОСЕТРЫ́ (*Acipenser*), род проходных, полупроходных и пресноводных рыб семейства осетровых. Дл. до 3 м, масса до 200 кг. Жаберные перепонки прикреплены к межжаберному промежутку. Рот небольшой, в виде поперечной щели. 17 видов, в морях и реках басс. Атлантич., Сев. Ледовитого и Тихого океанов; в водах СССР — 9 видов: шип, стерлядь, севрюга, русский О. (*A. gueldenstaedti*) — в басс. Чёрного, Азовского и Каспийского морей; дл. св. 2 м, масса до 80 кг. Сибирский О. (*A. baeri*) живёт в реках Сибири, озёрах Байкал и Зайсан; дл. 1,5—3 м, масса 40—100 (до 200) кг. Амурский О. (*A. schrenki*) обитает в басс. Амура; дл. 90—290 см, масса от 3—5 до 160 кг. Атлантический О. (*A. sturio*) — в басс. Балтийского, Средиземного и Чёрного морей; дл. до 3 м, масса до 200 кг (редок). Сахалинский О. (*A. medirostris*) — в басс. сев. части Тихого ок. (малочислен). Нек-рые виды — русский О., севрюга — объект разведения. 3 североамериканских вида О. в Красной книге МСОП, атлантический и сахалинский О.— в Красной книге СССР. См. рис. 2, 3, 4 в табл. 37 Б.

ОСИ́НА, тополь дрожащий (*Populus tremula*), дерево (выс. до 35 м с гладкой серой корой) из рода тополь. Листья округлые, неравномерно выемчато-зубчатые. Их длинные тонкие черешки сгибаются при ветре (листья легко дрожат). У основания молодых листьев — нектарные желёзки. Серёжки дл. до 15 см. Цветёт задолго до распускания листьев. Растёт в умеренном поясе Евразии, в СССР — почти повсеместно, образует леса или как примесь в лесах и кустарниках, по берегам водоёмов, окраинам болот. Первым поселяется на вырубках и залежах, растёт быстро. Размножается семенами и корневыми отпрысками, а также сбрасываемыми молодыми веточками (осенний веткопад); в культуре размножают зелёными и корневыми черенками. Древесина используется на постройки, для произ-ва спичек, лыж, бочек и пр., а также химич. продуктов, в т. ч. лигнина. Разводят как декоративное.

ОСМА́НТУС (*Osmanthus*), род растений сем. маслиновых. Вечнозелёные кустарники или невысокие деревья с супротивными кожистыми цельными листьями. Цветки мелкие, белые, пахучие, в пучках или метёлках. Плод — костянка. 15 видов, в Зап., Вост. и Юго-Вост. Азии и Сев. Америке; в СССР 1 вид — О. привлекательный (*O. decorus*), в Закавказье, растёт в горах по опушкам и в подлеске листв. лесов; в Красной книге СССР. О. нередко разводят как декоративные, в СССР — в юж. р-нах. Цветки О. душистого (*O. fragrans*) в Китае употребляют для ароматизации чая.

ОСМОРЕГУЛЯ́ЦИЯ (от греч. ōsmós — толчок, давление и лат. regulo — направляю), совокупность физико-химич. процессов, обеспечивающих относит. постоянство концентрации осмотически активных веществ во внутр. среде организма животных. В ходе эволюции животного мира происходили существ. изменения условий существования для крупных групп животных (переход из мор. воды в пресную, выход из воды на сушу, вторичное возвращение в воду), поэтому способность к О. в разл. степени свойственна большинству животных (пресноводным и наземным организмам, мор. позвоночным, кроме миксин, и нек-рым мор. ракообразным). Существует два крайних типа реакций животных на осмотич. стресс. Пойкилосмотические животные осмотически лабильны, осмотич. концентрация жидкостей их тела зависит от осмотич. свойств среды. Гомойосмотические животные осмотически стабильны, при изменении внеш. среды осмотич. давление их внутр. жидкостей остаётся относительно постоянным. Гиперосмотич. животные (пресноводные животные, мор. хрящевые рыбы) поддерживают более высокую, а гипоосмотич. животные (мор. костистые рыбы, мор. пресмыкающиеся и нек-рые ракообразные) — более низкую концентрацию осмотически активных веществ в жидкостях внутр. среды, чем в окружающей среде. О. у гиперосмотич. пресноводных животных основана на потреблении солей с пищей и всасывании ионов Na^+ и Cl^- из пресной воды спец. клетками, локализованными в жабрах (моллюски, ракообразные, рыбы и др.), в коже (земноводные), ротовой полости и клоаке (пресмыкающиеся), анальной папилле (личинки комаров) и др. Избыток воды, поступающий через покровы по осмотич. градиенту, экскретируется сократит. вакуолями, нефридиями, почками. О. у гиперосмотич.



Осморегуляция у рыб: *1* — пресноводная рыба; *2* — морская костистая рыба; пунктиром обозначено движение воды по осмотическому градиенту. Пресноводные рыбы всасывают соли натрия жабрами; у морских костистых рыб клетки жаберного аппарата выделяют их. Почки морских рыб выделяют соли магния (сульфаты и др.), избыток которых поступает в организм рыб с пищей и морской водой.

мор. животных обусловлена накоплением в крови мочевины и окиси триметилоксида, в результате чего сохраняется характерный для позвоночных электролитный состав жидкостей внутр. среды, но они становятся гипертоничнее мор. среды и вода поступает в тело животных по осмотич. градиенту. Гипоосмотич. мор. животные для О. пьют мор. воду и опресняют её, экскретируя избыток солей хлоридными клетками жаберного аппарата и солевыми железами (пресмыкающиеся, птицы); двухвалентные ионы выделяются кишечником и почками. У млекопитающих осн. орган О.— почки, способные выделять гипотонич. мочу при избытке воды и осмотически концентрированную— при её дефиците. Проходные рыбы (напр., лососи) и нек-рые ракообразные, обладая гипер- и гипоосмотич. О., могут жить как в пресной, так и в мор. воде, т. е. обладают способностью к эвригалинному существованию. Адаптация большинства мор. беспозвоночных к воде разл. солёности обусловлена клеточной О. Приспособление систем О. к условиям аридной зоны включает ряд механизмов — увеличение концентрационной способности почек, позволяющее обходиться без питьевой воды (кенгуровая крыса), резкое возрастание выносливости к обезвоживанию (осёл), использование мочевой к-ты в качестве конечного продукта азотистого обмена (пресмыкающиеся, птицы), наличие носовых желёз, экскретирующих соль (нек-рые ящерицы) и др. механизмы. О. обеспечивается осморегулирующим реф-

лексом. В О. участвуют гипофиз, надпочечники, щитовидная и поджелудочная железа, а также разл. сенсорные органы и двигательные системы. Эволюция О. способствовала освоению весьма разнообразных условий обитания. См. также *Водно солевой обмен.*

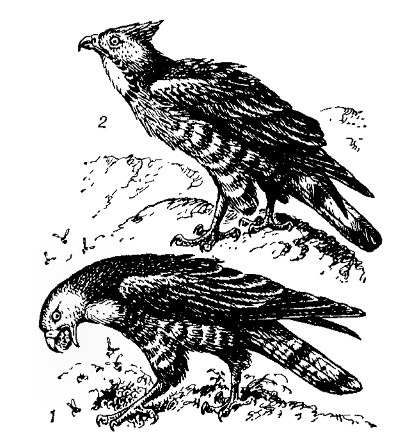
ОСМОРЕЦЕ́ПЦИЯ (от греч. ōsmós — толчок, давление и *рецепция*), способность концевых образований нек-рых чувствит. нервов — осморецепторов воспринимать изменения концентрации осмотически активных веществ в крови или внеклеточной жидкости. У млекопитающих осморецепторы обнаружены в супраоптич. ядрах гипоталамуса, в печени, лёгких, селезёнке, поджелудочной железе, почках и нек-рых мышцах; у литоральных моллюсков они расположены в краевых частях мантии.

ОСМОТИ́ЧЕСКОЕ ДАВЛЕ́НИЕ, избыточное внеш. давление, к-рое необходимо приложить к раствору, чтобы противодействовать поступлению в него растворителя через разделяющую их полупроницаемую мембрану. По величине О. д. различают: изотонические, или изоосмотические, растворы, имеющие одинаковое О. д. (независимо от состава); гипертонические — с более высоким О. д., и гипотонические растворы — с более низким О. д. По величине О. д. жидкостей внутр. среды организма (кровь, гемолимфа) в сравнении с О. д. окружающей среды водные организмы делят на гипер-, гипо- и изоосмотические. В клетках и биол. жидкостях О. д. зависит от концентрации растворённых в них веществ. У гомойосмотических животных ср. величина и диапазон О. д. различны: у дождевых червей 3,6—4,8 атм, пресноводных рыб 6,0—6,6, океанич. костистых рыб 7,8—8,5, акуловых 22,3—23,2, млекопитающих 6,6—8,0 атм. У гиперосмотич. животных (пресноводные организмы, нек-рые мор. хрящевые рыбы) внутр. О. д. крови больше, чем О. д. внешней среды. Ионы могут активно поглощаться организмом и задерживаются в нём, а вода поступает через биол. мембраны пассивно, в соответствии с осмотич. градиентом. У гипоосмотич. животных (костистые рыбы, нек-рые мор. пресмыкающиеся, птицы) О. д. крови меньше, чем во внешней среде. У пойкилосмотических животных О. д. внутр. среды равно О. д. внеш. среды. Относит. постоянство О. д. обеспечивается осморегулирующими органами. См. также *Осморегуляция.*

ОСМУ́НДА, чистоуст (*Osmunda*), род папоротниковидных сем. осмундовых (Osmundaceae). Стебли короткие, с чехлом из придаточных корней, чешуй и отмерших черешков. Листья дл. до 3 м, перистые; пластинка листа разделена на спороносную метельчатую и вегетативную фотосинтезирующую части, иногда листья целиком фертильные или стерильные. Споры зелёные, с хлоропластами. Гаметофиты многолетние, плоскосердцевидные. 12—13 видов (по др. данным, 27), широко, но прерывисто распространённых в умеренных поясах обоих полушарий и в горах тропиков; в СССР — 3 вида, на Кавказе и в Приморском кр. Ареал О. сокращается в связи с хоз. деятельностью человека. О. выращивают как декор. растения. О. Клейтона (О. *claytoniana*), к-рую иногда относят к роду чистоустовик (*Osmundastrum*), и О. королевская (О. *regalis*) — в Красной книге СССР.

О́СОБЬ, индивид, индивидуум (от лат. individuum — неделимое), неделимая единица жизни. Самый существенный признак О.— строгая взаимозависимость отд. частей: разделить О. на части без потери «индивидуальности» невозможно. Понятие «О.» в полной мере применимо лишь к высшим неколониальным организмам. Для колониальных, вегетативно размножающихся и симбиотич. организмов понятие «О.» относительно. С эволюц. точки зрения О.— морфофизиол. единица, происходящая от одной зиготы, или гаметы (в случае гаметофита, партеногенеза), от одной споры или почки (при вегетативном размножении), индивидуально подлежащая действию элементарных эволюц. факторов. См. также *Организм.*

ОСОЕ́ДЫ (*Pernis*), род ястребиных. Дл. ок. 60 см. Ноги короткие с длинными тонкими когтями для разрывания гнёзд ос и шмелей, личинками к-рых О. питаются. Голова защищена от жалящих насекомых мелкими чешуевидными пёрышками. 2 вида, в Евразии. Обыкновенный О. (*P. apivorus*) — в СССР от зап. границ на В. до Алтая; хохлатый О. (*P. ptilorhynchus*) — восточнее до Приморья. Обитают в смешанных и листв. лесах. Гнёзда на деревьях. Иногда поедают также лягушек, грызунов, птенцов и слётков мелких птиц.



Хохлатый осоед: *1* — самец; *2* — молодая самка.

ОСО́КА (*Carex*), род многолетних трав сем. осоковых. Гл. обр. однодомные растения, образующие дерновины или кочки. Цветки однополые, без околоцветника, в колосках, собранных в разл. соцветия, редко одиночных. Пестичный цветок, состоящий из гинецея, заключён в замкнутый прицветник — т. н. мешочек. Цветут обычно весной. Размножаются семенами, мн. виды — преим. корневищем. Ок. 1500 (по др. данным, до 2500) видов, распространены широко. В СССР — ок. 400 видов, повсеместно, но гл. обр. в лесной зоне (О. острая — *C. acuta*, О. дернистая — *C. cespitosa* и др.), тундре, лесотундре, в альпийском и субальпийском поясах гор. Многие О.— осн. компоненты болотных растит. сообществ. О. вздутая, или илак (*C. physodes*), характерна для пустынь. Мн. виды О.— пастбищные растения; длиннокорневищные виды — закрепители песков; лекарств. и декор. растения. 2 вида в Красной книге СССР.

Осока вздутая: *а* — соцветие с сильно вздутыми мешочками.

● Егорова Т. В., Осоки СССР. Виды подрода Vignea, М.— Л., 1966.

ОСО́КОВЫЕ, порядок (Cyperales) и единств. семейство (Cyperaceae) однодольных растений. Имеют, вероятно, общее происхождение с ситниковыми. Многолетние корневищные, реже однолетние травы, иногда (в тропиках) древовидные формы. Цветки мелкие, обоеполые или однополые (растения, как правило, однодомные), обычно анемофильные, в колосках, образующих общее соцветие, иногда одиночных. Плод ореховидный. Ок. 120 родов, св. 5600 видов, распространены широко; многие О.— в умеренном и холодном поясах Сев. полушария. В СССР — ок. 20 родов, в т. ч. осока, камыш, пушица, сыть, болотница и др. Ок. 550 видов, б. ч. по берегам водоёмов, болотам, сырым местам; часто — осн. компоненты растит. покрова. Кормовые, пастбищные, пищевые (чуфа и нек-рые др.), лекарств. (осока) и декор. растения. Стебли и листья — плетёночный и строит. материал. Торфообразователи.

ОСО́Т (*Sonchus*), род растений сем. сложноцветных. Одно-, дву- или многолетние травы, иногда древеснеющие у основания. Цветки язычковые, жёлтые, в корзинках, собранных в общее соцветие. Семена с хохолком. Ок. 70 видов, гл. обр. в Евразии и в Африке; в СССР — 6 видов, из них 3 сорные. Самый злостный сорняк — многолетний О. полевой, или жёлтый (*S. arvensis*). Растение образует в поверхностных слоях почвы густую сеть хрупких корней; при обработке почвы небольшие кусочки корней с придаточными почками обламываются и дают начало новым побегам. Одно растение даёт до 6500 разносимых ветром семянок, прорастающих без периода покоя. О. огородный (*S. oleraceus*) и О. шероховатый (*S. asper*) растут преим. по огородам, садам и мусорным местам. У обоих видов корзинки к вечеру и в ненастную погоду закрываются. Иногда О. наз. также нек-рые виды рода бодяк.

ОСТЕО... (от греч. ostéon — кость), часть сложных слов, указывающая на их отношение к костям, костной ткани (напр., *остеобласты*).

ОСТЕОБЛА́СТЫ (от *остео...* и *...бласт*), клетки, синтезирующие материал волокон и основного вещества костной ткани и регулирующие поток ионов кальция в очагах костеобразования. Расположены на поверхности растущей костной ткани. Имеют развитую гранулярную эндоплазматич. сеть и комплекс Гольджи, богаты щелочной фосфатазой. Будучи замурованы межклеточным веществом, О. превращаются в зрелые костные клетки — остеоциты. В сформированной кости О. встречаются только в участках разрушения и восстановления костной ткани, при регенерации или функционально обусловленной перестройке *кости.*

ОСТЕОКЛА́СТЫ (от *остео...* и греч. kláō — ломаю, разбиваю), костедробители, обычно многоядерные крупные клетки, разрушающие (резорбирующие) костную ткань и обызвествлённый

хрящ с помощью выделяющихся из них гидролитич. ферментов, сконцентрированных в многочисленных лизосомах и вакуолях. Образуются из малодифференцированных (стволовых) клеток соединит. ткани. Во взаимодействии с остеобластами обеспечивают развитие кости на месте хряща, а также функционально обусловленную перестройку кости и её регенерацию. См. *Кость*.

ОСТЕОЛО́ГИЯ (от *остео*... и ...*логия*), раздел морфологии позвоночных животных, изучающий костный скелет в целом, отд. кости, а также костную ткань. Данные О. используются в палеонтологии и антропологии при определении возраста и изучении роста по слоистым структурам скелета. Важное значение О. приобрела в медицине в связи с развитием методов хирургич. лечения заболеваний и повреждений костей и суставов.

ОСТЕО́Н (от греч. ostéon — кость), гаверсова система, структурная единица компактного вещества кости. Представлен системой вставленных один в другой 5—20 полых цилиндров, образованных пластинами костной ткани и ограничивающих центральный, или гаверсов, канал. Коллагеновые волокна каждой пластины ориентированы в одном направлении, но в смежных пластинах они расположены под углом друг к другу. Это обусловливает высокие механич. свойства кости. В лакунах по границе между пластинами лежат тела остеоцитов, их отростки, проходящие в канальцах, пронизывают вещество пластин. В канале О., выстланном соединительнотканной оболочкой — эндостом, проходят 1—2 кровеносных сосуда и нервы. Благодаря наличию радиальных питательных каналов, центр. каналы разных О. анастомозируют друг с другом, что обеспечивает анастомозирование кровеносных сосудов и связь их с сосудами надкостницы и костного мозга.

ОСТЕОСТРА́КИ, костнопанцирные (Osteostraci), или цефаласпиды (Cephalaspides), подкласс вымерших панцирных непарноноздрёвых бесчелюстных. Известны из верхнего силура — верхнего девона Зап. Европы и Сев. Америки, в СССР — Эстонии (о. Сааремаа, многочисл. находки), Тиманского кряжа, Подольской возв., Тувы, Хакасии. Дл. до 30—40 см. Туловище уплощённое (с брюшной стороны), покрыто чешуёй, голова — костным щитом с оттянутыми задними углами и сетью каналов органов боковой линии. Ноздря непарная, как и у совр. миног, соединена с гипофизарным мешком и открывается наверху чуть впереди глаз. Парные глаза (между к рыми теменной) приближены к середине тела и обращены вверх. До 15 пар жаберных отверстий. У большинства О. грудные парные придатки. Хвостовой плавник гетероцеркальный. Придонные животные, обитали в пресных водах рек и озёр и солоноватоводных лагунах, в прибрежной зоне морей. Питались органич. веществом и мелкими организмами. 4 отряда, ок. 10 семейств и 30 родов. Типичные представители О.— цефаласписы (*Cephalaspis*).

ОСТЕОЦИ́ТЫ (от *остео*... и ... *цит*), преобладающие количественно малоактивные зрелые клетки костной ткани, образующиеся из *остеобластов* в процессе её развития. Не делятся. Тела О. расположены в полостях осн. вещества кости, а их отростки — в канальцах, отходящих от полостей.

ОСТРИ́ЦЫ (*Enterobius*), род паразитич. нематод отр. *Oxyurida*. Дл. самок до 12 мм, самцов — до 5 мм. Паразиты кишечника человека и приматов. Кутикула на головном конце образует вздутие — везикулу. Рот окружён 3 губами. Яйца дл. ок. 0,05 мм. Обитают в конечной части тонких и на всём протяжении толстых кишок. Зрелые самки выползают через анальное отверстие и, отложив вблизи него яйца, погибают. Человек заражается при проглатывании инвазионных яиц. 20 видов, распространены всесветно. В СССР 1 вид — О. детская (*E. vermicularis*) — широко распространённый кишечный паразит; вызывает заболевание энтеробиоз, длительное из-за многократного самозаражения больного.

ОСТРО́ВСКИЯ (*Ostrowskia*), род растений сем. колокольчиковых. В роде 1 редкий реликтовый вид — О. величественная (*O. magnifica*), эндемик Ср. Азии и Сев. Афганистана (редко встречается); растёт в среднем поясе гор. Благодаря красоте цветков введена в культуру. В Красной книге СССР.

ОСТРОЛО́ДОЧНИК (*Oxytropis*), род растений сем. бобовых. Многолетние травы, полукустарнички и колючие, обычно подушковидные кустарнички. Листья непарноперистые. Цветки в пазушных кистях; опыление б. ч. шмелями или бабочками. Лодочка (два сросшихся лепестка) на верхушке с остриём или заострением (отсюда назв.). Св. 400 видов, в холодном, умеренном и отчасти субтропич. поясах Сев. полушария, гл. обр. в горах Зап., Ср. и Центр. Азии; в СССР — ок. 340 видов. Растут б. ч. по горным лугам и степям, каменистым склонам, в арктич. и альп. тундрах. В высокогорных р-нах и тундре О. служат кормом для скота. Нек рые виды разводят как декоративные. 4 вида в Красной книге СССР. См. рис. 8 в табл. 20.

ОСТЬ, 1) у растений (arista), тонкий, заострённый, иногда колючий или перистый отросток на верхушке или спинке ниж. цветковой чешуи или (реже) колосовой чешуи у мн. злаков. Способствуют распространению зерновок ветром или животными. 2) У млекопитающих О., или остевые волосы, относительно тонкие, цилиндрические у основания и расширенные (ланцетовидные) у вершины; образуют ср. ярус мехового покрова. Защищают расположенный в ниж. ярусе пух от механич. повреждений и сваливания. Пигментация О. обусловливает осн. тон окраски меха.

ОСФРА́ДИЙ (новолат. osphradium, от греч. osphráinomai — нюхаю, обоняю), рецепторный орган моллюсков (одиночный или парный), расположенный в мантийной полости у основания жабр (ктенидиев), на пути тока воды к ним. Представляет собой валик, несущий многочисл. (100—150) складки в виде двулопастных листочков. Содержит скопления ганглиозных клеток, отростки к-рых иннервируют боковые стенки листочков. О. выполняет функцию хемо-, осмо- и механорецепции. Хорошо развит у нек-рых переднежаберных брюхоногих и наутилусов.

ОСЦИЛЛАТО́РИЯ (*Oscillatoria*), род гормогониевых водорослей. Трихомы без гетероцист, прямые или изогнутые, способны к колебательным, вращательным и поступательным движениям. Размножение гормогониями. Св. 100 видов, в пресных и солёных водоёмах, морях, горячих источниках, в сырой почве. Иногда в холодное время года вызывает «цветение» воды.

О́СЫ, группа надсем. жалящих перепончатокрылых. К О. относятся надсемейства: блестянки, роющие О., складчатокрылые О., Scolioidea (сколии, тифии и др.), Mutilloidea (немки и др.), Bethyloidea (бетилиды, дрииниды и др.), Pompiloidea (дорожные О. и др.), Sapygoidea. Осн. массу составляют одиночные О., лишь семейство О. настоящих из надсем. складчатокрылых О. и ряд видов роющих О. ведут обществ. образ жизни. Взрослые О. питаются гл. обр. нектаром цветков, нек-рые обществ. О. частично кормят им и своих личинок, иногда, напр. у сем. цветочных О. (Masaridae), нектар и пыльца — единств. пища личинок. У большинства О. личинки развиваются в ячейках гнёзд, питаясь, запасённой самкой животной пищей (насекомые, пауки). В каждой из крупных групп гнездостроящих О. есть гнездовые паразиты, к-рые используют гнёзда и запасы пищи других О. См. рис. 8—18 в табл. 25.

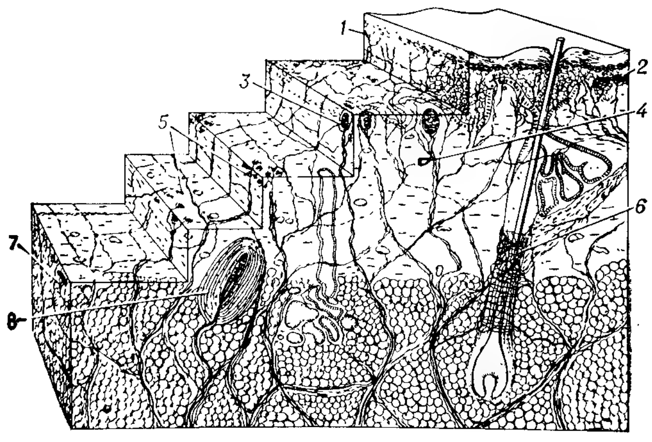
О́СЫ НАСТОЯ́ЩИЕ, общественные осы (Vespidae), семейство складчатокрылых ос. Отличаются обществ. образом жизни в гнёздах. Дл. до 40 мм. Соты строят из «бумаги», получаемой из растит. волокон путём их обработки челюстями и специфич. ферментами. Личинок кормят «фаршем» из насекомых, обычно гусениц. Гнездо может иметь вид полусферы, подвешенной с помощью стебелька и заключающей лишь один этаж открытых вниз ячеек (у рода *Polistes*), или гнездо многоэтажное, сферическое, с небольшим входным отверстием внизу (напр., у шершней). В умеренном поясе гнездо обычно с одной яйцекладущей самкой-основательницей (маткой), существует один сезон. Многочисл. (ок. 1000) тропич. виды строят разнообразные по форме, существующие ряд лет гнёзда, в к-рых нередко бывает неск. маток и до 3 тыс. взрослых рабочих особей. См. рис. 9, 10 в табл. 25.

ОСЬМИНО́ГИ (Octopoda), отряд головоногих моллюсков. Возникли, предположительно, в раннем мезозое, примитивные О. известны с юры. Дл. туловища от 1 до 60 см, с руками — до 3—5 м, масса до 50 кг и более. Тело овальное, мешковидное, голова слабо обособлена от туловища. 8 рук часто соединены растягивающейся перепонкой. 11 сем., ок. 40 родов, ок. 200 видов, из к рых св. 150 относятся к сем. Octopodidae. Обитают в морях и океанах. В СССР — 9—10 родов, ок. 25 видов, в северных (кроме Белого) и дальневост. морях. Яйца (до неск. тысяч) откладывают на дно или подвешивают к потолку норы, иногда самка носит их на руках. У аргонавтов яйца вынашиваются в раковине. Самки охраняют и очищают яйца, в это время они сильно худеют и часто погибают (вскоре после нереста). Инкубация от неск. суток до года. 2 вида живородящи. Донные, придонно-планктонные и планктонные животные. Питаются зоопланктоном (планктонные О.), крабами, креветками, моллюсками, рыбой, иногда червями и иглокожими (донные О.). Нек-рые живут в постоянных норах, остатки пищи складывают близ норы в «мусорную кучу». У многих О. хорошо развиты память, чувство дома и сложные формы поведения, они легко обучаются. Укус нек рых О. опасен, а укус *Hapalochlaena maculosa* может быть смертельным. Объект промысла. Численность О. местами резко сокращается из-за перелова. См. рис. 30 в табл. 31.

● Wells M. J., Octopus: physiology and behaviour of an advanced invertebrate, L., 1978.

ОСЯЗА́НИЕ, способность животного организма воспринимать разл. воздействия внеш. среды посредством органов осязания и преобразовывать поступающие сигналы в соотв. вид чувствительности. У мн. беспозвоночных О. наряду с хеморецепцией — осн. вид восприятия раздражений внеш. среды. Осязат. ощущения обычно многогранны, т. к. возникают в результате сложного восприятия разл. качеств раздражителя, действующего на кожу, подкожные ткани, поверхностные слизистые оболочки. О. формируется преим. в кожной сенсорной системе (у человека, напр., рецепторная поверхность, через к-рую поступает информация, составляет 1,4—2,1 м²). В О. выделяют ощущения прикосновения и давления (*тактильная чувствительность*), тепла и холода (см. *Терморецепция*), боли (*ноцицептивная чувствительность*) и др. смешанные ощущения, формирующиеся в результате раздражения соотв. рецепторов и последующего преобразования поступающей информации ЦНС, включая кору больших полушарий головного мозга. Осязат. восприятие предметов внеш. среды позволяет оценивать их форму, размеры, свойства поверхности, консистенцию, темп-ру, сухость и влажность, положение и перемещение в пространстве.

ОСЯЗА́НИЯ О́РГАНЫ, рецепторы, находящиеся в наруж. покрове, мышцах, сухожилиях, суставах, фасциях, нек-рых слизистых оболочках (губ, языка, половых органов); воспринимают действие механич. (прикосновение, давление), температурных и болевых раздражителей. Среди беспозвоночных спец. осязат. клетки дифференцируются у кишечнополостных (часто выполняют и обонят. функцию). Более сложные О. о. развиваются у кольчатых червей — щупальца, чувствит. усики параподий, у моллюсков — эстеты, у иглокожих — амбулакральные ножки, щупальца, у членистоногих — сенсиллы, антенны, антеннулы, щупики и др. В коже позвоночных О. о. распределены неравномерно. Наиб. распространённый вид О. о. — свободные нервные окончания, расположенные преим. в коже, покрытой волосами (90% кожной поверхности). Они многочисленны вокруг корневых влагалищ волос, особенно вокруг вибрисс. В коже без волосяного покрова выявлены как свободные нервные окончания, воспринимающие разл. стимулы, так и высокоспециализированные механорецепторы. Напр., тельца Мейснера локализованы преим. в коже пальцев ладонной и подошвенной поверхности конечностей; колбы Краузе — на открытых участках слизистой оболочки губ, половых органах, сосках, что и обеспечивает этим областям повышенную чувствительность; в дерме и подкожной клетчатке, у основания сухожилий — тельца Пачини, диски Меркеля, колбы Краузе. В процессах осязания участвуют проприоцепторы мышц (мышечные веретёна), сухожилий (органы Гольджи), суставов и фасций. Многообразие О. о., особенности их пространственного и временного возбуждения — факторы многогранности осязат. ощущений. См. также *Механорецепторы*.



Схематическое изображение иннервации кожи: *1* — свободные нервные окончания; *2* — диски Меркеля; *3* — тельца Мейснера; *4* — сплетение нервных волокон с разветвлениями вокруг кровеносных сосудов; *5* — колбы Краузе; *6* — нервное сплетение волосяной сумки; *7* — тельца Руффини; *8* — тельца Пачини.

ОТВОДЯ́ЩИЙ НЕРВ (nervus abducens), VI пара *черепномозговых нервов*; двигательный нерв.

ОТДЕ́Л (divisio), одна из осн. таксономич. категорий, занимающая в царстве растений самое высокое положение. О. объединяют близкие классы и различаются между собой наиб. фундаментальными особенностями организации и строения, т. е. соответствуют гл. ветвям филогенетич. древа царства растений. Для лат. названий О. Междунар. кодексом ботанич. номенклатуры рекомендовано окончание — phyta — для всех растений (напр., О. харовые водоросли — Charophyta, О. цветковые растения — Magnoliophyta). Количество О. в царстве растений в разл. системах колеблется от 14 до 20. Большинство О. выделяют среди водорослей, а все цветковые растения входят в один О. Крупные О. иногда делят подотделы (subdivisio), для к-рых рекомендовано стандартизир. окончание — phytina — для всех растений (соответственно — mycotina — для грибов). В зоол. номенклатуре категории О. соответствует тип.

ОТОЛИ́ТЫ (от греч. ús, род. падеж ōtós — ухо и líthos — камень), с т а т о л и т ы, твёрдые образования, расположенные в органах равновесия у ряда беспозвоночных и всех позвоночных. Происхождение, размер и строение О. варьируют у разных животных. Обычно они состоят из минеральных солей (чаще карбонат кальция) и органич. веществ, секретируемых клетками, а иногда заносятся извне (напр., у раков О. служат песчинки). О. могут быть представлены мелкими зёрнышками (отоконии, или статоконии) или крупными образованиями. У беспозвоночных О. расположены в статоцистах, у позвоночных — в вестибулярном аппарате. Смещение О. при изменениях положения тела или под влиянием ускорений вызывает механич. раздражение волосковых рецепторных клеток и появление электрич. сигналов, направляющихся в мозг.

ОТРЯ́Д (ordo), таксономич. категория животных, промежуточная по рангу между семейством и классом. Иногда в связи с увеличением дробности системы выделяют также под-, инфра- и надотряды. Новые данные о совр. и вымерших животных, а также различия во взглядах учёных на систему порой приводят к пересмотру объёма О., к их разделению (или укрупнению); так, ныне общепризнано разделение бывшего О. грызунов на два О.: грызунов и зайцеобразных. В систематике растений отряду соответствует порядок.

ОФИОПЛУ́ТЕУС (от греч. óphis — змея и лат. pluteus — щит), свободноплавающая личинка офиур. Развивается из *диплеурулы*. Имеет 4 пары длинных выростов — «рук», окаймлённых мерцат. шнуром, с помощью к-рого О. плавает. Взрослая офиура формируется из передней части О., задняя часть тела и «руки» отмирают. См. рис. 34 при ст. *Личинка*.

ОФИУ́РЫ, з м е е х в о с т к и (Ophiuroidea), класс иглокожих. Ископаемые О. известны с ордовика. Тело дисковидное, диам. до 10 см, с отходящими от него 5 (реже до 10) гибкими лучами. У нек-рых О. лучи многократно ветвятся (горгоноцефалы). Размеры тела с лучами от неск. мм до 0,5 м. У многих О. развита способность к регенерации обломанных лучей. Мелководные тропич. О. часто ярко окрашены. 2 отряда: кожистые О. (Euryalae), включающие кроме пятилучевых все виды с ветвистыми лучами, и настоящие О. (Ophiurae). Ок. 2 тыс. видов, повсеместно, на дне океанов и морей, от литорали до глуб. 8 км; в морях СССР — ок. 120 видов. Большинство раздельнополы, реже гермафродиты. Обычно размножаются, вымётывая в воду половые продукты; развитие с личинкой офиоплутеусом. У нек-рых развитие прямое, молодь вынашивается в спец. выводковых сумках — бурсах. Всеядные, детритофаги. Фитопланктон и мелких планктонных животных улавливают расправленными против течения «руками». Иногда образуют массовые скопления, служат пищей рыбам-бентофагам. Нек-рые живут на др. донных организмах (водорослях, губках, кораллах). См. рис. 6—9 при ст. *Иглокожие*.

О́ФРИС (*Ophrys*), род растений сем. орхидных. Листья ланцетные или продолговатые. В кисти от 1 до 10 цветков. Чашелистики крупнее лепестков. Губа значительно крупнее чашелистиков, бархатистая, часто похожа по форме и окраске на насекомых или пауков (вероятно, приспособление для опыления определёнными видами). Ок. 30 видов, в Евразии, гл. обр. в Средиземноморье; в СССР — 6 видов, в Европ. части, Крыму, на Кавказе, в Туркмении, на лугах и среди кустарников, на каменистых склонах гор, на почвах, богатых известью. Мн. виды очень красивы. Все 6 видов, в т. ч. эндемик Кавказа О. кавказская (*O. caucasica*) и эндемик Зап. Копетдага О. закаспийская (*O. transhyrcana*),— в Красной книге СССР.

ОХРА́НА ПРИРО́ДЫ, о х р а н а о к р у ж а ю щ е й п р и р о д н о й с р е д ы, комплексная система мероприятий, направленных на сохранение, рациональное (неистощительное) использование и воспроизводство природных ресурсов, в т. ч. на сбережение видового многообразия (генофонда) флоры и фауны Земли, её недр, водных ресурсов, атмосферного воздуха и, следовательно,

на сохранение природных условий развития человеческого общества. С 30-х гг. 20 в. стала очевидной опасность истощения природных ресурсов — как невозобновляемых (нефть, уголь, руды и пр.), так и возобновляемых (растит. и животный мир и др.). С сер. 20 в. воздействие человека на природу (антропогенный пресс) приняло глобальный характер: рост площадей, занятых пром. агломерациями и монокультурами, отходы пром-сти, ядохимикаты, загрязнение океанов нефтью и др. последствия науч.-технич. революции стали сказываться не только на отд. регионах, но и на всей биосфере.

За период с кон. 16 в. до 70-х гг. 20 в. с лица Земли исчезли (гл. обр. из-за разрушения местообитаний) 109 видов птиц, 64 вида млекопитающих, 20 видов пресмыкающихся, 3 вида земноводных. С начала 80-х гг. в среднем (по данным МСОП) 1 вид (или подвид) животных исчезал ежедневно, а вид растений — еженедельно. Вымирание угрожает ок. 1000 видам птиц и млекопитающих (примерно половина из них обитает в тропич. лесах, к-рые сводятся со скоростью неск. десятков га в минуту); под угрозой исчезновения находится каждый 4-й вид земноводных и каждый 7-й — пресмыкающихся, каждый 10-й — высших растений. Растит. мир Земли постепенно теряет разнообразие и целостность, не менее $^1/_6$—$^1/_4$ суши лишено естеств. растит. покрова. Вымирают или резко сократили ареал и численность сотни видов растений, гл. обр. из числа древних и экологически стенотопных, реликтовых, в т. ч. виды, ценные в экономич. отношении, пригодные для введения в культуру или для использования в селекции. Под сильным хоз. воздействием находится ок. 50% поверхности суши. Большие площади коренных биогеоценозов заменяются вторичными, более упрощёнными и однообразными по составу и структуре, с заметно пониженной продуктивностью. Сокращаются площади хвойных лесов, к-рые сменяются менее ценными мелколиственными лесами. Во мн. р-нах заготавливают древесины больше её прироста; особенно страдают горные леса, с трудом возобновляющиеся и медленно растущие. Естеств. покров степной зоны сменился посевами и насаждениями культурных растений, городскими и индустриальными территориями. Урбанизация поглощает более 300 тыс. га с.-х. земель в год, площадь пашни на 1 человека уменьшается. Загрязнение биосферы разрушительно действует на ход биогеоценотич. и генетич. процессов даже вдали от очагов непосредств. загрязнения.

Для обоснования стратегии О. п. в 70-е гг. были сформулированы принципы сохранения среды жизни, имеющие основополагающее значение: принцип необходимости разнообразия природы (только многообразная и разнообразная живая природа оказывается устойчивой и высокопродуктивной); принцип потенциальной полезности каждого её компонента (невозможно предвидеть, какое значение для человечества может иметь тот или иной вид в будущем); принцип всеобщей связи в живой природе (выпадение к.-л. одного звена в сложной цепи трофич. и иных связей в природе часто приводит к непредвиденным результатам).

Теория и практика О. п. тесно связаны с экологией, всеми другими разделами естествознания и обществоведения. Развиваются и собственные для О. п. методы и формы исследований, напр. мониторинг. Большой материал даёт сравнит. изучение ландшафтов и экосистем разл. степени нарушенности (если в экосистеме в среднем нарушены её энергетика не более чем на $\approx 1\%$, трофические цепи на $\approx 10\%$, то она ещё может восстановиться самостоятельно). Мн. задачи О. п. успешно решаются: создаются эффективные очистные сооружения, разработаны замкнутые (безотходные) технологич. процессы, разл. методы комплексной переработки сырья; на больших площадях проводится лесонасаждение, сокращается молевой сплав; для снижения загрязнения почв и вод регламентируется применение пестицидов в с. х-ве; ядохимикаты, способные накапливаться в организмах, исключаются из произ-ва и применения; расширяется использование биол. методов защиты с.-х. культур и лесов. Важное значение для сохранения генофонда имеет расширение сети заповедников и др. охраняемых природных территорий, создание центров разведения исчезающих животных и растений, с их последующим возвращением в естеств. местообитания (реакклиматизация). В СССР в результате принятых мер восстановлена и поддерживается высокая численность лося, сайгака, бобра, соболя, сохранено и увеличено поголовье зубра, кулана и целого ряда др. редких млекопитающих.

Правовое регулирование обществ. отношений по О. п. осуществляется на основании Конституции СССР и законов СССР и союзных республик о земле, водах и др. Законы об О. п. 1957—63 были приняты во всех союзных республиках. В 1972 и 1978 ЦК КПСС и Сов. Мин. СССР принимали важные постановления об усилении охраны природы и улучшении использования природных ресурсов. В 1980 были приняты законы СССР Об охране атмосферного воздуха и Об охране и использовании животного мира, в 1981—82 соотв. законы приняты во всех союзных республиках. С 1976 мероприятия по О. п. выделены самостоят. разделом в народнохозяйств. планах. Исследования по проблемам О. п. в СССР ведут н.-и. ин-ты, Гидрометеослужба, а также заповедники. Исследования, связанные с охраной живой природы, координируются Научным советом АН СССР по биогеоценологии и охране природы и Советом по проблемам биосферы. Основы О. п. включены в учебные программы мн. вузов, техникумов и школ. Большую работу по О. п. ведут Геогр. об-во СССР, Всесоюзное об-во «Знание», секции О. п. мн. биол. науч. обществ и др. Для широкой пропаганды природоохранит. идей и осуществления ряда мероприятий по О. п. во всех союзных республиках созданы и действуют как массовые добровольные орг-ции общества охраны природы. Старейшее среди них — Всероссийское об-во охраны природы (создано в 1924), объединяющее более 37 млн. членов.

Вопросы О. п. — важное направление междунар. сотрудничества. В 1948 создан Междунар. союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП). В 1972 Стокгольмская конференция ООН наметила общие принципы междунар. сотрудничества в области О. п.; 28-я сессия Генеральной Ассамблеи ООН учредила «Программу ООН по окружающей среде» (ЮНЕП). С 1971 ЮНЕСКО осуществляет программу «*Человек и биосфера*». В 1979 МСОП совместно с ЮНЕП и Всемирным фондом дикой природы выработал «Всемирную стратегию охраны природы». В 1981 Генеральная Ассамблея ООН по инициативе СССР приняла резолюцию «Об исторической ответственности государств за сохранение природы Земли для нынешних и будущих поколений». Вопросами О. п. и рационального использования природных ресурсов занимаются св. 200 постоянных междунар. орг-ций и органов. Сов. науч. орг-ции активно участвуют в работе спец. учреждений ООН и др. междунар. орг-ций, занимающихся разл. аспектами проблем О. п. (напр., Спец. комитет по проблеме окружающей среды, МСОП, «Человек и биосфера» и др.). См. также ст. *Биосфера*, *Загрязнение биосферы*, *Заповедник*, *Красная книга*, *Мониторинг* и лит. при них.

● Об охране окружающей среды. Сб. доктов партии и правительства 1917—1981 гг., 2 изд., М., 1981; Сен-Марк Ф., Социализация природы, пер. с франц., М., 1977; Анучин В. А., Основы природопользования, М., 1978; Байнхауэр Х., Шмакке Э., Мир к 2000 году, пер. с нем., М., 1973; Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В., Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы, М., 1982; Биология охраны природы, пер. с англ., М., 1983; Банников А. Г., Рустамов А. К., Вакулин А. А., Охрана природы, 2 изд., М., 1985; Яблоков А. В., Остроумов С. А., Уровни охраны живой природы, М., 1985.

ОЦЕЛО́Т (*Felis pardalis*), млекопитающее рода кошек. Дл. тела ок. 1 м, хвоста ок. 35 см. Уши большие. Окраска песчано-жёлтая с серым оттенком и тёмными полосами, пятнами и кольцами. На Ю. Сев. Америки и в Юж. Америке, на о. Тринидад. Обитает в лесах и кустарниках, иногда поднимается в горы. Беременность ок. 70 сут. Детёнышей 2—4. Охотится на наземных зверей и птиц, а также на обезьян (забирается на деревья). Мех ценится. В Красной книге МСОП.

ОЦЕПЕНЕ́НИЕ животных, состояние резко пониженной жизнедеятельности, наступающее у пойкилотермных животных как приспособление к переживанию неблагоприятных условий внеш. среды, особенно к недостатку тепла, влаги и пищи. При О. животное становится неподвижным, прекращает питаться; газообмен и др. физиол. процессы резко замедляются. Зимнее О. свойственно животным сев. и умеренных широт, в т. ч. мн. наземным и водным беспозвоночным, рыбам, земноводным, пресмыкающимся. Большинство животных, впадающих в О., способно к переохлаждению, т. е. к понижению темп-ры ниже 0° С без образования льда в тканях. Летнее О. встречается значительно реже (у нек-рых насекомых, рыб, напр. двоякодышащих, у земноводных, пресмыкающихся) и связано с наступлением засухи.

Аналогичное О. состояние гомойотермных животных наз. *спячкой*. Иногда спячкой наз. оба эти явления; вместе с тем спячку птиц часто наз. О.

ОЧА́НКА (*Euphrasia*), род трав (очень редко полукустарников) сем. норичниковых. Цветки в многоцветковых верхушечных колосовидных или кистевидных соцветиях, иногда одиночные. Ок. 200, б. ч. полиморфных видов, в обоих полушариях, но большинство в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — ок. 60 видов. Полупаразитные растения, имеющие зелёные листья, способные к фотосинтезу. Из корней др. растений (б. ч. луговые злаки и осоки) они получают лишь воду и минер. вещества при помощи корневых присосок — гаусторий. Размножаются О. только семенами, обладают сезонным диморфизмом. Народное средство для лечения глазных заболеваний (отсюда назв.).

ОЧЁРСКАЯ ФА́УНА, комплекс видов животных, обитавших в Приуралье в конце казанского века поздней перми. Впервые открыта и раскопана у г. Очер. В О. ф. преобладают зверообразные пресмыкающиеся — терапсиды: териодонты, дейноцефалы и аномодонты (Anomodontia). Первые представлены хищниками — мелкими (*Biarmosuchus*) и крупными (*Eotitanosuchus*, *Ivantosaurus*), вторые — растительноядными, обычно крупными полуводными животными (эстемменозух, *Anoplosuchus*, *Zopherosuchus*), и хищными обитателями побережий (*Archaeosyodon*); к аномодонтам принадлежит типичный обитатель суши *Otsheria*. Земноводные — лабиринтодонты — включают археогозаврид (Archegosauridae) и диссорофид (Dissorophidae), причём последние существовали с ранней перми. О. ф., видимо, предшествовала *Ишеевской фауне*.

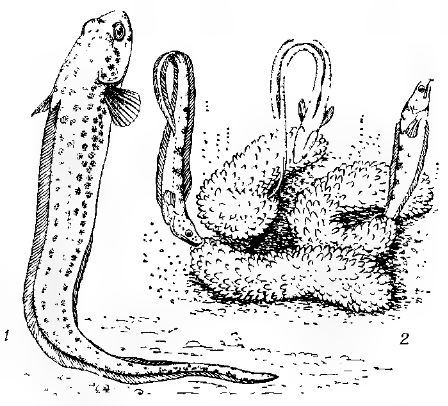
ОЧИ́ТОК (*Sedum*), род растений сем. толстянковых. Травы, иногда полукустарники и кустарники с мясистыми листьями. Цветки обычно 5-членные, б. ч. в щитковидных соцветиях. Ок. 600 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, гл. обр. в Евразии, неск. видов в Юж. Африке и Юж. Америке (Перу); в СССР — ок. 60 видов. О. пурпуровый, или заячья капуста (*S. telephium*), обычен в лесной и лесостепной зонах по лугам, опушкам, сосновым лесам, как сорное на полях; легко размножается отрезками стеблей и клубневидных корней. В Европ. части, на Кавказе и на Ю. Зап. Сибири, по сухим, часто возвышенным местам растёт О. едкий (*S. acre*); распространяется дождём, вымывающим из коробочек мелкие семена. Медонос (как и нек-рые др. О.); сок его вызывает жжение и покраснение кожи; свежую траву и настойку применяют в медицине. Молодые побеги нек-рых видов пригодны в пищу в виде салата. Мн. виды разводят в садах, в комнатах и оранжереях. См. рис. 1 при ст. *Толстянковые.*

ОЧКО́ВАЯ ЗМЕЯ́ (*Naja naja*), змея рода кобр. Дл. 1,6—2 м. На расширяющейся в момент опасности спинной стороне шеи — светлый рисунок в виде очков (отсюда назв.). У индийского подвида О. з. «очковый» рисунок состоит обычно из одного кольца. Широко распространена в Юж. и Юго-Вост. Азии. Обитает среди камней и кустарников, в термитниках, норах грызунов, иногда в заброшенных постройках; заползает на деревья. Хорошо плавает. Активна во 2-й пол. дня и в сумерках. Питается земноводными, грызунами, реже птицами и млекопитающими. Откладывает 8—45 яиц. Ядовита (часты смертельные случаи среди людей). В нек рых странах с О. з. связаны многочисл. легенды и предания; в Юго-Вост. Азии О. з.— обычный участник представлений укротителей змей. Яд О. з. используют в медицине, в частности для получения сывороток против укуса кобр. См. рис. 12 в табл. 43.

ОЧКО́ВЫЙ МЕДВЕ́ДЬ (*Tremarctos ornatus*), млекопитающее сем. медвежьих. Дл. до 1,8 м, выс. в холке до 0,8 м, масса до 140 кг. Мех чёрный или чёрно-бурый. Вокруг глаз по белому или желтоватому кольцу; на горле белое полукружие. Распространён в Юж. Америке, преим. в горных лесах (до выс. 3000 м). Растительнояден, лишь иногда нападает на копытных. Местами вредит посевам кукурузы. В Красной книге МСОП. Близкие виды населяли в плейстоцене Сев. Америку. См. рис. 4 при ст. *Медвежьи.*

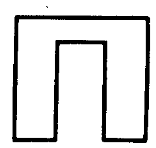
О́ЧНЫЙ ЦВЕТ (*Anagallis*), род растений сем. первоцветных. Одно-, дву-, реже многолетние травы б. ч. с супротивными листьями и одиночными пазушными цветками. Св. 30 видов, гл. обр. в Африке, а также в Европе, Зап. Азии и Юж. Америке. В СССР — 2 вида. О. ц. полевой (*A. arvensis*), почти космополитный сорняк, встречается в Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии. Цветки ярко или оранжево-красные, в пасмурную или холодную погоду закрываются. О. ц. голубой (*A. caerulea*), растущий на Ю. Европ. части, в Сибири и на Д. Востоке, часто считают подвидом О. ч. полевого.

ОШИБНЕОБРА́ЗНЫЕ (Ophidiiformes), отряд костистых рыб. Известны с палеоцена. Дл. от 20 см до 1,5 м. Ранее О. относили к трескообразным. Плавники без колючек. Брюшные плавники с 1—2 лучами, расположены на горле. Спинной и анальный плавники длинные, обычно соединены с хвостовым плавником. Чешуя циклоидная. 4 сем., 87 родов, ок. 300 видов. Преим. мор. придонные рыбы тропич. и умеренных вод, нек-рые на больших глубинах (до 7200 м); известны слепые пресноводные виды из пещер Кубы и Центр. Америки. Планктофаги, бентофаги и хищники. Икромечущие и живородящие. В СССР 1 вид — ошибень (*Ophidion rochei*), в Чёрном м., придонная рыба. активна ночью; нерест осенью, плодовитость ок. 9 тыс. икринок. Неск. видов О.— объект промысла в умеренных водах Юж. полушария.



Ошибнеобразные: *1* — пятнистый ошибень (*Otophidium taylori*), стоящий на хвосте; *2* — карапус (*Carapus acus*) и голотурии.

ОЩУ́ПНИКИ (Pselaphidae), семейство жуков подотр. разноядных. Близки к стафилинидам. Дл. 1—5 мм, окраска от жёлтой до бурой, надкрылья сильно укорочены, покровы склеротизированы. Св. 4000 видов, распространены широко. В СССР изучены слабо, в Европ. части ок. 80 видов. Живут в лесной подстилке, древесной трухе, под камнями, поселяются в муравейниках (мирмекофильные виды могут выделять секрет, привлекающий муравьёв, к-рые отрыгивают им в рот пищу), ряд видов обитает только в пещерах. Хищники, питаются клещами и др. мелкими членистоногими.



ПАВИА́НЫ, собакоголовые обезьяны (*Papio*), род мартышкообразных. По ископаемым остаткам известны из плиоцена Африки и Азии (Индия, Китай) и плейстоцена Индии. Крупные животные (дл. тела самцов ок. 100 см, хвоста 50—60 см) плотного телосложения. Самки вдвое мельче. Волосяной покров жёсткий, длинный, у самцов нек-рых видов образует мантию; окраска пепельно-серая, бурая, оливковая, желтовато-коричневая. Удлинённый лицевой отдел, голова похожа на собачью. Глаза расположены глубоко под надбровным валиком. Ноздри широко открыты и находятся на конце лица. Есть защёчные мешки. Седалищные мозоли большие, розового, красного или сине-фиолетового цвета. Конечности короткие, почти равные по длине. 5 видов, обитают по всей Африке к Ю. от Сахары, географически замещая друг друга с севера на юг. Сравнительно небольшие территории занимают гамадрил и гвинейский П. (*P. papio*), последний — в Зап. Африке (Гвинея). С З. на В. континента на огромных площадях распространены: анубис (*P. anubis*) — к С. от экваториальных лесов, бабуин (*P. cynocephalus*) — в Центр. Африке, медвежий П., или чакма (*P. ursinus*),— в Юж. Африке. Обитают в саванновых лесах и саваннах. Всеядны. Образ жизни наземный. Ночуют в расселинах скал, нек-рые — на деревьях. Спят сидя, плотно прижавшись друг к другу. Живут большими (до неск. сотен особей) организов. стадами с иерархической системой доминирования. Хорошо развиты средства общения: звуковые (до 30 сигналов), жесты, мимика. В неволе все виды П. скрещиваются и дают плодовитое потомство. Лабораторные животные. См. рис. 9, 10 в табл. 57.

ПАВЛИНОГЛА́ЗКИ, сатурнииды (Saturniidae, Attacidae), семейство преим. крупных ночных бабочек. Крылья в размахе до 250 мм. Каждое крыло с крупным и ярким глазчатым пятном (отсюда назв.). Тело относительно небольшое, мохнатое. Благодаря двоякогребенчатым усикам хорошо развито обоняние (самец обнаруживает самку по запаху на расстоянии неск. км). Хоботок редуцирован — бабочки не питаются, живут не более 10 сут. Св. 1200 видов, преим. в тропиках Вост полушария; в СССР — ок. 20 видов, в т. ч. большой *ночной павлиний глаз*, одна из самых крупных бабочек Европы. Гусеницы массивные, чаще зелёные, питаются листьями деревьев и кустарников. Зимует куколка, реже яйцо. Нек-рых П. разводят для получения шелковины (айлантовый и дубовые шелкопряды). 3 вида П. в Красной книге СССР.

ПАВЛИ́НЫ (*Pavo*), род фазановых. 2 вида. Обыкновенный П. (*P. cristatus*) на-

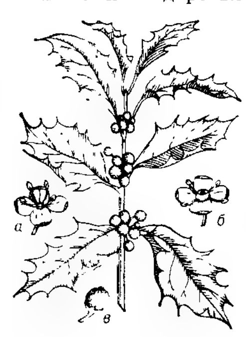
селяет Индостан и о. Шри-Ланка. Дл. самца 100—125 см, хвоста 40—45 см, удлинённых, украшенных «глазками» перьев надхвостья (ошибочно называемых хвостом) — 120—130 см. Более мелкий и ярче окрашенный синекрылый П. (*P. muticus*) обитает в Индокитае и на Суматре; в Красной книге МСОП. П. живут в зарослях кустарников с отд. деревьями. Полигамы, в гареме 3—5 самок. Токующий П. перья надхвостья раскрывает веером и ставит почти вертикально. Полуодомашнены, часто содержатся как декоративные птицы. В Европу (Др. Греция) П. был завезён в 4 в. до н. э. В 1914 в басс. р. Конго был пойман и в 1936 описан африканский П. (*Afropavo congensis*).

ПАВЛО́ВНИЯ (*Paulownia*), род растений сем. бигнониевых (часто относят к сем. норичниковых). Листопадные деревья с крупными супротивными листьями. Ок. 10 видов, преим. в тропиках Вост. Азии. В СССР, гл. обр. на Кавказе, в Крыму и на Ю. и З. Украины, культивируют как декоративное П. войлочную (*P. tomentosa*) — высокое (до 20 м) быстрорастущее растение, родом из Китая. Весной до распускания листьев раскрываются его канделябровидные соцветия (дл. до 30 см) с фиолетово розовыми цветками; овальные двустворчатые деревянистые плоды-коробочки не опадают до весны; мелкие семена с перепончатым выростом разносятся ветром.

ПА́ГОН (от греч. págos — лёд и ón — сущее), совокупность организмов, находящихся (обычно в состоянии анабиоза) в толще льда, покрывающего поверхность водоёмов. Внутри льда, особенно в слоях, граничащих с водой, темп-ра не падает ниже —1 °С, что и обеспечивает сохранение жизнеспособности у вмёрзших в лёд организмов. Термин «П.» был введён применительно к пресным водоёмам. В средних широтах СССР в составе П. обнаружено ок. 150 видов (мн. растения, простейшие, коловратки, тихоходки, моллюски, ракообразные, личинки насекомых и др.).

ПА́ГРЫ (*Pagrus*), род рыб сем. спаровых. Дл. от 20 до 120 см, ср. масса до 2 кг. Зубы клыковидные и жевательные. 4 вида: 3 — в Атлантич. ок. и 1 — красный тай (*P. major*) — в сев. части Инд. и сев.-зап. части Тихого океанов. Обитают на глуб. 30—50 м. В водах СССР красный тай отмечен в зал. Петра Великого. Питаются П. беспозвоночными и рыбой. Объект промысла. См. рис. 17 в табл. 35.

ПА́ДУБ (*Ilex*), род растений сем. падубовых порядка бересклетовых. Преим. вечнозелёные деревья или кустарники.

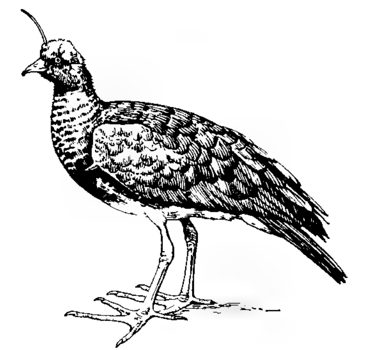


Падуб остролистный: *а* — тычиночный цветок; *б* — пестичный; *в* — плод.

Листья б. ч. очередные, кожистые. Цветки мелкие, б. ч. однополые (иногда растения двудомные), одиночные или в пазушных малоцветковых полузонтиках. В пестичных цветках имеются стаминодии, в тычиночных — рудименты пестиков. Плод — красная или чёрная костянка. Св. 400 видов, в тропич., субтропич., реже в умеренных поясах (кроме Сев. Америки). В СССР — 8 видов, на Д. Востоке и Кавказе; растут в подлеске и на опушках лесов. На Кавказе — П. колхидский (*I. colchica*), в Юж. Приморье, на Сахалине и Курильских о-вах — П. городчатый (*I. crenata*). П. остролистный (*I. aqutifolium*) и ещё неск. видов интродуцированы. В культуре виды П. легко скрещиваются. Плоды П. ядовиты для человека и мн. животных (птицами поедаются). Листья содержат дубильные вещества, гликозид илицин, нек-рые виды (парагвайский чай) — кофеин. П. колхидский — декор. растение. 3 вида в Красной книге СССР.

ПА́КИ (*Cuniculus*), род грызунов сем. агутиевых. Дл. тела 60—80 см, хвост короткий, масса до 10 кг. Волосяной покров состоит из грубых остевых волос. По бокам тела 4 продольных ряда белых пятен. В задних частях скуловых дуг — полости, служащие резонаторами,— единств. случай у млекопитающих. 2 (или 1) вида, в лесных р-нах тропиков Центр. и Юж. Америки. По берегам водоёмов роют норы, хорошо плавают и ныряют. Активны ночью. 2 раза в год рождают 1 (иногда 2) детёныша. Объекты охоты (мясо высоко ценится).

ПАЛАМЕДЕ́ЕВЫЕ (Anhimae), подотряд гусеобразных. Дл. 70—90 см, масса 2—4 кг, внешне напоминают крупных кур. Края челюстей без роговых пластинок. На сгибе крыла 2 шпоры. Плават. перепонки редуцированы. Перья равномерно



Рогатая паламедея (*Anhima cornuta*).

покрывают тело (аптерий нет). Под кожей многочисл. воздушные мешки. Есть копчиковая железа. Единств. сем. Anhimidae с 2 родами — *Anhima* и *Chauna*; 3 вида, в Юж. Америке от Колумбии до Уругвая. Держатся на болотах. Полёт быстрый. Хорошо ходят и бегают, не плавают и не ныряют. В брачный период часами парят на большой высоте, издавая громкие крики. Моногамы. В кладке 2—6 желтоватых яиц. Выводковые птицы. Насиживают и водят птенцов самка и самец. Растительноядны. Объект охоты.

ПАЛЕО... (от греч. palaiós — древний), часть сложных слов, указывающая на связь с древностью (напр., *палеоантропы*, *палеобиоценоз*).

ПАЛЕОА́НТРОПЫ (от *палео...* и греч. ánthrōpos — человек), обобщённое название ископаемых людей, к-рых рассматривают как вторую стадию эволюции человека, следующую за архантропами и предшествующую неоантропам. Часто П. не совсем правильно именуют неандертальцами. Костные остатки П. известны из среднего и позднего плейстоцена Европы, Азии и Африки. Геол. возраст П.— от конца миндель-рисского межледниковья и почти до середины вюрмского оледенения. Абс. возраст от 250 до 40 тыс. лет. В морфологич. отношении П.— неоднородная группа. Наряду с примитивными, сходными с архантропами формами среди П. имеются представители, близкие к неоантропам. Культура П.— средне- и позднеашельская и мустьерская (ранний палеолит). Занимались гл. обр. охотой на крупных животных (пещерный медведь, шерстистый носорог и др.). Социальная организация— «первобытное человеческое стадо». Хотя в целом П. были предшественниками совр. человека, не все П.— непосредств. его предки. Многие из них в силу специализации и др. причин не превратились в человека совр. вида и вымерли (напр., «классические неандертальцы» Зап. Европы). Другие (напр., переднеазиатские П.) пошли по пути прогрессивной эволюции и дали начало ископаемым людям совр. вида.

ПАЛЕОБИОЦЕНО́З, палеоценоз (от *палео...*, *био...* и *ценоз*), совокупность организмов, связанных друг с другом прямыми или косв. биотич. связями, существовавшими на определ. территории в тот или иной отрезок времени в истории Земли. Восстанавливается методами палеоэкологич. и тафономич. анализов.

ПАЛЕОГЕ́НОВЫЙ ПЕРИ́ОД, палеоген (от *палео...* и греч. génos — рождение, возраст), первый период кайнозоя. Следует за мелом, предшествует неогену. Включает палеоцен, эоцен, олигоцен. Начало по абс. исчислению 60±3 млн. лет, конец — 25±2 млн. лет назад, длительность 41±2 млн. лет. Для периода характерны многочисл. регрессии и трансгрессии моря (особенно большая трансгрессия в середине П. п., сменившаяся регрессией в его конце); горообразоват. процессы в Атласе, Пиренеях, Альпах, Карпатах, Крыму, на Кавказе, в Копетдаге, Памире, Гималаях, Кордильерах, Андах (т. н. альпийская складчатость); по-видимому, формирование сев. Атлантики. В морях характерны двустворчатые и брюхоногие моллюски, кораллы, мшанки — хейлостоматы и циклостоматы; появилось много новых групп фораминифер, особенно характерны крупные нуммулиты (П. п. иногда наз. нуммулитовой системой). Большое разнообразие насекомых. Родовой состав мн. групп беспозвоночных близок к современному. Широко распространяются костистые рыбы, занимающие пресные водоёмы и моря. Известны бесхвостые и хвостатые земноводные, из пресмыкающихся — крокодилы, ящерицы, змеи и черепахи. В середине П. п. вымирают характерные для мезозоя многобугорчатые млекопитающие. Возникают разнообразные отр. копытных, часть к-рых к концу П. п. вымирает, и др. отряды плацентарных млекопитающих. Возникает обособл. центр развития млекопитающих в Юж. Америке. Появляется значит. число совр. семейств птиц. Достигают расцвета низшие приматы (лемуры и тарзиевые). В самом конце П. п. (олигоцене) возникают древнейшие человекообразные обезьяны (см. *Парапитек*, *Проплиопитеки*). В растительном мире господствуют покрытосеменные; имеется значит. кол-во форм, существующих с мела; мн. роды растений, характерные для П. п., существуют и ныне. Иногда П. п. вместе с неогеновым периодом рассматривают как часть третичного периода. См. *Геохронологическая шкала.* См. табл. 6 Б.

● Зоогеография палеогена Азии, М., 1974. (Тр. Палеонтологического института, т. 146).

ПАЛЕОГЕ́Я (от *палео...* и греч. gē — земля), фаунистич. царство суши; занимает в осн. тропич. р-ны Вост. полушария. Для фауны характерны группы животных древней фауны *Гондваны* (её Бразильско-Африканского континента) — страусы, двоякодышащие рыбы, черепахи и др., развивавшиеся на Африканском континенте в миоцене и плиоцене, хоботные, человекообразные обезьяны, хищные (лев, тигр, гепард) и др. Разобщённость совр. территории П. и разнообразие условий местообитания позволяет выделить в царстве 3 фаунистич. области. Э ф и о п с к а я о б л а с т ь (с 4 подобластями) занимает всю Африку к Ю. от Сахары, юж. часть Аравии и о-ва к З. от Африки; для богатой и разнообразной фауны характерны эндемичные (или почти эндемичные) отряды — дамановые, трубкозубовые, африканские страусы, семейства — златокротовые, жирафовые, бегемотовые, китоглавовые, цесарковые и мн. др.

Фауна М а д а г а с к а р с к о й о б л а с т и, занимающей одноим. остров и Сейшельские, Амирантские, Коморские, Маскаренские о-ва, развивалась самостоятельно уже с раннего неогена; она тесно связана с фауной Африки, нек-рые древние виды указывают на связи с Юж. Азией и Юж. Америкой. Среди эндемиков — лемуры, тенреки, пастушковые куропатки и др. Много гекконов, сцинков, хамелеонов. В отличие от Эфиопской обл. в фауне отсутствуют копытные и более 20 сем. африканских птиц. Фауна островов области значительно беднее.

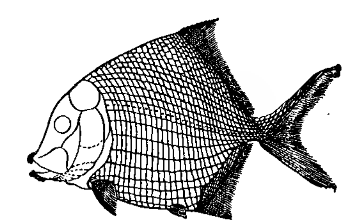
Юж. Азию и большую часть островов между Азией и Австралией занимает И н д о - М а л а й с к а я о б л а с т ь (с 5 подобластями), фауна к-рой сохранила нек-рые черты миоценовой фауны. По историч. связям близка к Эфиопской обл. (для обеих характерны носороги, слоны, узконосые и человекообразные обезьяны, панголины и др.), а также имеет сходные черты с Нотогеей, особенно фауна Сулавесийской подобласти. При всём богатстве видов и родов в фауне области число эндемичных групп высокого ранга невелико: долгопяты, шерстокрылы, тупайи и гиббоны, хохлатые стрижи. В области находится центр одомашнивания буйволов, бантенга («балийский скот»), свиней. См. карту при ст. *Фаунистическое районирование.*

ПАЛЕОГНАТИ́ЗМ (от *палео...* и греч. gnáthos — челюсть), д р о м е о г н а т и з м, примитивный тип строения костного нёба у птиц (нанду, эму, казуары, страусы, киви, тинаму и представители нек-рых вымерших отрядов). Характеризуется большими и частично разделёнными сошниками, неподвижно сочленяющимися с нёбными костями; крыловидные и нёбные кости прочно связаны и не соприкасаются с парасфеноидом. Хорошо развиты отростки основной клиновидной кости (базисфеноида), образующие суставы с крыловидными костями (птеригоидами). Для каждого отряда бескилевых птиц характерна особая форма палеогнатич. нёба.

ПАЛЕОЗО́Й, п а л е о з о й с к а я э р а (от *палео...* и греч. zōē — жизнь), первая эра фанерозоя. Следует за протерозоем, предшествует мезозою. Начало по абс. исчислению 570 ± 20 млн. лет, конец — 230 ± 10 млн. лет назад, длительность ок. 340 ± 10 млн. лет. Включает кембрий, ордовик, силур, девон, карбон, пермь. Подразделяется на две или три подэры — раннепалеозойскую (кембрий — силур) и позднепалеозойскую (девон — пермь) или — ранне-, средне- и позднепалеозойскую. Иногда ранний П. наз. собственно П., а поздний — метазоем. П.— эра активного горообразования — каледонская и герцинская складчатости, каждая из к-рых проходила во мн. местах Земли, неоднократных трансгрессий и регрессий моря. П.— время интенсивной эволюции высших растений (с силура), представленных почти всеми осн. группами споровых и голосеменных. В П. известны представители почти всех типов и классов беспозвоночных, а также позвоночных, исключая птиц и млекопитающих. Для первой половины П. характерно господство водных, преим. мор. беспозвоночных, появление рыбообразных и рыб, преобладание разл. водорослей, для второй половины — освоение суши растениями и животными (беспозвоночными, земноводными и пресмыкающимися). См. *Геохронологическая шкала.* См. табл. 2А—4Б.

ПАЛЕОКО́РТЕКС (от *палео...* и лат. cortex — кора, скорлупа), д р е в н я я к о р а, п а л е о п а л л и у м, филогенетически самая древняя часть коры больших полушарий головного мозга. Возник в связи с развитием обонят. анализатора у круглоротых и акуловых рыб. Большая часть П. входит в систему обонят. анализатора и тесно связана с архикортексом. У высших млекопитающих П. состоит из одного клеточного слоя, нечётко отделённого от нижележащих подкорковых ядер. В процессе филогенеза произошло усложнение П., расширение его связей с др. отделами ЦНС, во взаимодействии с к-рыми он принимает активное участие в регуляции вегетативных функций и в процессах высшей нервной деятельности.

ПАЛЕОНИ́СКИ (Palaeonisci), надотряд вымерших лучепёрых рыб. Известны из среднего девона — раннего мела Европы, Сев. и Юж. Америки, Азии, Австралии, в СССР — Прибалтики (многочисл. находки), Приуралья, Сибири (Минусинская котловина). Расцвет в карбоне и перми. Дл. 30—40 см. Тело разнообразной формы, покрыто ганоидной чешуёй. Верхнечелюстная кость неподвижно соединена с предкрышечной. Глаза и рот большие. Эндокраний окостеневший. Внутр. скелет частично окостеневший, тела позвонков не окостеневают. Хвостовой плавник гетероцеркальный, верх. лопасть его покрыта чешуёй. Передние края всех плавников с фулькрами (треугольными вильчатыми чешуями), образующими водорез, защищающий плавник. Хищные пресноводные и мор. рыбы. Система надотряда окончательно не установлена. Ок. 50 сем., более 150 родов и ок. 700 видов.



Палеониск *Platysomus striatus* (реконструкция).

ПАЛЕОНТОЛОГИ́ЧЕСКАЯ ЛЕ́ТОПИСЬ, остатки животных и растений, а также следы их жизнедеятельности, сохранившиеся в последоват. слоях осадочных пород архея, протерозоя и фанерозоя. П. л. — осн. документ для восстановления истории развития отд. групп организмов: времени появления и вымирания, темпов эволюции, филогении, расширения и сужения ареалов, миграций и т. д. Однако только на основе П. л. полная картина развития органич. мира не может быть воссоздана, т. к. в П. л. отсутствует ряд звеньев (неполнота П. л.; со времён Ч. Дарвина известна также как неполнота геол. летописи).

Обычно в ископаемом состоянии сохраняется лишь минерализов. скелет животных, хотя известны редкие находки отпечатков медуз и червей, мягких частей тела наземных позвоночных в особых условиях (напр., в многолетнемёрзлых слоях, в озокерите, в результате естеств. мумификации). От нек-рых организмов (в частности, от растений), как правило, сохраняются разрозненные части (отпечатки листьев, стволы, плоды, пыльца), по к-рым не всегда удаётся воссоздать облик целого организма, а иногда даже невозможно определить принадлежность остатка (особенно пыльцы) к определённой группе растений. Возможность сохранения остатков зависит также от образа жизни животных, их обилия и многих др. причин. Поэтому нек-рые группы организмов могут надолго исчезать из П. л., а потом опять появляться в ней. Так, морские ежи, хорошо известные из отложений мелководных морей мела, не обнаружены в отложениях второй половины палеогена (когда они, очевидно, обитали на глубине), но живут ныне в батиали и абиссали океанов. Живущие в пресных и солоноватых водоёмах щитни известны из отложений триаса, не обнаружены в юре, найдены в мелу, не известны из палеогена и неогена, но относительно широко распространены ныне. Характерные для мезозоя головоногие моллюски — белемниты — в сер. 20 в. описаны из нижнего карбона Сев. Америки, но из среднего и верхнего карбона пока неизвестны; ранее считалось, что они вымерли в конце мезозоя, но были найдены эоценовые формы, хотя палеоценовые до сих пор не обнаружены. Остатки кистепёрых рыб хорошо известны из отложений верхнего палеозоя и мезозоя; считалось, что в мелу группа вымерла. В 1938 у Коморских о-вов в Индийском ок. обнаружена совр. кистепёрая рыба — латимерия. Т. о., для выяснения истории тех или иных групп имеют значение не только массовые, но и единичные находки, т. к. они могут дать представление о переходных формах и т. п. Напр., находки остатков археоптерикса существенно изменили представления об истории класса птиц. См. также *Геохронологическая шкала, Ископаемые остатки, Следы жизни.*

● Е ф р е м о в И. А., Тафономия и геологическая летопись, кн. 1, М.— Л., 1950 (Тр. Палеонтологического института, т. 24); Р а у п Д., С т е н л и С., Основы палеонтологии, пер. с англ., М., 1974; Д а в и т а ш в и л и Л. Ш., Эволюционное учение, т. 1, Тб., 1977; Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные, М., 1978.

ПАЛЕОНТОЛОГИ́ЧЕСКИЙ МЕ́ТОД, осн. метод стратиграфич. расчленения осадочных толщ фанерозоя, определения их относит. возраста и установления корреляции между слоями разных регионов по сохранившимся в них ископаемым остаткам организмов. П. м. основан на последоват. смене комплексов животных и растений во времени, одни и те же формы к-рых не возникают повторно в про-

цессе историч. развития органич. мира (см. *Необратимость эволюции*). При применении П. м. важны те группы организмов, к-рые быстро изменялись во времени и были широко распространены (напр., фораминиферы, конодонты, граптолиты, головоногие моллюски, брахиоподы, а также споры и пыльца растений). Характерные для толщ определённого возраста организмы наз. *руководящими ископаемыми*. П. м. является основным при уточнении объёма эр, периодов, эпох и др. подразделений *геохронологической шкалы*. П. м. часто наз. биостратиграфическим методом.

ПАЛЕОНТОЛО́ГИЯ (от *палео...*, греч. ón, род. падеж óntos — существо и *...логия*), палеобиология, наука о животных и растениях прошлых геол. эпох, изучаемых по ископаемым остаткам и следам жизнедеятельности. Совместно с рядом наук о совр. организмах (иногда объединяемых под назв. неонтология) П. входит в комплекс биол. наук. Обычно П. подразделяют на палеозоологию и палеоботанику, часто в качестве особых разделов выделяют палеоэкологию и тафономию. Основателями П. считаются Ж. Кювье (позвоночные), Ж. Б. Ламарк (беспозвоночные), А. Броньяр (растения). Термин «П.» был предложен в 1822 А. Бленвилем, а широкое распространение он получил в 30-е гг. 19 в. благодаря Г. И. Фишеру фон Вальдгейму. Основы совр. эволюционной П. заложил В. О. Ковалевский.

Осн. задачи П.— выяснение ранних этапов эволюции жизни (в докембрии), обособление осн. стволов органич. мира (в раннем фанерозое), уточнение путей историч. развития органич. мира, выявление осн. его этапов и событий на рубежах осн. подразделений истории Земли, что важно для понимания истории становления биосферы и перспектив её дальнейшего развития. Результаты палеонтологич. исследований используются для выяснения осн. закономерностей эволюции органич. мира, для условного подразделения истории Земли на определённые периоды по уровню развития органич. мира (т. е. для разработки *геохронологической шкалы*) и для обоснования ряда положений стратиграфии, палеогеографии и др.

● Давиташвили Л. Ш., История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней, М.— Л., 1948; Геккер Р. Ф., Введение в палеоэкологию, М., 1957; Основы палеонтологии, т. 1-15, М., 1959—64; Друщиц В. В., Палеонтология беспозвоночных, М., 1974; Рауп Д., Стэнли С., Основы палеонтологии, пер. с англ., М., 1974.

ПАЛЕОТЕ́РИИ (*Palaeotherium*), род вымерших непарнокопытных. Известен из эоцена — олигоцена Евразии. Филогенетически близок к древнейшим лошадиным. 4 вида. Размером от свиньи до носорога. По строению конечностей и по общему виду похожи на тапира. Конечности короткие, массивные, трёхпалые боковые пальцы немного короче среднего. Обитали на заболоченных равнинах.

ПАЛЕОТРОПИ́ЧЕСКОЕ ФЛОРИСТИ́ЧЕСКОЕ ЦА́РСТВО (Paleotropis), занимает пространства тропиков Вост. полушария, за исключением Австралии. Во флоре царства насчитывают ок. 40 эндемичных семейств, среди к-рых наиб. известны непентесовые, банановые, пандановые, флагеллариевые (Flagellariaceae). В П. ф. ц. со времён мелового и третичного периодов сохранилась пантропич. флора, сформировавшаяся в *Гондване*. Ведущее положение занимают пальмы, тутовые, молочайные, мареновые, бобовые; богато представлены также космополитич. семейства — злаки, осоковые и др.; характерно огромное видовое разнообразие (в Африке — 13 000 видов, в Индии — 21 000, на о. Калимантан — св. 10 000). Сильно дифференцир. территория П. ф. ц. разделяется на 12—13 флористич. областей, объединённых в 5 подцарств.

Большая часть Африки, тропич. пустыни Аравийского п-ова, Ирана, Пакистана и Сев.-Зап. Индии входят в Африканское подцарство (4—5 областей). В нём имеется 10 эндемичных семейств, в т. ч. дионкофилловые (Dioncophyllaceae), пентадипландровые (Pentadiplandraceae), сцитопеталовые (Scytopetalaceae), медузандровые (Medusandraceae) — в лесах Гвинео-Конголезской обл., дирахмовые (Dirachmaceae), киркиевые (Kirkiaceae) — в саваннах и пустынях Судано-Замбезийской обл. (или Судано-Замбезийской и Узамбара-Зулуландской областях).

Исключительно высоким эндемизмом характеризуется флора Мадагаскарского подцарства (1 область), в к-ром эндемичны 9 сем. и более 450 родов, а из 8500 видов — 80% эндемики. Афр. элемент во флоре подцарства составляет не более 1/4 всего состава флоры (эффективная миграц. связь между флорой континента и острова прекратилась с середины мелового периода). Продолжит. близость Мадагаскара и Индостана и длит. миграц. связь между ними через цепи архипелагов объясняет наличие общих для них таксонов (роды *Cycas*, *Dillenia*, *Wormia* и др.).

Для Индо-Малезийского подцарства (4 области), занимающего п-ова Индостан и Индокитай и множество островов, характерны 11 эндемичных сем. сосудистых растений, в т. ч. дегенериевые (Degeneriaceae), барклайевые (Barclayaceae), мастиксиевые (Mastixiaceae) и др. В этом подцарстве, как ни в одном др. флористич. регионе, сохранилось много древних, примитивных форм цветковых растений, особенно в Малезийской обл.; здесь же находятся мировые центры происхождения с. х. и технич. тропич. культур (риса, сахарного тростника, таро, ямса, хлопчатника, индиго и др.).

В Полинезийском подцарстве (2 области) развиты островные флоры, производные от Индо-Малезийской. Эндемичные семейства отсутствуют, но характерен высокий родовой и видовой эндемизм.

Флора Новокаледонского подцарства (1 область) характеризуется неск. эндемичными семействами — амбореллловые (Amborellaceae), страсбургериевые (Strasburgeriaceae) и др.— и более чем 130 родами, среди к-рых значит. число древних и примитивных (*Exospermum* и *Zygogynum*). По родовому составу флора подцарства имеет много общего с Индо-Малезийской (особенно во влажных лесах), что ярко выражено в сем. мареновых, сапотовых, буковых, орхидных, пандановых. Связи с австрал. флорой прослеживаются в сем. протейных и особенно миртовых, характерных для сухих кустарниковых формаций. См. карту при ст. *Флористическое районирование*.

ПАЛЕОФИ́Т (от *палео...* и *...фит*), этап эволюции растит. покрова Земли, сменивший талассофит и предшествовавший мезофиту; соответствует девону, карбону и перми. Характеризуется господством высших споровых и ранних голосеменных растений. Нек-рые исследователи относят позднюю пермь к мезофиту. См. *Полихронные флоры*, *Палеозой*.

ПАЛЕОФЛОРИСТИ́ЧЕСКОЕ РАЙОНИ́РОВАНИЕ, анализ распределения разных типов флор на Земле в прошлые геол. эпохи. Производится преим. по таксономич. составу ископаемых растений, иногда учитываются предполагаемые типы растительности и палеоклиматич. характеристики соотв. территорий. В прошлом, как и ныне, растит. покров не был однородным и может быть разделён на б. или м. чётко ограниченные территории распространения тех или иных групп растений (фитохории) — царства, области, провинции, округа. Для девона — времени становления наземной растительности — пока не удаётся определить чётко очерченных фитохорий. Но уже с начала карбона отчётливо выделялись 3 палеофлористич. царства: Ангарское (преобладали сначала плауновидные, затем кордаитовые), охватывавшее Сибирь, Вост. Казахстан, Монголию, Еврамерийское (характерны древовидные плауновидные, каламитовые, папоротники, птеридоспермы), занимавшее Европу, Сев. Америку, Сев. Африку, Анатолию, Центр. Казахстан, Ср. Азию, и Гондванское (преобладали сначала папоротниковидные и плауновидные, затем глоссоптериды), располагавшееся на материках Юж. полушария и п-ове Индостан, составлявших в позднем палеозое единый континент — Гондвану. Первое из царств примерно соответствовало поясу умеренно тёплого климата Сев. полушария, второе — тропич. и субтропич. поясам, третье — умеренному поясу Юж. полушария. К концу перми в связи с нарастающей дифференциацией климата, в т. ч. появлением в Сев. полушарии широкого аридного пояса, названные царства разделялись на всё большее число фитохорий. В начале триаса кол-во фитохорий резко уменьшается, а с середины триаса палеофитная флора сменяется мезофитной. На месте Ангарского царства возникают Сибирская, а затем Сибирско-Канадская палеофлористич. области (преобладание гинкговых чекановскиевых, подозамитов, разл. папоротников), на месте Еврамерийского царства — Индо-Европейская, или Экваториальная, область (разнообразные цикадофиты и хвойные, древовидные папоротники). К середине мезозоя различия гондванских флор и более северных сглаживаются. В составе мезофитных флор Индостана, Юж. Америки, Антарктиды и др. частей распавшейся Гондваны отсутствуют чекановскиевые, сосновые, редко встречаются гинкговые. Флоры умеренного пояса в Юж. полушарии обнаружить не удалось. В кайнозое, характеризующемся господством совр. групп покрытосеменных, при постепенном общем похолодании, приведшем к оледенению, флористич. состав фитохорий и их расположение начинают постепенно приближаться к современному (см. *Флористическое районирование*).

● Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени, М., 1970.

ПАЛЕОЦЕ́Н, палеоценовая эпоха (от *палео...* и греч. kainós — новый), первая эпоха палеогенового периода. Следует за меловым периодом, предшествует эоцену. Начало по абс. исчислению 66±3 млн. лет, конец — 58± 4 млн. лет назад, длительность ок. 8 млн. лет. П.— эпоха формирования ряда групп органич. мира, характерных

для кайнозоя. Из млекопитающих появляются тениодонты (Taeniodontia), тиллодонты (Tillodontia), шерстокрылы, неполнозубые, грызуны, копытные (кондилартры, диноцераты, пантодонты). В течение П. число семейств млекопитающих возрастает примерно от 20 до 50. С П. известно около 40 семейств птиц. Вымирают крокодилообразные эозухии — хампсозавры. Для мн. классов беспозвоночных характерна относит. бедность таксономич. состава — результат значит. вымирания в конце мезозоя (двустворчатые моллюски, плеченогие). В растит. мире господствуют покрытосеменные, среди к-рых ещё много древних растений, характерных для мелового периода. Появляются элементы совр. флоры. См. *Геохронологическая шкала*.

ПА́ЛИИ, озёрные и озёрно-речные рыбы рода гольцов. Ниж. челюсть заострена и сжата с боков. На теле мелкие белые и оранжевые пятна, брюхо розовое. В озёрах Альп, Шотландии, Скандинавии, С. Европ. части СССР распространены формы арктич. гольца (*Salvelinus alpinus*). В Ладожском и Онежском оз. обитают 2 формы: лудожная, или красная, П.— дл. до 70 см, масса до 7 кг, половая зрелость к 8—9 годам, нерест осенью, плодовитость 2,8—7,3 тыс. икринок, питается рыбой; серая, или кряжевая, П.— дл. до 55 см, масса до 2 кг, нерест весной и осенью, плодовитость 0,8 — 2,3 тыс. икринок, питается в осн. беспозвоночными. Амер. озёрная П., или североамериканский кристивомер (*S. namaycush*), отличается строением сошника, кол-вом пилорич. придатков (до 200) и окраской. Дл. до 1 м, масса до 23 кг. Образует 2 формы: прибрежную и глубоководную. Нерест осенью, в прибрежье, на каменистом грунте. П.— объект промысла, акклиматизации и разведения.

ПАЛИНГЕНЕ́З (от греч. pálin — снова, обратно и ...*генез*), признак или процесс в эмбриогенезе организмов, повторяющий соотв. признак или процесс филогенеза данного вида. Термин «П.» предложен Э. Геккелем (1866) в концепции биогенетич. закона. Примеры П. (по Геккелю): развитие у зародышей высших позвоночных экто- и энтодермы, нервной трубки, хорды, жаберных дуг и щелей, органов выделения, к-рые были свойственны их взрослым предкам и имеются у взрослых особей низших хордовых и низших позвоночных. П. позволяют делать заключения о направлении филогенетич. изменений. Последовательность П., согласно Геккелю, нарушают *ценогенезы*.

ПАЛИНОЛО́ГИЯ (от греч. palýnē — тонкая пыль и ...*логия*), раздел ботаники, изучающий пыльцу и споры растений, их форму, строение и развитие (особенно оболочек), закономерности рассеивания и захоронения.

● Нейштадт М. И., Палинология в СССР (1952—1957), М., 1960; Кремп Г. О. У., Палинологическая энциклопедия, пер. с англ., М., 1967; Куприянова Л. А., Алешина Л. А., Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР, т. 1—2, Л., 1972—78.

ПАЛИНОМО́РФЫ (от греч. palýnē — тонкая пыль и morphē — форма), микроскопич. остатки (микрофоссилии), извлекаемые из пород палеопалинологич. методами, т. е. устойчивые к мацерации в к-тах и щелочах. Включают, помимо спор и пыльцы, также акритархи, оболочки и цисты динофлагеллят и др. водорослей, разл. проблематич. микрофоссилии с органич. оболочкой. Объект палеопалинологии.

ПАЛИСА́ДНАЯ ТКАНЬ (от франц. palissade — частокол, загородка), столбчатая ткань, хлорофиллоносная ткань листа (часть мезофилла), наиб. приспособленная к выполнению функции фотосинтеза. Содержит $^3/_4$—$^4/_5$ всех хлоропластов листа. Состоит из более или менее вытянутых клеток, примыкающих друг к другу бо́льшей стороной. Длинные их оси ориентированы перпендикулярно к поверхности листа. Обычно П. т. формируется под верх. эпидермисом и состоит из одного или неск. слоёв клеток; иногда она образуется на верх. и ниж. сторонах листа, иногда же занимает всю его толщу, что встречается у растений сухих и солнечных местообитаний. См. также *Хлоренхима*. См. рис. 2 при ст. *Лист*.

ПАЛИСА́НДРОВОЕ ДЕ́РЕВО, палисандр (франц. palissandre), красиво окрашенная (тёмно-красная до шоколадно-бурой с фиолетовым оттенком) древесина нек-рых видов деревьев рода жакаранда (*Jacaranda ovalifolia, J. chelonia* и др.) и рода дальбергия сем. бобовых (*Dalbergia nigra*). Из П. д. изготовляют дорогую мебель, муз. инструменты, цветной паркет и т. п. Для имитации П. д. используют древесину клёна, берёзы, груши и нек-рых других.

ПАЛИУ́РУС (*Paliurus*), род листопадных кустарников или деревьев сем. крушиновых. Листья с прилистниками в виде шипов. Цветки обоеполые, невзрачные, в пазушных соцветиях. Плоды сухие, нераскрывающиеся. 8 видов, на Ю. Европы, в Зап., Вост. и Ср. Азии; в СССР — в Крыму, на Кавказе и юге Ср. Азии — П. шиповатый, держидерево, или Христовы тернии (*P. spina-christi*), сильно ветвистый кустарник (выс. до 3 м). Растёт на сухих каменистых склонах, часто образуя чистые непроходимые заросли (отсюда назв.), поднимается в горы до 1500 м. Опыляется насекомыми, плоды распространяются ветром. Декор. растение, используется для живых изгородей. Плоды и кора содержат дубильные вещества. См. рис. 2 при ст. *Крушиновые*.

ПАЛО́ЛО, общее назв. нек-рых многощетинковых червей из сем. Eunicidae. Дл. до 1 м. Тихоокеанский П. (*Eunice viridis*) обитает в расщелинах коралловых рифов в тропич. водах Тихого ок., атлантический П. (*E. fucata*) — у Антильских о-вов. Созревание половых продуктов приурочено к определённым фазам Луны. При этом происходит эпитокия (резкое изменение в строении задней части тела, содержащей половые продукты). Затем на поверхность всплывают оторвавшиеся задние части тела червей, рассеивая сперму и яйца. Местные жители ловят их и используют в пищу. У берегов Японии обитает японский П. (*Nereis japonica*), относящийся к сем. нереид. См. рис. 6 при ст. *Многощетинковые черви*.

ПА́ЛОЧКА КО́ХА (*Mycobacterium tuberculosis*), вид микобактерий. Открыта Р. Кохом в 1882. Тонкие, слегка изогнутые палочки, с зернистыми включениями, жгутиков и капсул не имеют, грамположительны, кислотоупорны, спор не образуют. Содержат значит. кол-во липидов (8—44%), а также специфичные для этих бактерий миколовые и фтионовые к-ты. Растут на элективных средах (глицериновый агар, яичные и др.). Устойчивы ко мн. факторам внеш. среды. Широко распространены в природе. Возбудители туберкулёза.

ПА́ЛОЧКИ, фоторецепторы сетчатки, обеспечивающие сумеречное (скотопическое) зрение. Наруж. рецепторный отросток придаёт клетке форму П. (отсюда назв.). Неск. П. связаны синаптич. связью с одной биполярной клеткой, а неск. биполяров, в свою очередь, — с одной ганглиозной клеткой, аксон к-рой входит в зрит. нерв. Наруж. сегмент П., состоящий из многочисл. мембранных дисков, содержит зрит. пигмент — родопсин. У большинства дневных животных и человека на периферии сетчатки П. численно преобладают над колбочками. Сетчатка глубоководных рыб, ночных и сумеречных животных содержит только П. В сетчатке человека ок. 125 млн. П. См. рис. при ст. *Колбочки*.

ПА́ЛТУСЫ, общее назв. 3 родов рыб сем. камбаловых. Тело асимметрично уплощённое, удлинённое. Глаза на правой стороне, рот большой, симметричный, зубы развиты почти одинаково на обеих челюстях. 4 вида. Азиатский стрелозубый П. (*Atheresthes evermanni*), дл. до 1 м, обитает на глуб. 100—300 м в Беринговом, Охотском морях и в сев. части Японского м.; близкий к нему американский стрелозубый П. (*A. stomias*) — у побережья Сев. Америки. Чёрный, или синекорый, П. (*Reinchardtius hyppoglossoides*), дл. до 1,2 м, живёт на глуб. 250—1600 м в Сев. Атлантике, Беринговом и Охотском морях. Наиб. крупный (дл. обычно до 1,5—2,3 м, макс.— до 4,7 м, масса до 50—100 кг, макс.— до 340 кг) обыкновенный, или белокорый, П. (*Hippoglossus hippoglossus*) обитает на глуб. 150—700 м в сев. частях Атлантич. и Тихого океанов и прилегающих морях, живёт до 30, созревает в 7—17 лет, плодовитость 1,3—3,5 млн. икринок. Все П. обитают у дна, но в поисках пищи (рыбы, ракообразные) часто плавают в толще воды. Ценный объект промысла. См. рис. 1 при ст. *Камбалообразные*.

ПАЛЬМИ́РА, пальмировая пальма (*Borassus flabellifer*), растение сем. пальм. Выс. до 18—20 м (иногда до 30 м). Листья веерные, шир. до 3 м. Родина П.— тропич. Азия, где её издревле культивируют, гл. обр. в Юж. Индии и на о. Шри Ланка; распространена также в тропич. Африке. Из сока соцветий П. получают сахар, вино, спирт, уксус. Плоды съедобны. Листья — сырьё для изготовления бумаги, кровельный материал; из расщеплённых листьев плетут циновки, маты, корзины, получают грубое волокно. Древесина стволов — прочный строит. материал, устойчивый к действию мор. воды.

ПАЛЬМИТИ́НОВАЯ КИСЛОТА́, $CH_3(CH_2)_{14}COOH$, насыщенная высшая жирная к-та. В виде глицеридов содержится почти во всех природных жирах (в пальмовом масле 35%, в коровьем сале 25%, в свином 30%), фосфатидах. Входит в состав восков (пчелиный воск, спермацет). Исходный продукт для биосинтеза ацетилкофермента А. В организме (в микросомных мембранах) путём сложных реакций, требующих присутствия O_2 и восстановленной формы НАДФ, из П. к., стеариновой и др. насыщенных жирных к-т образуются ненасыщенные жирные к-ты.

ПА́ЛЬМОВЫЙ ВОР (*Birgus latro*), десятиногий рак сем. Coenobitidae. Близок к ракам-отшельникам. Дл. до 32 см. Жабры редуцированы, а жаберные полости под карапаксом превращены в своеобразные лёгкие. Обитает на тропич. о-вах Индийского и зап. части Тихого ок. Во взрослом состоянии живёт на суше, но размножается в мор. воде. Образ жизни ночной. Назв. «П. в.» неудачно, т. к. оказалось неверным распространённое мнение о том, что он питается исключи-

тельно кокосовыми орехами (несмотря на силу своих клешней, П. в. не в состоянии разломить скорлупу ореха) и сам сбрасывает их с пальмы (он не может влезть высоко на пальму и тем более спуститься с неё). Питается др. ракообразными, маслянистыми плодами растений рода панданус, содержимым расколотых плодов разл. пальм и органич. веществом грунта. Съедобен.

ПА́ЛЬМЫ, арековые, порядок (Arecales) и единств. сем. (Arecaceae, или Palmae) однодольных древовидных растений. Ствол обычно неветвящийся, колоннообразный, с кроной из листьев на вершине, у большинства гладкий, у нек-рых — с остатками листовых черешков и влагалищ; выс. до 60 м (напр., у *Ceroxylon*) и диам. до 1 м (юбея). Есть виды, у к-рых ствол ветвится (думпальма), у др. видов — бочонковидно вздутый (*Colpothrinax*); многие П. имеют вид кустарников. У нек-рых П. надземные стебли почти или полностью отсутствуют и над землёй возвышаются только листья (т. н. бесстебельные П.). Среди П. есть лазящие лианы с тонкими (диам. 2—3 см) и длинными (дл. до 150—180 м) стеблями (ротанговые П.). Листья очередные, перистые (дл. до 15 м) или веерные (у таллипотовой пальмы — *Corypha umbraculifera* – диам. св. 5 м). Зацветают П. обычно в возрасте от 5 до 12 лет; иногда на 30—50-м году жизни. Соцветия б. ч. метельчатые или колосовидные, как правило, в пазухах листьев; у немногих П. они верхушечные, особенно крупные (у таллипотовой П. дл. св. 6 м). Стволы П. с верхушечными соцветиями после плодоношения отмирают (монокарпич. растения). П.— чаще однодомные растения с однополыми (реже обоеполыми) мелкими цветками. Листочки околоцветника свободные, иногда частично сросшиеся, кожистые или мясистые, зелёные, белые или жёлтые, расположены в 2 круга, реже — спирально. Тычинок б. ч. 6. Плоды нераскрывающиеся, сочные или сухие, б. ч. костянковидные или ягодовидные. Семена крупные, с твёрдым эндоспермом, прорастают без периода покоя.

Ок. 250 (по др. данным, 212) родов — арека, аренга, атталея, вашингтония, думпальма, кариота, притчардия, рафия, сабаль, хамеропс, юбея и др., мн. роды монотипны; ок. 3400 (по др. данным, 2780) видов, гл. обр. в тропиках, немногие — в субтропиках; 1 вид из рода хамеропс — в Европе (Испания, Юж. Франция). П. растут во влажных тропич. лесах, на мор. побережьях, в саваннах, в оазисах пустынь, в горах до 3 тыс. м (*Ceroxylon* в Андах — до 4 тыс. м). Многие П. (саговая, масличная, финиковая, кокосовая и др.) — объект тропич. земледелия. В ряде стран П.— осн. источник жизненно важных продуктов: съедобных плодов, пищ. и технич. масла, сахара, вина, спирта, растит. воска, т. н. растит. слоновой кости (твёрдые семена нек-рых П.). Стволы П. дают ценную строевую и поделочную древесину, листья — сырьё для произ-ва бумаги, волокна и др. Издавна П. культивируют как декор. растения. В СССР на Юж. берегу Крыма и Черноморском побережье Кавказа выращивают св. 20 интродуцир. видов.

● Саакон С. Г., Пальмы и их культура в СССР, М. - Л., 1954; Имханицкая Н. Н., Пальмы, Л., 1985; McCurrach J. C., Palms of the world, N. Y., 1960; Corner E. J. H., The natural history of palms, L., 1966.

ПАЛЬПИГРА́ДЫ, кенении, щупальцеходные (Palpigradi), один из наиб. примитивных совр. отрядов паукообразных. По ряду особенностей строения сходны с сольпугами. Дл. 0,5—2 мм. Тело удлинённое с сохранившейся сегментацией головогруди и брюшка. Хелицеры 3-члениковые, клешневидные, педипальпы сходны с ногами и участвуют в передвижении. Рот имеет крайне переднее положение — на вершине сосочка между основаниями хелицер. Ок. 50 видов, в тропиках и субтропиках. Живут в трещинах почвы, под камнями. См. рис. 5 при ст. *Паукообразные*.

ПАЛЬЦЕКРЫ́ЛКИ (Pterophoridae), семейство сумеречных бабочек. Крылья в размахе обычно 20—30 мм, буроватые, жёлтые, серые, редко белые, как правило б. или м. глубоко надрезанные, верхние состоят обычно из 2, задние из 3 пальцеобразных лопастей (отсюда назв.). Тело тонкое. Ноги очень длинные. Св. 600 видов, распространены широко; в СССР — ок. 140 видов. Гусеницы волосистые, живут на листьях или внутри растит. тканей. Куколки обычно открытые, прикреплены задним концом к растению, иногда — в коконах. Зимует яйцо, гусеница или бабочка. В СССР обычна П. пятипалая (*Pterophorus pentadactylus*), на вьюнке и др. См. рис. 8 в табл. 27.

ПАЛЬЦЕПЁРОВЫЕ (Polynemidae), семейство мор. и солоноватоводных рыб отр. кефалеобразных. Тело продолговатое. Чешуя легко опадающая. Рот нижний. Зубы волосовидные или их нет. Ниж. лучи грудных плавников свободные и иногда значит. длиннее тела (служат органами осязания). 7 родов, ок. 30 видов, в тропич. водах Индийского, Атлантич. и Тихого океанов. Нек-рые П. входят для нереста в реки. Бентофаги. Самый крупный — четырёхпалый пальцепёр (*Eleutheronema tetradactylum*), дл. до 180 см, весит до 140 кг, пальцепёр-дара (*Polydactylus indicus*), дл. до 120 см, и др. виды — объекты местного промысла в Индии. См. рис. 3 при ст. *Кефалеобразные*.

ПАМПА́СНЫЙ ОЛЕ́НЬ (*Ozotoceras bezoarticus*, или *Odocoileus bezoarticus*), млекопитающее сем. оленевых. Дл. до 130 см, масса до 40 кг. Рога небольшие, с 3 отростками. Боковые копыта расположены выше главных. По спине проходит полоса удлинённых волос. Моногам (редкий случай среди оленей). Был широко распространён в тропич. Юж. Америке. Аргентинский П. о. (*O. b. celer*) — в Красной книге МСОП.

ПАМПА́СЫ, пампа (исп. pampa, мн. число pampas, заимствовано из яз. индейцев кечуа), злаковники Юж. Америки, аналог степей Евразии и прерий. Распространены на В. Аргентины и в предгорьях Анд. Пл. ок. 0,75 млн. км². П. отличаются от степей Евразии отсутствием отрицательных темп-р в зимний период. В результате хозяйств. деятельности человека, превратившей П. в пашни и сеяные пастбища, их естеств. растительность практически не сохранилась. В прошлом она была образована разнотравьем, злаками, в т. ч. особыми видами ковыля с мощной дерновиной. В П. были многочисленны пампасный олень, гуанако, броненосцы, разл. грызуны, в т. ч. вискаша, из птиц — нанду. Большие площади засаживают хорошо растущими в П. древесными породами (робиния, гледичия, клён, тополь и др.).

ПА́МЯТЬ, способность к воспроизведению прошлого индивидуального опыта; одно из осн. свойств нервной системы, выражающееся в способности длительно хранить информацию о событиях внеш. мира и реакциях организма и многократно вводить её в сферу сознания и поведения. П. свойственна животным, имеющим достаточно развитую ЦНС, и человеку. Объём П., длительность и надёжность хранения информации, как и восприятие сложных сигналов среды и выработка адекватных реакций, возрастают в ходе эволюции по мере увеличения числа нейронов мозга и усложнения его структуры. У кишечнополостных формируются лишь простые суммационные рефлексы, у большинства членистоногих и моллюсков П. выражается в привыкании, т. е. торможении б. или м. готовых программ поведения или отд. реакций, неадекватных определённым условиям среды. Головоногие моллюски по способности к обучению сравнимы с птицами и млекопитающими. В онтогенезе высших животных и человека возможности П. как по объёму, так и по сложности запоминаемых ситуаций возрастают по мере созревания нейронов и миелинизации нервных волокон мозга.

Физиол. исследования П. обнаруживают 2 осн. этапа её формирования, к-рым соответствуют 2 вида П.: кратковременная и долговременная. Кратковременная П. характеризуется временем хранения информации от долей секунд до десятков минут и разрушается воздействиями, влияющими на согласованную работу нейронов (электрошок, наркоз, гипотермия и др.). Долговременная П., время хранения информации в к-рой сравнимо с продолжительностью жизни организма, устойчива к воздействиям, нарушающим кратковрем. П. Переход от первого вида П. ко второму, называемый консолидацией, постепенен и связан с активацией ряда биохимич. процессов. Полагают, что кратковрем. П. основана на активных механизмах, поддерживающих повышенную возбудимость определённых нейронных систем, вероятно, за счёт следовых процессов в синапсах, в т. ч. локальных изменений ионного состава, интенсивности выброса медиатора, чувствительности постсинаптич. мембраны и др. «Запись» информации в долговрем. П. у высших животных осуществляется при участии гиппокампа, выполняющего функции компаратора (блока сравнения) и детектора новизны информации. События, имеющие жизненно важное значение и вызывающие сильные эмоции, переводятся в долговрем. память быстро и закрепляются прочно. При формировании долговрем. П. связи между нейронами, входящими в состав нейронных систем, фиксируются в результате устойчивых изменений в синапсах и, возможно, в др. ультраструктурах клетки. Опыты с иссечением участков коры больших полушарий головного мозга и электрофизиол. исследования показывают, что «запись» каждого события распределена по б. или м. обширным зонам мозга. Информация о разных событиях отражается не только в возбуждении разных нейронов, но и в разл. комбинациях совозбуждённых участков и клеток мозга. Нейроны не делятся в течение жизни, и новые реакции могут вырабатываться и запоминаться нервной системой только на основе создания новых функц. связей между имеющимися в мозге клетками. Долговрем. изменения эффективности синапсов связывают с изменениями в биосинтезе и встраивании в мембрану белков, от к-рых зависит чувствительность синаптич. мембраны к медиатору. Биосинтез белков активируется при возбуждении

нейронов на разных уровнях организации ЦНС, а блокада синтеза РНК или белков затрудняет или исключает формирование долговрем. П. Возможно, что в основе долговрем. П. лежит структурная фиксация нейронных систем. Биохимич. организация клеточных процессов, приводящих к необходимым для формирования П. изменениям в системах нейронов, включает в себя и относительно неспецифич. их модуляцию посредством эндогенных пептидов.

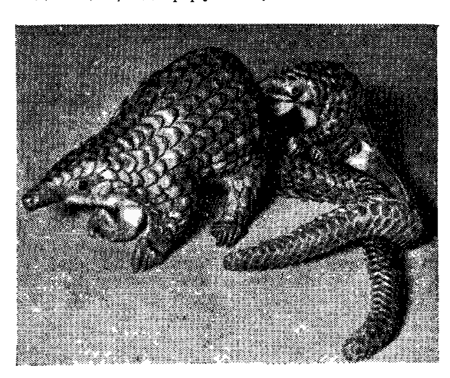
Общепринятого объяснения механизмов П. нет. Гипотеза молекулярного кодирования информации, допускавшая синтез уникальных для каждой поведенческой реакции пептидов, несостоятельна, т. к. пептиды, к-рым приписывалась роль таких носителей информации, оказались неспецифичными активаторами отд. зон мозга. Однако исследования в этой области развиваются, т. к. биохимич. и физиол. активность эндогенных пептидов мозга исключительно велика. Ряд гипотез нейрологич. П., созданных на основе генетической П. (хранение в последовательности нуклеотидов ДНК информации о структуре белков), и *иммунологической памяти* позвоночных экспериментально не подтверждён. В целом, по совр. данным, П. представляет собой системную функцию мозга, реализующуюся на мн. уровнях — от восприятия сигналов внеш. мира и их обработки нейронными системами мозга до цитохимич. и ультраструктурных изменений в отд. нейронах.
● Бериташвили И. С., Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение, 2 изд., М., 1974; Виноградова О. С., Гиппокамп и память, М., 1975; Клацки Р., Память человека. Структура и процессы, пер. с англ., М., 1978; Кругликов Р. И., Нейрохимические механизмы обучения и памяти, М., 1981.

ПА́НАКС (*Panax*), род растений сем. аралиевых. Многолетние травы с утолщённым корнем. Листья пальчатосложные, расположены мутовчато; цветки мелкие, обоеполые, в простом зонтике; плод — сочная костянка. 8 видов, в Вост. Азии и умеренном поясе Сев. Америки, в СССР 1 вид — женьшень. Корни видов П. используются для изготовления тонизирующих препаратов. Женьшень, П. пятилистный, или женьшень американский (*P. quinquefolium*), и азиатские виды — П. ложный (*P. pseudoginseng*) и П. японский (*P. japonicus*) культивируют в США и Канаде, а также на Ю. Китая и во Вьетнаме.

ПАНГА́МОВАЯ КИСЛОТА́, витамин B_{15}, 6-О диметилглипиновый эфир D глюконовой к-ты. Присутствует в растениях, животных тканях, микроорганизмах (дрожжи). Стимулирует окислит. превращения в организме, может служить донором метильных групп в реакциях метилирования (подобно холину), с чем связано её липотропное действие.

ПАНГЕ́НЕЗИС (от греч. pán — всё и génesis — рождение, происхождение), гипотеза Ч. Дарвина (1868) о механизме воспроизведения в потомстве признаков предыдущих поколений. Согласно П., все клетки организма отделяют мельчайшие частицы — геммулы, к-рые скапливаются в половых органах и образуют половые клетки; за счёт этого и происходит наследование признаков, в т. ч. и вновь приобретённых. Гипотеза П., возродила представления древних натурфилософов (Демокрит, Гиппократ), чего не подозревал Дарвин. Своей гипотезой он пытался объяснить явления размножения, как полового, так и бесполого, а также регенерацию. Ч. Дарвин хорошо понимал умозрительный характер гипотезы П. и называл её «временной гипотезой». Гипотеза П. была подвергнута эксперимент. проверке Ф. Гальтоном (1871) и отклонена им, как и большинством др. учёных. Принципиально иной характер имела теория внутриклеточного П. Х. де Фриза (1889), согласно к-рой в ядре клетки содержатся «пангены», определяющие все признаки целого организма, а в протоплазму выходят лишь те «пангены», к-рые определяют тип клеток.
● Гайсинович А. Е. Взгляды Ч. Дарвина на изменчивость и наследственность, в кн.: Из истории биологии, в. 2, М., 1970, с. 33—59.

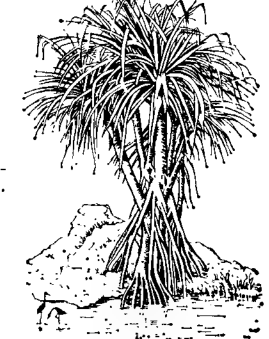
ПАНГОЛИ́НЫ, ящеры (Pholidota), отряд плацентарных млекопитающих. Филогенетически, возможно, являются ветвью древних несекомоядных. Узкоспециализир. группа; по ряду анатомич. признаков конвергентно сходна с неполнозубыми. Известны из отложений олигоцена — миоцена Европы и плейстоцена Азии. Дл. тела от 30 до 88 см, хвоста 35—80 см. Тело сверху и с боков покрыто черепицеобразно расположенными роговыми чешуями. Морда длинная, конич. формы. Конечности пятипалые, с мощными острыми когтями. Язык червеобразный (дл. до 25 см), служит для ловли насекомых. Зубов нет. Плацента примитивная (неотпадающая, диффузная). Единств. сем.



Белобрюхий панголин (*Manis tricuspis*) **с детёнышем.**

Manidae с 1 родом, 7 видами, в Африке к Ю. от Сахары, на о. Биоко (Фернандо-По), в Юго-Вост. Азии. Обитают в лесах, кустарниковых зарослях, саваннах. Образ жизни наземный и древесный, ночной. При опасности сворачиваются в шар. Днём скрываются в норах или дуплах. Питаются гл. обр. муравьями и термитами. Один раз в год рождают 1 детёныша, редко двух. Добываются ради мяса и чешуи, обладающей якобы лечебными свойствами. Численность нек-рых видов сокращается.

ПАНДА́НОВЫЕ, порядок (Pandanales) однодольных растений и его единств. сем. (Pandanaceae). Близки к циклантовым, с к-рыми, возможно, имеют общее происхождение. Вечнозелёные древовидные растения, внешне напоминающие пальмы, иногда — лианы с воздушными корнями. Листья дл. до 4 м, узкие, цельные, колючие по краям и средней жилке. Цветки раздельнополые, двудомные, без околоцветника. Соцветия — початки, реже метельчатые. Плод — ягода или костянка. П.— типичное палеотропич. семейство. 3 рода, ок. 880 видов (по др. данным, ок. 700), гл. обр. в тропиках Вост. полушария. Наиб. известен род панданус (*Pandanus*), включающий ок. 600 видов древовидных растений выс. 10—15 (до 25) м, имеющих б. ч. ходульные корни; иногда имеют вид кустарника. Нек-рые виды (*P. odorus* и др.) культивируют в тропиках ради съедобных плодов и листьев; листья мн. видов служат также важным источником волокна. Панданус полезный (*P. utilis*) и др. выращивают в оранжереях и комнатах.



Панданус вильчатый (*P. furcatus*).

ПАНДОРИ́НА (*Pandorina*), род вольвоксовых водорослей. 2 вида, в пресных водах. Колонии шаровидные или эллипсоидные, диам. 70—150 мкм, со слизистой оболочкой, состоят из 16, реже 8 или 32 двужгутиковых клеток. При бесполом размножении каждая клетка делится на 16 дочерних, образуя новую колонию. Половой процесс — гетерогамия. Повсеместно в пресноводном фитопланктоне встречается *P. morum*. См. рис. 2 при ст. *Вольвоксовые водоросли*.

ПА́НЕТА КЛЕ́ТКИ (по им. Й. Панета), энтероциты с ацидофильной зернистостью (enterocyti cum granulo acidophilo), клетки, располагающиеся группами или поодиночке на дне крипт тонкого кишечника млекопитающих. Содержат большое кол-во лизосом, что связано, вероятно, с их функцией подавления бактериальной флоры кишечника. На апикальном конце П. к. многочисленные микроворсинки. Не исключено, что ацидофильные гранулы П. к. принимают участие в процессе переваривания содержимого тонкого кишечника, вырабатывая пищеварит. ферменты.

ПАНКРЕАТИ́ЧЕСКИЙ СОК, поджелудочный сок, пищеварит. секрет поджелудочной железы; бесцветная жидкость щелочной реакции. Содержит ферменты: трипсин, химотрипсин, эластазу, карбоксипептидазу, фосфолипазу, синтезируемые в форме проферментов, и нек-рые другие, расщепляющие белки, жиры и углеводы в процессе пищеварения. В состав П. с. входят также креатинин, мочевина, мочевая к-та, микроэлементы и др. У человека за сутки выделяется обычно 1,5—2 л П. с. Секреция находится под контролем нервной и эндокринной систем (секретина, холецистокинина, химоденина). Физиол. стимуляторы отделения П. с.— соляная и нек-рые др. к-ты, жёлчь, пища.

ПАНМИКСИ́Я (от греч. pán — всё и míxis — смешивание), свободное скрещивание разнополых особей с разными генотипами в популяции перекрёстнооплодотворяющихся организмов. Та или иная степень П. характерна для подавляющего большинства видов растений и животных. Полная П. возможна лишь в идеальных популяциях (бесконечно больших, где нет отбора, давления мутаций, миграций, не оказывают влияния др. факторы изо-

ляции), в к-рых достигается случайное комбинирование гамет и равновесное распределение частот генотипич. классов особей в соответствии с *Харди — Вайнберга законом*.

ПАНСПЕРМИЯ (от греч. pán — всё и *сперма*), гипотеза о возможности переноса жизни в космич. пространстве с одного тела на другое. В более узком смысле — гипотеза занесения жизни на Землю из космоса, предложенная Г. Рихтером в 1865 и окончательно сформулир. С. Аррениусом в 1895. Согласно этой гипотезе, наиб. вероятно попадание живых организмов внеземного происхождения на нашу планету с метеоритами и космич. пылью. Это предположение опирается на данные о высокой устойчивости нек-рых микроорганизмов и их спор к радиации, глубокому вакууму и др. воздействиям. Однако до сих пор нет достоверных фактов, подтверждающих внеземное происхождение микроорганизмов, найденных в метеоритах. См. также *Экзобиология*.

ПАНТЕРА, ныне редко употребляемое назв. *леопарда*. Чёрной П. наз. меланистич. (темноокрашенную) форму. Ранее П. наз. также род больших кошек.

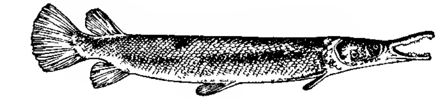
ПАНТОДОНТЫ (Pantodonta), отряд вымерших копытных. Известны из палеогена Сев. полушария. Достигали размеров небольшого носорога. Мозг маленький, коренные зубы низкокоронковые, гребенчатые; конечности короткие, пятипалые. 6 сем., ок. 25 родов, св. 50 видов. Более прогрессивные копытные заняли их место уже в конце эоцена.

ПАНТОТЕНОВАЯ КИСЛОТА, витамин B_5, продукт соединения β-аланина с пантоевой к-той. Водорастворима. Синтезируется зелёными растениями, микроорганизмами, в т. ч. кишечной микрофлорой. В составе кофермента А участвует в обмене липидов, углеводов, белков и в др. процессах метаболизма. Недостаточность П. к. в организме вызывает замедление роста, поражение кожи, поседение волос, нарушение деятельности нервной системы и желудочно-кишечного тракта; у человека встречается редко, т. к. суточная потребность его (10 мг) удовлетворяется при питании (П. к. содержится во мн. продуктах животного и растит. происхождения). Кальциевую соль П. к. применяют в медицине.

ПАНТОТЕРИИ трёхбугорчатые (Pantotheria, или Trituberculata), подкласс вымерших млекопитающих. Известны с нижней юры до верхнего мела Евразии, Сев. Америки и Африки. 4 сем., ок. 25 родов, более 30 видов. Размером с мышь или крысу. Найдены лишь остатки челюстей и зубов. Судя по строению зубов — насекомоядные; возможно, питались также птицами, яйцами, плодами. В мелу от П. произошли сумчатые и плацентарные.

ПАНТЫ, молодые, неокостеневшие, растущие рога взрослых самцов маралов, изюбрей и пятнистых оленей. Снаружи покрыты кожей с нежным коротким бархатистым волосом. Срезанные П. используют для приготовления лекарств. средства — пантокрина.

ПАНЦИРНИКООБРАЗНЫЕ, панцирные щуки (Lepisosteiformes), отряд ганоидных рыб. Известны с верхнего мела. Дл. от 75 см до 3—4 м (как исключение — до 6 м), масса достигает 150 кг и более. Тело удлинённое, покрыто панцирем из ромбовидных ганоидных чешуй; рыло вытянутое, челюсти с мощными зубами. Осевой скелет полностью окостеневший, есть кожные кости на голове. Лучи жаберной перепонки немногочисленны. Спинной и анальный плавники короткие, отодвинуты кзади. Брызгальца нет. Хвостовой плавник усечённо-округлый. 1 совр. сем. с единств. родом панцирников (*Lepisosteus*) и 6 видами. Обитают в пресных водоёмах Сев. и Центр. Америки (от Великих озёр до Коста Рики, есть на Кубе). Малоподвижные хищные рыбы-засадчики, настигающие добычу резким броском. Нерест на мелководье. Промыслового значения не имеют.


Панцирная щука *Lepisosteus tristoechus*.

ПАНЦИРНЫЕ, хитоны (Loricata, Polyplacophora), класс боконервных моллюсков. Известны с раннего кембрия. Тело (дл. от 0,5 до 35 см) продолговато-овальное или червеобразное, разделяется на голову, туловище и широкую плоскую мускулистую ногу. Раковина из 8 (у нек-рых вымерших из 7) подвижно сочленённых пластинок позволяет П. сворачиваться на брюшную сторону, подобно мокрицам. В щелевидной мантийной полости многочисл. перистые жабры (от 6 до 80). Радула с 13—17 зубами в каждом сегменте. Имеются своеобразные органы чувств — эстеты, находящиеся в пронизывающих раковину каналах; служат, повидимому, для восприятия давления воды, частично преобразованы в глазки. 4 отр., ок. 1000 видов. Встречаются во всех морях, наиб. разнообразны и многочисленны в Юж. полушарии; в СССР — ок. 40 видов, в северных, дальневосточных и Чёрном морях. Раздельнополы. Личинка плавающая, взрослые — медленно ползают по камням, в полосе прибоя прочно присасываются к ним подошвой ноги. Питаются водорослями, детритом, отд. виды — корненожками. Нек-рые виды (*Cryptochiton stelleri*, рода *Acanthopleura*) употребляются в пищу жителями Тихоокеанского побережья. См. рис. 3 в табл. 31 и рис. 8 в табл. 32.

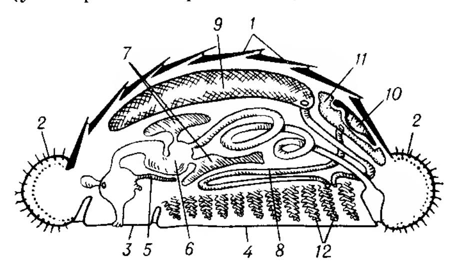


Схема организации панцирных моллюсков: *1* — пластинки раковины; *2* — мантия, покрытая кутикулой и спикулами; *3* — головная лопасть; *4* — нога; *5* — радула; *6* — желудок; *7* — печень; *8* — почка; *9* — гонада; *10* — сердце; *11* — перикард; *12* — жабры.

● Яковлева А. М., Панцирные моллюски морей СССР (Loricata), М.— Л., 1952.

ПАНЦИРНЫЕ КЛЕЩИ, орибатиды (Oribatei), группа семейств (до 140) клещей отр. акариформных. Дл. 0,1—1,5 мм, покровы коричневые или чёрные, обычно сильно склеротизованные (отсюда назв.). Ок. 6500 видов, распространены широко; в СССР — 1100 видов, в т. ч. из родов *Belba*, *Cepheus*, наиб. разнообразны в лесах на юге Д. Востока и в Закавказье. Массовые обитатели всех типов почв, одна из важнейших групп почвенной микрофауны (до 50—300 тыс. особей на 1 $м^2$ почвы, биомасса — 1—10 г). Реже встречаются в чистых стоячих пресных водоёмах и мор. литорали. Питаются грибами, растит. остатками и почв. микрофлорой, реже живыми тканями растений или мелкими животными. Ряд П. к.— промежуточные хозяева нек-рых гельминтов домашних и диких животных. См. рис. 2 и 3 в табл. 30 А.

● Буланова-Захваткина Е. М., Панцирные клещи — орибатиды, М., 1967; Криволуцкий Д. А., Фауна орибатид СССР и ее региональные особенности, в кн.: Экология и фауна животных, Тюмень, 1977.

ПАНЦИРНЫЕ РЫБЫ, сборная группа, в к-рую объединяли палеозойских бесчелюстных и рыб вымершего класса плакодерм. В совр. лит-ре термин «П. р.» иногда употребляют как синоним *плакодерм*.

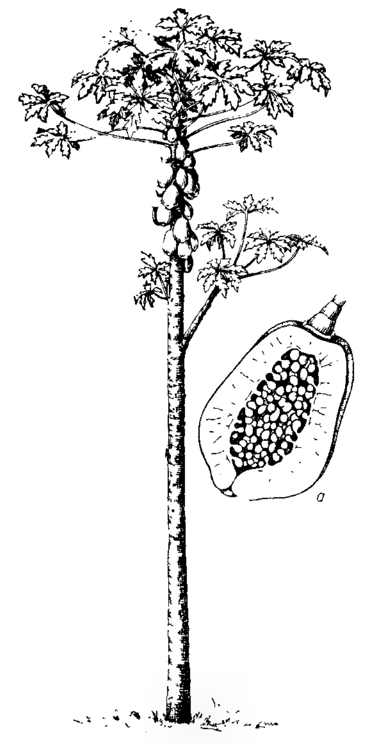
ПАНЦИРЬ (lorica), 1) твёрдое защитное образование, иногда подвижное, полностью или частично покрывающее тело нек-рых животных. У беспозвоночных П. возникает из утолщённого хитинового покрова или из известковых пластинок. У высших ракообразных (напр., у крабов), мн. клещей и двупарноногих многоножек хитиновый П. пропитан известковыми солями, придающими ему бóльшую прочность. П. из известковых пластинок присущ иглокожим (напр., морским ежам). Среди позвоночных П. есть у представителей всех классов, кроме птиц. Особенно был развит костный П. у ископаемых бесчелюстных. Среди совр. рыб П. из ромбич. ганоидной чешуи покрывает тело амер. панцирных щук и афр. многопёрообразных; П. из костных пластинок — у мн. рыб (панцирных сомов, мор. кузовков и др.). Среди земноводных брюшной П. был развит только у стегоцефалов. Костный П. имели нек-рые вымершие пресмыкающиеся. Особенно хорошо развит П. у черепах (состоит из 2 щитов — спинного (карапакса) и брюшного (пластрона), образованных костными пластинками и покрытых снаружи роговыми щитками) и у крокодилов (из крупных костных щитков, покрытых снаружи роговыми). Среди млекопитающих П. был у глиптодонтов (костный спинной щит); из совр. форм П. имеется у броненосцев (подвижно соединённые отд. костные щитки) и панголинов (крупные, налегающие друг на друга роговые чешуи). 2) Прочный наруж. покров нек-рых одноклеточных водорослей. Может быть сплошным (нек-рые эвгленовые водоросли, золотистые водоросли), из 2 половинок (диатомовые водоросли и нек-рые динофитовые водоросли), из щитков или чешуек (нек-рые динофитовые и золотистые водоросли).

ПАПАВЕРИН, алкалоид опийного мака, производное изохинолина. Расслабляет гладкую мускулатуру кровеносных сосудов, бронхов, кишечника. Гидрохлорид П. применяют в медицине.

ПАПАИН, растительный протеолитический фермент; катализирует расщепление пептидных связей в белках и пептидах, а также гидролизует амиды, эфиры и тиоэфиры. П. получен в кристаллич. виде из млечного сока папайи, где присутствует в больших кол-вах. Молекула П.— полипептидная цепь, состоящая из 212 аминокислотных остатков, содержит 4 дисульфидных мостика и каталитически важный остаток цистеина; мол. м. 23 350. Применяют для мягчения мяса, обработки кож, осветления напитков.

ПАПАЙЯ, дынное дерево (*Carica papaya*), растение сем. кариковых поряд-

ка фиалковых. Древовидный ствол выс. 4—6 м увенчан кроной из 5—7-лопастных листьев. Цветки 5-членные, желтовато-белые, чаще однополые (растения обычно двудомные). Плод — ягода, похожая на дыню (отсюда второе назв.). П. в диком виде неизвестна, происходит из Центр. Америки, культивируется с древних времён в тропиках. Плоды используют в свежем и переработанном виде как диетич. продукт, способствующий пищеварению. Из млечного сока незрелых плодов и листьев получают протеолитич. фермент папаин.



Папайя (общий вид дерева): *а* — продольный разрез плода.

ПАПИЛЛОМАВИ́РУСЫ (*Papillomavirus*), род ДНК-содержащих вирусов сем. паповавирусов. Диам. вирусных частиц 55 нм. Мол. м. ДНК — 5 млн. Типичные представители — вирус бородавок человека и кроличий вирус папилломы Шопа.

ПАПИЛЛЯ́РНЫЕ ЛИ́НИИ И УЗО́РЫ (от лат. papilla — сосок), сосочковые линии, линии, покрывающие ладонные и подошвенные поверхности, включая пальцы, у человека, приматов и нек-рых других млекопитающих. Представляют собой линейные утолщения как в глубине, так и на поверхности эпидермиса. Снабжены большим кол-вом чувствит. нервных окончаний. П. л. и у. образуются в утробном периоде, их рисунок всю жизнь остаётся неизменным. Могут служить признаками-маркерами генотипа.

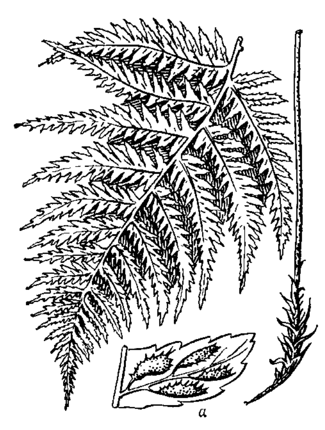
ПАПИ́РУС (*Cyperus papyrus*), многолетнее травянистое растение из рода сыть. Стебли до 5 м выс., трёхгранные, толстые, с чешуевидными листьями при основании. Соцветие крупное, зонтиковидное с многочисл. цилиндрич. колосьями (дл. 1—2 см) из небольших плоских колосков. П. произрастает в тропич. Африке, образуя вдоль берегов рек и озёр в медленно текущей воде обширные заросли. В древности П. культивировали в Египте (считался царским растением со времени Птолемеев — с нач. 3 в. до н. э., в 1 в. до н. э. на него была введена царская монополия), Палестине и нек-рых странах Юж. Европы. Стебли использовали для изготовления писчего материала, тканей, обуви, плотов, челноков, циновок, а также в пищу. Как декор. растение П. разводят в садах, парках, оранжереях. Из стеблей П. были построены корабли древних мореплавателей. Папирусом нередко неправильно наз. сыть очередполистную.

ПАПОВАВИ́РУСЫ (Papovaviridae), семейство ДНК-содержащих сферических вирусов, лишённых липопротеидной оболочки. Диам. вирусных частиц 45—55 нм. капсид икосаэдрический. Содержат единичную кольцевую двухцепочечную молекулу ДНК (мол. м. 3—5 млн.). Размножаются в клеточных ядрах позвоночных. Могут включаться в геном клетки. Многие П. вызывают образование опухолей. 2 рода: папилломавирусы и полиомавирусы.

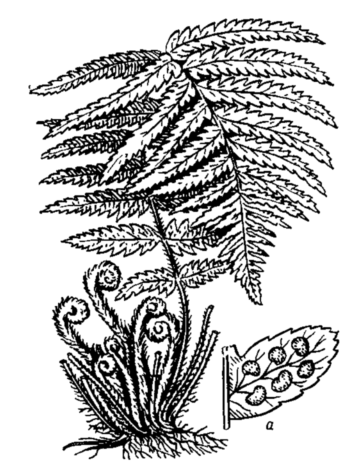
ПА́ПОРОТНИК ЖЕ́НСКИЙ, кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), растение рода кочедыжник. Крупный папоротник с толстым коротким чешуйчатым корневищем, несущим раскидистый пучок светло-зелёных дважды или трижды тонко рассечённых изящных листьев. Сорусы на боковых жилках ниж. поверхности листьев, эллиптич. или изогнутые, с бахромчатым индузием. Характерен для лесной зоны Евразии и Сев. Америки, заходит в Арктику. Лекарств. и декор. растение (большое число культурных форм, выращиваемых в садах). Молодые листья и корневища съедобны.

ПА́ПОРОТНИК МУЖСКО́Й, щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), многолетнее растение рода щитовник. Крупный папоротник с толстым чешуйчатым восходящим корневищем, несущим пучок дваждыперисторассечённых листьев дл. до 1—1,5 м. Сорусы с почковидным плёнчатым индузием. Назв. «мужской» получил из-за более тёмных и жёстких листьев по сравнению с папоротником женским, с к-рым иногда растёт рядом. Преим. в лесной зоне Евразии и Сев. Америки, в горах поднимается до альп. и горнотундрового поясов; в СССР — в Европ. части, Ср. Азии и Сибири. С древности известен как лекарств. растение.

ПАПОРОТНИКОВИ́ДНЫЕ, папоротники (Polypodiophyta), отдел высших споровых растений. Произошли, вероятно, от риниофитов. Для П., как и для др. высших растений, характерно чередование поколений. Доминирует бесполое поколение, или спорофит,— б. ч. многолетние, травянистые или древовидные растения с придаточными корнями, стеблями и листьями. По размерам варьируют от тропич. древовидных форм выс. 25—30 м до крошечных растениц длиной в неск. мм. У большинства совр. П. проводящая система стеблей в виде диктиостелы или сифоностелы, у нек-рых видов более примитивных семейств — типа протостелы. Ксилема обычно состоит из трахеид. Листья П. (часто наз. вайями) у большинства в молодом состоянии улиткообразно свёрнуты, взрослые — перистые (от однажды- до многократноперистых), реже — простые или пальчатые; дл. от 2—4 мм до 30 м. Листья П. часто совмещают функции фотосинтеза и спороношения, но у многих (страусник, оноклея) они дифференцированы на стерильные (фотосинтезирующие) и фертильные (несущие спорангии). Спорангии у большинства совр. П. мелкие, с небольшим (часто 64) числом спор, у



Папоротник женский: *а* — сегмент листа с сорусами; отдельно — корневище.



Папоротник мужской: *а* — сегмент листа с сорусами.

ужовниковых и мараттиевых — крупные (до 15 000 спор); обычно снабжены механизмом для вскрывания и рассеивания спор; у нек-рых мараттиевых и ужовниковых срастаются в синангии, у большинства П. образуют на спорофиллах или на обычных листьях сорусы. У большинства П. споры морфологически одинаковые (равноспоровость), реже (у сальвиниевых, азолловых и марсилеевых) дифференцированы на микро- и мегаспоры (разноспоровость). Из споры равноспоровых П. вырастает гаплоидное половое поколение — обоеполый гаметофит, или заросток, представляющий собой тонкие зелёные недолговечные пластиночки шир. до 5 мм, чаще сердцевидной формы, с архегониями и антеридиями преим. на ниж. стороне. У мн. тропич. П. гаметофит долгоживущий, лентовидный, вегетативно размножающийся выводковыми почками — геммами, или нитчатый, похожий на водоросли. У нек-рых видов гаметофит цилиндрический, бесхлорофилльный, подземный и микоризный. У разноспоровых П. гаметофиты разнополые, сильно редуцированные. После оплодотворения, происходящего при наличии воды, в к-рой перемещаются многожгутиковые сперматозоиды (антерозоиды), из зиготы вырастает новый диплоидный спорофит. 3 совр. класса: полиподиопсиды (Polypodiopsida),

мараттиопсиды (Marattiopsida), ужовниковые, или офиоглоссопсиды (Ophioglossopsida). Полиподиопсиды включают 6 порядков: осмундовые (Osmundales), схизейные (Schizaeales), полиподиевые (Polypodiales), циатейные (Cyatheales), марсилеевые (Marsileidae), сальвиниевые (Salviniales). Этот класс содержит наиб. число видов, многие из к-рых хорошо известны (кочедыжник, щитовник, асплениум, адиантум, страусник, ужовник и др.). В классе мараттиопсид 1 порядок мараттиевых (Marattiales), в классе ужовниковых — 1 монотипный порядок ужовниковых (Ophioglossales). 300 родов, ок. 12000 совр. видов. Распространены широко, наибольшее число видов, резко различающихся по образу жизни и жизненным формам (наземные, наскальные, водные П., эпифиты, лианы, древовидные П.),— в тропиках. Многие П. выращивают как декоративные. Молодые листья нек-рых видов и сердцевину древовидных П. употребляют в пищу. Нек-рые П. лекарственные. Водные П. рода азолла в тропич. Азии служат азотным удобрением рисовых полей. П.— одна из наиб. древних групп высших растений. Геол. история совр. П. прослеживается с позднего триаса (большинство полиподиопсид) или с карбона — перми. 4 класса вымерли в девоне — перми (Aneurophytopsida, Archaeopteridopsida, Cladoxylopsida, Zygopteridopsida).

ПÁРА... (от греч. pará — возле, мимо, вне), часть сложных слов, обозначающая нахождение рядом, а также отклонение, нарушение чего-либо (напр., *парабиоз*).

ПАРААМИНОБЕНЗÓЙНАЯ КИСЛОТÁ, П А Б К, в и т а м и н H_1, широко распространена в природе. Ростовой фактор мн. микроорганизмов (в т. ч. населяющих кишечник животных и человека), к-рые синтезируют из неё фолиевую к-ту. Являясь составной частью фолиевой к-ты, П. к. способствует синтезу пуринов и пиримидинов, а следовательно, РНК и ДНК. Влияет на обмен нек-рых биогенных аминов. Этиловый (анестезин) и диэтиламиноэтиловый (новокаин) эфиры П. к. применяют в медицине. Антагонисты П. к.— сульфаниламидные препараты, антимикробное действие к-рых основано на их способности за счёт структурного сходства с П. к. нарушать использование П. к. для синтеза фолиевой к-ты микроорганизмами. П. к. богаты печень, почки, сердце, дрожжи.

COOH

NH_2

ПАРАБИÓЗ (от *пара...* и *...биоз*), 1) реакция возбудимой ткани на воздействие раздражителей, характеризующаяся тем, что изменённый участок нерва (мышцы) приобретает низкую лабильность и поэтому не способен к проведению заданного ритма раздражения. Понятие и теория П. разработаны Н. Е. Введенским (1901). П. при развитии проходит ряд фаз: п р о в и з о р н у ю, или у р а в н и т е л ь н у ю,— способность нерва (мышцы) к проведению ритмич. импульсов одинаково снижена для раздражений любой силы; п а р а д о к с а л ь н у ю — сильные раздражения не передаются через изменённый участок нерва, а слабые способны вызывать значит. сокращения мышцы; т о р м о з я щ у ю — нерв утрачивает всякую способность к проведению возбуждения. П.— явление обратимое, но усиление повреждающего фактора может привести к необратимым нарушениям жизнедеятельности и к смерти. Введенский рассматривал П. как особое состояние стойкого, неколеблющегося возбуждения, с к-рым суммируются приходящие волны возбуждения и углубляют его, а также как модель перехода возбуждения в горможение в нервных центрах. В совр. лит-ре термин «П.» употребляется гл. обр. применительно к экстремальным и патологич. ситуациям.

2) Искусств. соединение двух (реже трёх) животных через кровеносную систему или сращением их тканей для изучения взаимовлияний одного организма на другой. П. легче осуществить у просто организованных животных (кишечнополостные, черви), а также у хвостатых земноводных; у теплокровных П. удаётся с большим трудом.

● В в е д е н с к и й Н. Е., Избр. произв., ч. 2, М., 1951.

ПАРАБРÓНХИ (от *пара...* и *бронхи*), л ё г о ч н ы е т р у б о ч к и, тонкие трубочки, пронизывающие лёгкое птиц. Система П. соединяет бронхи второго порядка, гл. обр. дорсальные и вентральные бронхи. Стенки П. образованы мышечно-эластич. тканью и несут многочисл. отверстия, ведущие в бронхиолы. В осн. части П. воздух движется в одном направлении при вдохе и при выдохе.

ПАРАГÁНГЛИИ (от *пара...* и *ганглий*), эндокринные железы позвоночных, продуцирующие гл. обр. катехоламины, а также являющиеся добавочными органами нервной системы, осуществляющими хеморецепцию. Одни П., в г. ч. мозговое вещество надпочечников, поясничный, аортальный П., состоят из секреторных *хромаффинных клеток*, вспомогательных (обкладочных типа нейроглии) клеток и соединительной ткани; в эмбриогенезе они возникают и мигрируют вместе с нейробластами симпатич. нервной системы. Другие П. являются нехромаффинными (преим. в местах разветвления парасимпатич. нервной системы), в г. ч. глазничные П., лёгочные, костномозговые, оболочек мозга, каротидный и П. по ходу сосудов туловища и конечностей; они происходят из эмбриональных закладок по ходу IX и X пар черепномозговых нервов.

П. впервые появляются у низших позвоночных и выполняют в осн. рецепторную функцию. В филогенезе постепенно возрастает роль П. как эндокринных органов. У высших позвоночных П. дифференцируются: в цитоплазматич. сети хромаффинных клеток имеется большое кол-во мелких гранул, содержащих адреналин (адреноциты) или норадреналин (норадреноциты); нехромаффинные клетки предположительно секретируют полипептидные гормоны, не являющиеся катехоламинами. У нек-рых П. (каротидный П., надсердечный П.) развилась уникальная способность реагировать усилением секреции в ответ на недостаток кислорода. Большинство клеток П. либо прилегает к стенкам сосудов, либо сосуды образуют в П. густую сеть (гломус). Роль П. заключается в мобилизации систем организма для обеспечения его активной деятельности при *стрессе*. Посредством секретов П. в организме осуществляется регуляция общих и местных физиол. реакций.

● С м и т т е н Н. А., Симпато-адреналовая система в фило- и онтогенезе позвоночных, М., 1972; А в а к я н О. М., Симпато-адреналовая система, Л., 1977.

ПАРАГВÁЙСКИЙ ЧАЙ, п а д у б п а р а г в а й с к и й, м а т э (*Ilex paraguariensis*), растение рода падуб. Вечнозелёное дерево выс. 4—16 м. Растёт в Аргентине, Бразилии и Парагвае, в подлеске на выс. 500—900 м над ур. м. Заросли его значительно истреблены. Листья и молодые побеги содержат кофеин и дубильные вещества, употребляются для приготовления тонизирующего напитка матэ. Разводится на плантациях в странах Лат. Америки.

ПАРАЗИТИ́ЗМ (греч. parásitos — нахлебник, от *пара...* и sitos — хлеб, пища), форма взаимоотношений двух различных организмов, принадлежащих к разным видам и носящая антагонистич. характер, когда один из них (паразит) использует другого (хозяина) в качестве среды обитания (среда 1-го порядка) или источника пищи, возлагая на него регуляцию своих отношений с внеш. средой (среда 2-го порядка). П. известен на всех уровнях организации живого, начиная с вирусов и бактерий и кончая высшими растениями и многоклеточными животными. Внеш. проявления отношений в системе «паразит — хозяин», степень их специализации (разл. приспособления к паразитированию и приуроченность паразитов к разл. органам и тканям) и специфичности (приуроченность определ. вида паразита к определ. виду хозяина) могут быть различными. Считают, что узкая специфичность указывает на давнее происхождение системы и отражает филогению хозяина и паразита. Антагонистичность отношений в системе «паразит — хозяин» определяется более тесным, чем при комменсализме, взаимодействием партнёров, при к-ром организм хозяина часто воспринимает паразита как антиген, вызывающий образование антител и др. иммунобиол. реакции. В процессе эволюции этой системы проявляется тенденция к сглаживанию антагонистич. отношений между партнёрами (напр., низкая патогенность мн. паразитов в филогенетически древних системах). Однако даже в самых стабильных системах «паразит — хозяин» отношения между партнёрами построены по принципу неустойчивого равновесия, нарушение к-рого может привести к распаду системы и гибели одного или обоих партнёров. Отношения между паразитом и хозяином, подобно отношениям в системе «хищник — жертва», подчинены определённым экологич. закономерностям. Паразиты принимают участие в регуляции численности популяций хозяев (на этом основаны мн. биол. методы борьбы), а иногда определяют направленность микроэволюц. процессов (напр., у нек-рых групп населения Африки как реакция на действие возбудителя малярии может сохраняться ген серповидно-клеточной анемии).

Паразитов подразделяют на облигатных (обязательных) и факультативных (необязательных). Различают временный П. (когда паразиты нападают на хозяев только для питания) и стационарный П. (паразиты проводят на хозяине б. ч. жизни). Паразитов делят также на эктопаразитов, обитающих на поверхности тела хозяина, и эндопаразитов, живущих во внутр. полостях, тканях и клетках хозяина. Стационарные паразиты могут быть периодическими (у них в цикле развития сохраняются свободноживущие стадии) и постоянными (проходят полное развитие в организме хозяина). Характерная особенность паразитов редукция у них одних органов (напр., пищеварит. системы, органов чувств, конечностей) и усложнение других (половой системы, органов прикрепления). С развитием паразитич. свойств возрастает специализация паразита, сужается круг его хозяев.

У животных паразиты встречаются среди мн. типов. Имеются отряды и классы, целиком представленные паразитами (напр., из простейших — споровики, из плоских червей — трематоды, моногенеи и цестоды, из насекомых — блохи, вши). Как правило, хозяин бывает заражён неск. видами паразитов, к-рые локализуются в разл. органах и тканях и образуют своеобразное сообщество — паразитоценоз. Часто жизненный цикл паразита чрезвычайно сложен и связан не с одним, а с неск. хозяевами, иногда далёкими друг от друга в систематич. отношении.

Пути проникновения паразитов в организм хозяина различны: они могут попадать в пищеварит. тракт с пищей, активно пробуравливать покровы и внедряться через них, передаваться при посредстве переносчиков и др. Известны такие формы паразитич. взаимоотношений, когда сами паразиты служат хозяевами для др. паразитов, напр. нек-рые микроспоридии (в частности, ноземы), паразитируют в трематодах, цестодах и др. паразитах. Такое явление наз. гипер-, или сверхпаразитизмом; у насекомых могут быть паразиты 2-го, 3 го и 4-го порядков.

Геогр. распространение паразитов связано с распространением их хозяев и с особенностями среды обитания. Часто ареалы паразитов и их хозяев совпадают, иногда определённые паразиты встречаются только в узкой части ареала хозяина. На этом основана, напр., биоиндикация промысловых стад рыб (паразиты-индикаторы).

Среди грибов и растений также известно мн. паразитич. видов (неизвестны паразитич. формы мхов, папоротникообразных и голосеменных). Одни растения-паразиты содержат хлорофилл и могут вырабатывать органич. вещества в процессе фотосинтеза, другие питаются только за счёт хозяина. Б. ч. грибов и растений-эктопаразитов находится вне хозяина (мучнисторосяные грибы, повилика и др.), лишь органы питания (гаустории) контактируют с живыми клетками. Тело эндопаразитов (мн. паразитич. грибы, у цветковых — раффлезиевые) погружено в живую ткань хозяина, снаружи остаются лишь органы размножения. Мн. низшие грибы — внутриклеточные паразиты. Облигатные и близкие к ним паразиты (ржавчинные, головнёвые и мучнисторосяные грибы) поражают преим. хорошо развитые растения; факультативные же — обычно поражают их изолир. части (напр., овощи и плоды при хранении). Изучение разл. особенностей П. чрезвычайно важно для борьбы с паразитами — возбудителями болезней человека, промысловых и домашних животных, а также диких и культурных растений. См. также *Симбиоз*, *Комменсализм*, *Мутуализм*, *Хищничество*.

● Шульман С. С., Добровольский А. А., Паразитизм и смежные с ним явления, в кн.: Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. 27, Л., 1977; Уэйклин Д., Генетический контроль восприимчивости и устойчивости к паразитарным болезням, пер. с англ., М., 1983.

ПАРАЗИТИ́ЧЕСКИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫ́ЛЫЕ, группа надсемейств перепончатокрылых насекомых подотр. стебельчатобрюхих. Нек-рые систематики выделяют П. п. в особый подотр. Parasitica на основании паразитич. образа жизни личинок. В отличие от жалящих перепончатокрылых (ос, пчёл, муравьёв) забота о потомстве у самок П. п. ограничивается обычно откладкой яйца на хозяина (эктопаразиты) или внутрь его (эндопаразиты). Кроме паразитирующих на животных видов (наездников) к П. п. относят и растительноядных паразитов — орехотворок.

ПАРАЗИТОЛО́ГИЯ (от греч. parásitos — нахлебник, паразит и ...*логия*), раздел биологии, изучающий паразитов, их взаимоотношения с хозяевами и окружающей средой, а также вызываемые ими заболевания и меры борьбы с ними у человека, животных и растений. По объектам паразитирования П. подразделяют на медицинскую П. (изучает паразитов человека), ветеринарную (изучает паразитов домашних и промысловых животных) и агрономическую, или фитопаразитологию (изучает паразитов растений). Становление П. связано с именами К. А. Рудольфи, Р. Лейкарта, Н. А. Холодковского и др. учёных. Большой вклад в развитие П. в СССР внесли Е. Н. Павловский, разработавший учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний, К. И. Скрябин — создатель отечеств. гельминтологии, В. А. Догель и В. Н. Беклемишев — основатели экологической П. В общей П. наибольшее развитие получили изучение фауны и систематики паразитов, общих закономерностей паразитизма. Развитие экологич. П. привело к возникновению популяционной П., в к-рой взаимодействие паразита и хозяина рассматривают на популяц. уровне. Достижения П. используют в практич. целях при разработке биол. и интегрированных методов борьбы с паразитами, для охраны здоровья человека и для решения ряда проблем биологии (коэволюция, филогения и др.). П. тесно связана с мн. зоол. и ботан. дисциплинами.

● Павловский Е. Н., Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней, 5 изд., т. 1—2, М.— Л., 1946—48; Догель В.А., Общая паразитология, 3 изд., Л., 1962; Кеннеди К. Р., Экологическая паразитология, пер. с англ., М., 1978; Гинецинская Т. А., Добровольский А. А., Частная паразитология, т. 1—2, М., 1978.

ПАРАЛЛЕЛИ́ЗМ (от греч. parállēlos — идущий рядом, параллельный), независимое развитие сходных признаков в эволюции близкородственных групп организмов. В результате П. вторично приобретённое сходство разных групп как бы накладывается на их сходство, обусловленное общностью происхождения. Так возникает особая категория сходства органов у разных видов — *гомойология*. П. широко распространён в филогенезе разл. групп организмов. Так, по-видимому, путём П. развивались приспособления к водному образу жизни в трёх линиях эволюции ластоногих (моржи, ушастые и настоящие тюлени); у неск. групп крылатых насекомых передние крылья преобразовались в надкрылья; у разных групп кистепёрых рыб развивались признаки земноводных; у неск. групп зверообразных пресмыкающихся (терапсид) — признаки млекопитающих. Признаки покрытосеменных растений независимо и параллельно развивались в разных линиях эволюции их предков — проангиоспермов. Возникновение П. связано с сохранением родственными группами организмов определённой генетич. общности, а также сходства процессов онтогенеза и его регуляции. В генофондах родств. видов закономерно появляются сходные (гомологичные) мутации (закон гомологич. рядов в наследств. изменчивости, установленный Н. И. Вавиловым). При действии на популяции родственных видов сходно направленного естеств. отбора изменения этих популяций идут сходными путями, что и выражается в П. См. также *Конвергенция*.

ПАРАМЕ́ЦИИ (*Paramecium*), род ресничных инфузорий отр. плёнчаторотых (Hymenostomatida). Тело удлинённо овальное, дл. 60—300 мкм. Реснички распределены равномерно (у каждой особи до 10—15 тыс.). Перистом неглубокий, с трубчатой предротовой полостью («глоткой»). Сократит. вакуоли с радиальными приводящими каналами. В ядерном аппарате 1 макронуклеус, 1—4 микронуклеуса. Ок. 15 видов. Пресноводные, реже солоноватоводные, свободноживущие. Питаются бактериями. Туфельки *P. aurelia*,

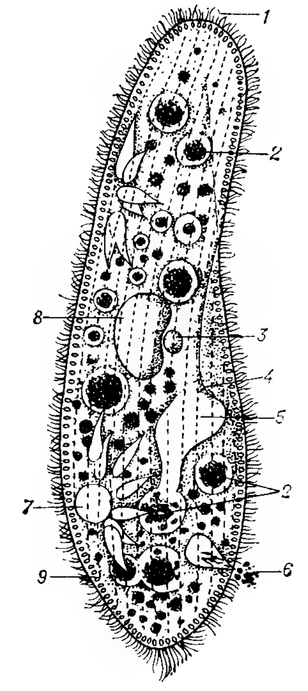


Схема строения *Paramecium caudatum*: *1* — реснички; *2* — пищеварительные вакуоли; *3* — микронуклеус; *4* — ротовое отверстие; *5* — «глотка»; *6* — непереваренные остатки пищи, выброшенные из сократительной вакуоли; *7* — сократительная вакуоль; *8* — макронуклеус; *9* — трихоцисты.

P. bursaria, *P. caudatum* широко используются в цитологич., генетич., биохимич. и др. исследованиях (разработана методика их длительного и массового культивирования). Цитоплазма или ядра определённых штаммов П. содержат те или иные симбиотич. бактерии, специфичные как для вида П., так и для типа ядра или для цитоплазмы. Для *P. bursaria* характерен внутриклеточный симбиоз с одноклеточными зелёными водорослями — зоохлореллами.

ПАРАМИКСОВИ́РУСЫ (Paramyxoviridae), семейство РНК-содержащих вирусов. Диам. вирусных частиц 100—300 нм, нуклеокапсид спиральный, заключён в полиморфную липопротеидную оболочку. Содержат единичную одноцепочечную линейную молекулу РНК (мол. м. 7 млн.). Размножаются в цитоплазме клеток позвоночных, созревая путём почкования на цитоплазматич. мембранах. Вирионная РНК неинфекционна и комплементарна информационной РНК П. Распространяются без переносчиков. Индуцируя слияние клеток, П. приводят к образованию многоядерных гигантских клеток — поли-

кариоцитов. Вызывают поражения дыхат. путей, а также тяжёлые генерализов. инфекции у животных и человека.

ПАРА́НТРОПЫ (от *пара...* и греч. ánthrōpos — человек), назв. вымерших человекообразных обезьян. Фрагменты массивного черепа, челюстей, очень крупных коренных зубов обнаружены в Вост. и Юж. Африке (1938, 1948—51). Геол. возраст находок датируется началом плейстоцена. Первоначально различали 2 вида П.— *Paranthropus crassidens* и *P. robustus*, затем они были объединены в 1 вид австралопитеков — *Australopithecus robustus*.

ПАРАПИТЕ́К (*Parapithecus fraasi*), вид ископаемых высших приматов. Известен по ниж. челюсти небольших размеров из ниж. олигоцена; обнаружен в окрестностях г. Эль-Файюм (Египет) в 1911 вместе с остатками *проплиопитека*. П. рассматривается как древнейшая человекообразная обезьяна.

ПАРАПО́ДИИ (от *пара...* и греч. pódion — ножка), мускулистые выросты тела у многощетинковых червей, расположенные попарно на каждом сегменте туловища и служащие гл. обр. в качестве органов движения. Обычно состоят из брюшной и спинной ветвей, каждая из к-рых снабжена пучком щетинок и осязательным усиком, к-рый иногда превращается в жабру.

ПАРАСЕКСУА́ЛЬНЫЙ ПРОЦЕ́СС (от *пара...* и лат. sexus — пол), аналог полового процесса, при к-ром происходит слияние вегетативных клеток, содержащих генетически разнородные ядра (образование гетерокариона), возникновение гетерозиготных диплоидов за счёт слияния ядер в гетерокарионах и последующего митотич. расщепления диплоидов (появление гаплоидных или диплоидных рекомбинантов). Способность живых организмов осуществлять П. п. наз. парасексуальностью. В основе появления гаплоидных рекомбинантов лежит процесс гаплоидизации (обнаружен у аскомицетов) — последовательная потеря по одной хромосоме из каждой пары гомологов в результате нерасхождения хромосом в митозе. Так как при гаплоидизации не происходит конъюгации гомологичных хромосом и, следовательно, кроссинговера, все гены одной хромосомы обнаруживают полное сцепление, а гены разных хромосом рекомбинируют независимо. Эту особенность используют для локализации генов в группах сцепления. Митотическая (соматическая) рекомбинация, свойственная, видимо, всем эукариотам, приводит к гомозиготизации генов, расположенных дистально от точки перекреста по отношению к центромере. Это позволяет определять сцепление между генами одного плеча хромосомы. П. п. широко используют для локализации генов даже у организмов, обладающих половым процессом, а у нек-рых агамных организмов (напр., у несовершенных грибов) — это единств. возможность проведения генетич. анализа. Значительно расширилась область применения П. п. благодаря достижениям клеточной инженерии: метод слияния протопластов позволяет искусственно получать гибридные клетки организмов, к-рые в норме никогда не скрещиваются. При этом возможно получение не только межвидовых, но и межродовых гибридов.

ПАРАСИМПАТИ́ЧЕСКАЯ НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА (от *пара...* и греч. sympathés — чувствительный, восприимчивый к влиянию), часть вегетативной нервной системы, ганглии к-рой расположены в непосредств. близости от иннервируемых органов или в их стенке. У млекопитающих П. н. с. состоит из краниального (средний и продолговатый мозг) и крестцового (крестцовые сегменты спинного мозга) отделов, в к-рых расположены центры П. н. с., отходящих от них преганглионарных нервных волокон (следуют к внутр. органам в составе гл. обр. блуждающего, а также глазодвигательного, лицевого, языкоглоточного и тазового нервов) и ганглиев, расположенных на поверхности внутр. органов или в них самих (дают начало безмякотным постганглионарным волокнам). П. н. с. иннервирует мышцы глаза, слёзные и слюнные железы, сердце, бронхи, желудочно-кишечный тракт, мочевой пузырь и половые органы, регулируя их состояние и участвуя в осуществлении приспособит. реакций. Медиатор П. н. с.— ацетилхолин. См. также ст. *Вегетативная нервная система*.

ПАРАТИРИ́Н, паратиреоидный гормон, паратгормон, гормон, вырабатываемый околощитовидными железами. По химич. природе — полипептид, состоящий из 83 аминокислотных остатков; мол. м. 9500. Взаимодействуя с кальцитонином, П. регулирует уровень кальция и фосфора в крови, тканевой жидкости и костной ткани. Концентрация П. в крови от 0,1 до 0,5 мг/мл. Органы-мишени П.— костная ткань и почки, на к-рые он действует через аденилатциклазу, повышая образование цАМФ (см. *Циклические нуклеотиды*). П. стимулирует формирование остеокластов, в результате деятельности к-рых деполимеризуются мукополисахариды осн. вещества кости, что приводит к декальцинации её и поступлению Ca^{2+} в кровь. Понижая реабсорбцию солей фосфорной к-ты из первичной мочи (а у птиц повышая также их секрецию в мочу), П. усиливает выведение фосфора и т. о. снижает содержание его в крови. Секреция П. зависит от содержания Ca^{2+} в крови: при снижении его уровня выработка П. усиливается. Избыток П. в организме (гиперпаратиреоз) приводит к разрушению костной ткани (возможны спонтанные переломы), недостаток (гипопаратиреоз) — к понижению содержания Ca^{2+} в крови, тетании, задержке развития зубов. Препараты П. применяют в медицине.

ПАРАФИ́ЗЫ (от *пара...* и греч. phýsis — возникновение, вырастание), многоклеточные нити или одиночные клетки, развивающиеся в плодовых телах между асками, базидиями и зоокопорангиями у нек-рых бурых водорослей, у большинства базидиальных и сумчатых грибов, а также у мхов. П. предохраняют эти органы от механич. повреждений и высыхания. См. рис. при ст. *Аскомицеты*.

ПАРВОВИ́РУСЫ (Parvoviridae), семейство самых мелких ДНК-содержащих сферических вирусов, лишённых липопротеидной оболочки. Диам. вирусных частиц 20 нм, капсид икосаэдрический. Содержат единичную одноцепочечную кольцевую ДНК (мол. м. 1,2—1,8 млн.). Размножаются в клеточных ядрах. Распространяются без переносчиков. 3 рода: собственно парвовирусы, поражающие грызунов, денсовирусы — поражающие насекомых, адено-ассоциированные вирусы, размножающиеся только в присутствии аденовирусов в клетках млекопитающих и птиц.

ПАРЕЙАЗА́ВРЫ (Pareiasauria), подотряд вымерших пресмыкающихся подкл. котилозавров. Известны из верхней перми Европы, Африки, Азии (Китай). Размеры 1—3,5 м. Череп короткий и широкий, обычно скульптурированный в виде крупных ячей; на скуловых костях боковые выросты (отсюда лат. назв., означающее щекастые ящеры); зубы с зазубренной по краям коронкой. На спине панцирные пластинки. Растительноядные. Типичный представитель — скутозавр. 2 сем., до 15 родов. См. рис. при ст. *Котилозавры*.

ПАРЕНХИ́МА (от греч. parénchyma, букв.— налитое рядом), у животных П. наз. гл. функционирующую ткань нек-рых органов — печени, селезёнки, др. желёз, лёгких и др.

У растений П.— осн. ткань, внутри к-рой дифференцируются высокоспециализир. (проводящие, механич.) ткани. Состоит из живых, изодиаметрич. (равновеликих по всем направлениям) клеток, выполняющих разнообразные функции (благодаря физиол. пластичности спектр функций может меняться). Паренхимные ткани могут возвращаться к меристематич. состоянию (т. е. вновь обретать способность к делению), напр. при заживлении ран, регенерации тканей и органов, образовании придаточных корней и побегов. Осн. их функции — синтез и запасание органич. веществ. П.— источник и потребитель углеводов в растении (хлоренхима листьев, запасающая П. стеблей, корней, семян). В вакуолях паренхимных клеток могут накапливаться запасные белки, жиры, антоцианы, таннины и др. вещества. У ксерофитов в П. может запасаться вода (водоносная П.), у гигрофитов — газы (аэренхима). К П. относятся и разл. типы секреторных клеток, специализирующихся на синтезе специфич. белков, жиров, полисахаридов, терпенов, смол, эфирных масел. В ней накапливаются мн. растит. продукты, используемые человеком в пищу и для хоз. целей.

Паренхима растущего листа дуба черешчатого. Электронная микрофотография, × 10 000. Темноокрашенные включения в вакуолях клеток — запасные белки.

ПАРЕНХИ́МУЛА (от *паренхима*), двуслойная пелагич. личинка мн. губок и книдарий. Развивается из целобластулы. Тело состоит из наруж. слоя жгутиковых клеток — эктодермы и внутр. паренхиматозной клеточной массы — энтодермы. П. обладает радиальной симметрией с гл. осью неопределённо большого порядка; анимальный её полюс обращён при плавании вперёд и является полюсом прикрепления (при метаморфозе), вегетативный полюс — физиологически задний. В процессе развития П. либо переходит в стадию *планулы* (у книдарий), либо оседает на дно и превращается в прикреплённую взрослую особь (у губок). См. рис. 3 при ст. *Личинка*.

ПАРИЕТА́ЛЬНАЯ МУСКУЛАТУ́РА, соматическая, или скелет-

ная, мускулатура, часть мышечной системы бесчерепных и позвоночных животных, противопоставляемая *висцеральной мускулатуре* в филогенетич., эмбриологич., гистологич. и функц. отношениях. Происходит из миотомов, иннервируется спинномозговыми нервами и ветвями черепномозговых нервов. Состоит из поперечнополосатых мышц. К П. м. относятся мышцы, управляющие движениями туловища, головы, шеи, хвоста, конечностей, а также глаз и подъязычного аппарата. См. также *Мышечная система.*

ПАРИЕТА́ЛЬНЫЙ (лат. parietalis — стенной, от paries — стена), пристеночный, относящийся к стенке полости тела, теменной. Напр., П. листок брюшины — листок, выстилающий стенку полости тела. Ср. *Висцеральный.*

ПАРМЕ́ЛИЯ (*Parmelia*), род лишайников сем. пармелиевых (Parmeliaceae) порядка круглоплодных (Cyclocarpales). Таллом листоватый, диам. 2—25 см, с узкими или широкими лопастями, дорсивентральный, сверху сероватый, зеленоватый, желтоватый, коричневатый до чёрного, голый, реже опушённый, прикрепляющийся к субстрату ризинами. Размножается одноклеточными спорами, к-рые образуются в леканоровых апотециях, часто вегетативно — соредиями и изидиями. Ок. 700 видов, в обоих полушариях; в СССР — ок. 80 видов. Растут на коре деревьев, скалах, гнилой древесине, мхах, почве. Используют для получения антибиотиков. П. Борисов (*P. borisorum*), эндемик Якутии, и П. Мужо (*P. mougeotii*), редкий вид Прибалтики, в Красной книге СССР. См. рис. 3 в табл. 10.

ПАРНОКОПЫ́ТНЫЕ (Artiodactyla), парнопалые, отряд млекопитающих. Произошли, вероятно, от древних копытных — кондилартр. Известны с нижнего эоцена. Ось конечности проходит между сильно развитыми 3-м и 4-м пальцами, боковые (у большинства 2) развиты слабее, 1-й отсутствует. Движение конечностей ограничено сгибанием и разгибанием в сагиттальной плоскости; ключицы нет. 2 подотр.: нежвачные и жвачные. Ок. 420 родов, в т. ч. 85 совр., включающих ок. 150 совр. видов. Распространены широко (в Австралию и Нов. Зеландию интродуцированы). В СССР — 13 родов, 22 вида. Растительноядные, реже всеядные (свиньи). Многие П. одомашнены (кр. рог. скот, овцы, козы). Численность мн. видов сокращается; 21 вид и 14 подвидов в Красной книге МСОП, 10 видов и 2 подвида в Красной книге СССР.

ПАРОЙКИ́Я (греч. paroikía — пребывание на чужбине), разновидность комменсализма, обычно складывается между организмами, обладающими средствами защиты, и незащищёнными животными. Паройками являются, напр., рыбы рода *Amphiprion* из отр. окунеобразных, находящие защиту между щупальцами крупных актиний *Stoichactis*, вооружённых стрекат. клетками. В свою очередь, актиния питается остатками пищи амфиприонов.

ПАРОТИ́ДЫ (от *пара*... и греч. ús, род. падеж ōtós — ухо), паротидные железы, скопления ядовитых желёз, расположенные по бокам головы у нек-рых земноводных (саламандр, жаб); выполняют защитную функцию.

ПАРРО́ТИЯ, железное дерево (*Parrotia*), род листопадных деревьев сем. гамамелисовых. 1 вид — П. персидская (*P. persica*), в реликтовых лесах Азербайджана и Сев. Ирана. Деревья сильно ветвистые, выс. 11—22 (редко 25) м. Соприкасающиеся стволы и ветви П. способны срастаться как между собой, так и с ветвями соседних деревьев П. и даже др. видов (дзельквы, клёна). Ветви П., направленные круто вниз, достигнув почвы, укореняются. Древесина тяжёлая, прочная, твёрдая (отсюда второе назв.). В Красной книге СССР.

ПАРТЕНОГЕНЕ́З (от греч. parthénos — девственница и ...*генез*), девственное размножение, одна из форм полового размножения организмов, при к-рой жен. половые клетки (яйцеклетки, яйца) развиваются без оплодотворения. Т. о., П. — половое, но однополое размножение, возникающее в процессе эволюции раздельнополых и гермафродитных форм. Значение П. заключается в возможности размножения при редких контактах разнополых особей (напр., на экологич. периферии ареала), а также в возможности резкого увеличения численности потомства (что важно для видов и популяций с большой циклич. смертностью). Возникновению П. способствует отдалённая гибридизация исходных форм, сопровождающаяся повышением жизнеспособности партеногенетич. форм. Исходная форма естеств. (спонтанного) П. — зачаточный, или рудиментарный, П., как правило, не идёт далее начальных стадий зародышевого развития. Полный естеств. П., завершающийся развитием половозрелых особей, встречается во всех типах беспозвоночных и у всех позвоночных, кроме млекопитающих, у к-рых партеногенетич. зародыши погибают на ранних стадиях эмбриогенеза (исследование искусств. П. млекопитающих имеет важное значение для эксперим. эмбриологии, а также для животноводства). Различают П. облигатный, при к-ром яйца способны только к партеногенетич. развитию, и факультативный, при к-ром яйца могут развиваться и посредством П., и в результате оплодотворения. Часто размножение посредством П. чередуется с обоеполым — т. н. циклический П. Размножение исключительно путём П. у бессамцовых форм наз. константным П. Прохождение мейоза, уменьшающего вдвое число хромосом (мейотич. П.), или непрохождение его (амейотич. П.), а также способ восстановления диплоидности яйца в случае прохождения мейоза определяют наследств. структуру (генотип) партеногенетич. потомства, включая пол и степень гомозиготности. В зависимости от пола потомства различают: амфитокию, при к-рой из неоплодотворённых яиц развиваются и самки, и самцы (напр., у тлей поколение полоносок), арренотокию, при к-рой развиваются только самцы (напр., трутни у пчёл), и телитокию, при к-рой развиваются только самки (напр., у неполноциклых тлей и тлей-основательниц, дающих начало партеногенетич. самкам-переселенцам, а из позвоночных — у ящериц). Своеобразная форма П. — *педогенез.* К П. относятся также особые формы размножения — *гиногенез* и *андрогенез.*

При искусств. П. обычно удаётся получать лишь начальные стадии развития организма и редко — полное. Массовое (до 90%) полное партеногенетич. развитие тутового шелкопряда амейотич. типа (самки повторяют генотип матери) достигнуто посредством воздействия на неоплодотворённые яйца больших доз высокой (Б. Л. Астауров, 1936), низкой темп-р и др. физич. и химич. факторов. Малые дозы этих факторов стимулируют у тутового шелкопряда мейотич. П., завершающийся развитием только самцов, гомозиготных по всем генам. Решение проблемы регуляции соотношения полов при П. у тутового шелкопряда имеет большое практич. значение.

У растений известны такие же формы П., как и у животных. Наибольшее распространение среди семенных и споровых растений получил константный П. У двудомных растений П. чаще связан с отсутствием особей муж. пола, у однодомных — с дегенерацией муж. цветков, от сутствием или абортивностью пыльцы. Искусств. П. в единичных случаях получен у мн. растений действием разл. химич. и физич. факторов.

● Астауров Б. Л., Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда, М.—Л., 1940; его же, Партеногенез, андрогенез и полиплоидия, М., 1977; Гиляров М. С., Экологическое значение партеногенеза, «Усп. совр. биологии», 1982, т. 93, в. 1; Kaufman M. H., Early mammalian development: parthenogenetic studies, Camb., 1983.

ПАРТЕНОКАРПИ́Я (от греч. parthénos — девственница и karpós — плод), образование на растении плодов без оплодотворения. Различают вегетативную П. (или автономную), когда плоды завязываются и развиваются без опыления, и стимулятивную П., когда для образования плода требуется раздражение рыльца цветка чужеродной пыльцой (напр., пыльца яблони способна вызвать П. у груши, пыльца томата — у баклажана и т. д.). Плоды, образующиеся при П., бессемянные или содержат семена без зародышей. Растения, у к-рых развиваются только бессемянные плоды, размножаются лишь вегетативным путём. П. известна у мн. культурных растений (виноград, яблоня, груша, томат, мандарин и др.) и часто является прочно закреплённым сортовым признаком. Искусственно вызываемая стимулятивная П. (механич., химич., тепловыми раздражениями) имеет хоз. значение, т. к. получаемые при этом плоды отличаются обилием, сочностью, мясистостью и хорошими вкусовыми качествами.

ПАРТИКУЛЯ́ЦИЯ (от лат. particula — частица), обособление в пределах растит. особи отд. структур, частей, морфологически чётко выделяющихся и способных (при отделении) к самостоят. существованию и развитию. Полная П. соответствует *вегетативному размножению.* Иногда к П. относят только вегетативное размножение, осуществляемое неспециализир. частями материнской особи.

ПА́РУСНИКИ (Papilionidae), семейство дневных бабочек. Крылья в размахе у европ. видов 4—10 см, у нек-рых тропических до 25 см, задние — с «вырезанным» внутренним краем и не прилегают к брюшку, часто с выростом в виде хвостика. Окраска яркая, разнообразная; золотисто-зелёные, золотисто-голубые и жёлтые птицекрылы (род *Ornithoptera*) — одни из самых красивых бабочек. Для мн. видов характерен половой и сезонный диморфизм. Св. 530 видов, большинство в тропиках; в СССР — 35 видов, в т. ч. аполлон, махаон, подалирий. Гусеницы массивные, обычно пёстрые; между головой и 1-м грудным сегментом — вильчатый орган с пахучими железами (осметерий); живут на рутовых, лавровых, кирказоновых, толстянковых, зонтичных и др. травянистых растениях и деревьях. Куколки обычно висят открыто, прикрепляясь к субстрату задним концом и шелковинным пояском; у ви-

дов рода *Parnassius* — в слабом коконе на поверхности почвы, под камнями и т. п., у пустынного П. рода *Hypermnestra* — глубоко в земле. Зимуют преим. куколки. Численность сокращается. 19 видов в Красной книге СССР. См. рис. 1, 1а, 2 в табл. 26.

ПАРУСНИКОВЫЕ (Istiophoridae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. до 5 м, масса до 900 кг. Рыло удлинённое. Первый спинной плавник длинный и высокий, напоминает парус. 3 рода — марлины, парусники (*Istiophorus*) и копьеносцы (*Tetrapturus*); в тропич. и субтропич. водах всех океанов. В СССР отсутствуют. Пелагич. рыбы. Активные, быстро плавающие хищники. Плодовитость до 14 млн. икринок. Объект спортивного лова. См. рис. 11 в табл. 35.

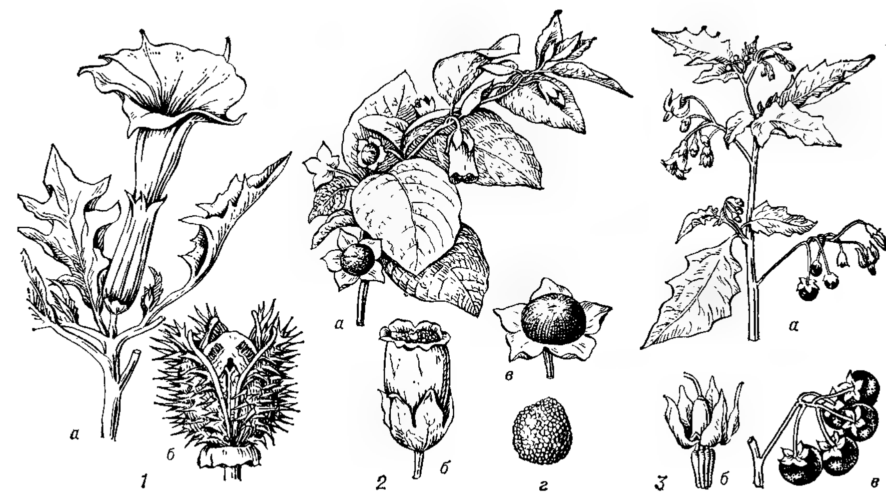
ПАРЦЕ́ЛЛА (франц. parcelle, от лат. particula — частица) в биогеоценологии, структурная часть горизонтального расчленения биогеоценоза, отличающаяся от др. частей составом и свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетич. обмена. П. отграничивают обычно по ведущему элементу растительности. Примеры П. в хвойно-широколиств. лесу — участки елей с кисличным травяным покровом, участки дуба со снытевым покровом, заросли папоротника в «окнах» древесного полога и т. д. В этологии П. (парцеллярная группировка) — элементарная структурная внутрипопуляционная ячейка, состоящая из встречающихся друг с другом особей, связи между к-рыми поддерживаются средствами социального поведения. Понятие П. во многом соответствует понятию *дем.*

ПАСЛЁН (*Solanum*), род растений сем. паслёновых. Травы, полукустарники и кустарники, иногда небольшие деревья (в тропиках). Ок. 1700 видов, в тропич., субтропич. и умеренных поясах, большинство в Юж. Америке; в СССР — ок. 20 видов, растут в зарослях кустарников, по берегам водоёмов, в сырых оврагах. К роду П. относятся ценные культурные растения — картофель и баклажан. Мн. П. содержат алкалоиды (соланины и др.) и используются как лекарств. растения, особенно лазящий полукустарник П. сладко-горький (*S. dulcamara*). Нек-рые П. разводят как декоративные.

ПАСЛЁНОВЫЕ (Solanaceae), семейство двудольных растений порядка норичниковых. Травы, полукустарники или кустарники (иногда с лазящими или вьющимися стеблями), реже небольшие деревья (в тропиках). Ок. 2500 видов (из 80—90 родов), в тропич., субтропич. и умеренных поясах, но особенно в Юж. и Центр. Америке. Часто содержат алкалоиды. Среди П. мн. культурные растения (картофель, томаты, баклажан, стручковый перец, табак), а также ядовитые и лекарственные (красавка, белена, дурман и др.) и декоративные (петуния и др.).

ПА́СОКА, жидкость, выделяющаяся из среза в основании стеблей или корней растений под действием корневого давления. В П. содержатся соли, аминокислоты, амиды, органич. к-ты, питокинины и др. вещества. По содержанию этих веществ в П. можно судить об их передвижении из корня в побег. Весенняя П. отличается высоким содержанием (до 18%) сахаров (напр., берёзовый сок).

ПАСТЕРЕ́ЛЛЫ (*Pasteurella*), род бактерий сем. бруцелл. Названы в честь изучавшего их Л. Пастера. Овоидной или шаровидной формы, неподвижные, грамотрицательные, интенсивно окрашиваются по полюсам, аэробы или факультативные анаэробы, спор не образуют. 4 вида, из к-рых наиб. изучен и широко распространён *P. multocida*. Вызывают геморрагич. септицемии и пневмонии овец, кр. рог. скота, свиней. Могут быть причиной респираторных заболеваний человека.



Паслёновые: *1* — дурман обыкновенный (*Datura stramonium*): *а* — ветвь с цветком, *б* — зрелая коробочка; *2* — красавка белладонна (*Atropa bella-donna*): *а* — ветвь с цветками, *б* — цветок, *в* — плод с остающейся при нём чашечкой, *г* — семя; *3* — паслён чёрный (*Solanum nigrum*): *а* — ветвь с цветками и плодами, *б* — цветок, *в* — плоды.

ПАСТЕРНА́К (*Pastinaca*), род растений сем. зонтичных. Дву- или многолетние травы с перистыми листьями. Цветки жёлтые, в сложных зонтиках. 15 видов, в Евразии; в СССР — 5 видов, гл. обр. на Кавказе. П. дикий (*P. sylvestris*) — двулетнее монокарпич. растение; встречается по сухим, часто известняковым склонам, около жилья, вдоль дорог, на залежах и в посевах. В культуре П. посевной (*P. sativa*) — корнеплодное растение. Издавна возделывается как пряное, овощное и кормовое в Европе, Азии, Америке, Австралии, в СССР — в Европ. части.

ПАСТУШКО́ВЫЕ (Rallidae), семейство журавлеобразных. Дл. 16—63 см. Тело сжато с боков, ноги умеренной длины, пальцы длинные. Болотные, реже водные птицы, приспособленные к жизни в густых зарослях. Нек-рые плавают и ныряют, большинство быстро бегает. Летают плохо. 62 рода, 138 видов. Распространены широко, кроме полярных областей. В СССР 12 гнездящихся видов — коростель, лысуха, султанка, камышница, пастушок, 6 видов погонышей и рогатая камышница (*Gallicrex cinerea*). Многие активны в сумерках и ночью. У большинства в году 2 кладки, по 2—16 яиц. 8 видов и 8 подвидов в Красной книге МСОП, 2 вида в Красной книге СССР.

Пастушковые: слева — султанка; справа — коростель с птенцами.

ПАСТУШО́К (*Rallus aquaticus*), птица сем. пастушковых. Дл. ок. 30 см. Клюв длинный, прямой, сжатый с боков. Распространён в Евразии и Африке; в СССР — на Кавказе, в Ср. Азии, Казахстане, а также в Забайкалье и на юге Д. Востока. Держится очень скрытно. Перелётен. На юге СССР зимует.

ПАСТУ́ШЬЯ СУ́МКА (*Capsella*), род одно- или двулетних трав сем. крестоцветных. Цветки мелкие, в щитковидной, сильно удлиняющейся после цветения кисти. Плод — сжатый с боков, треугольно-обратнояйцевидный стручочек, похожий по форме на сумку. 5—7 видов, в умеренных и субтропич. поясах; в СССР — 3 вида. П. с. обыкновенная (*C. bursa-pastoris*) — однолетнее сорное растение на полях, огородах, у жилья, на пустырях. Цветёт и плодоносит (одно растение даёт до 30 тыс. семян) с весны до осени, давая 2—3 поколения, но б. ч. весной и осенью (т. н. «яровые» и «озимые» формы); зимует в любой фазе роста. П. с. свойственно как перекрёстное опыление (мелкими жуками, мухами и др. насекомыми), так и самоопыление. Обладает лекарств. свойствами. В семенах содержится масло.

ПАСЮ́К, серая крыса (*Rattus norvegicus*), млекопитающее рода крыс. Дл. тела до 20 см, масса до 500 г. Родина — Юго-Вост. Азия; расселился всесветно. В СССР — с 17 в., встречается повсеместно (в Сибири с 20 в.). Обитает в горах и пойменных лесах Европ. части СССР и Кавказа, возможно, вторично вернулся к круглогодичной жизни в природных условиях. Размножается весь год. Всеядный. Легко приспосабливается к разнообразным условиям, меняя сроки и длительность активности, пищ. режим. Наносит большой вред полеводству, животноводству и складскому х-ву. Природный носитель возбудителей ок. 20 инфекций.

Белая крыса — альбинос П., лабораторное животное, используемое для различных биол., в т. ч. популяционногенетич. и этологич. исследований (модельный объект для изучения сложных внутригрупповых иерархич. отношений между особями). См. рис. 22 при ст. *Грызуны.*

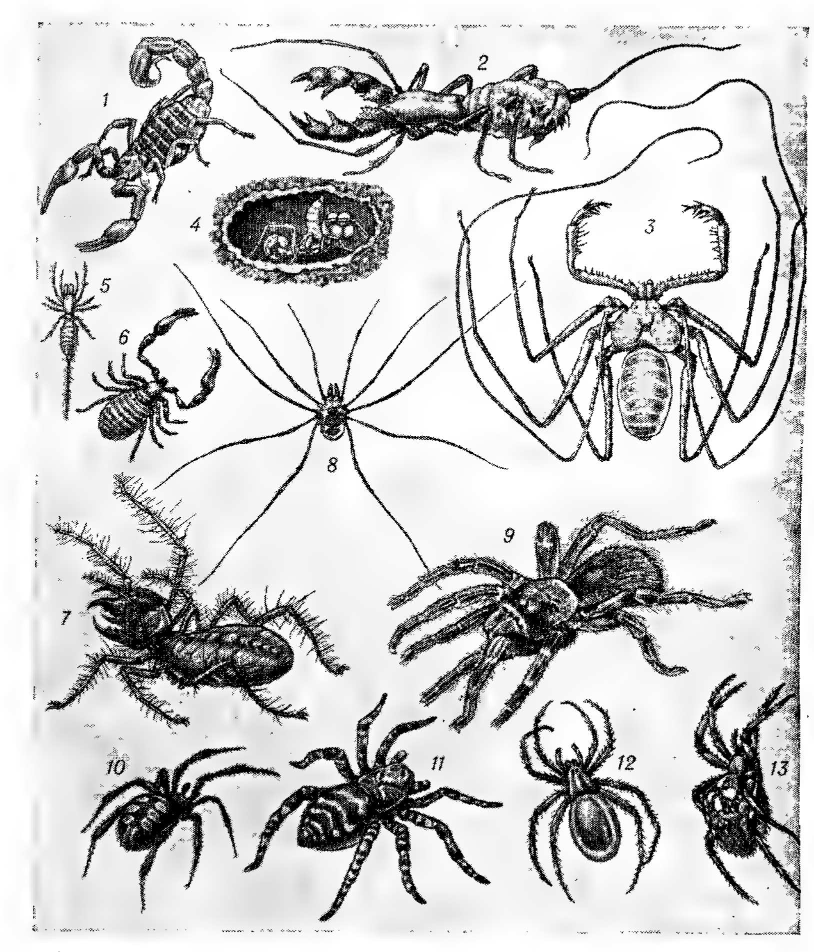
● Экология и медицинское значение серой крысы, М., 1983; Распространение и экология серой крысы и методы ограничения её численности, М., 1985.

ПАТИССО́НЫ (*Cucurbita pepo var. patisson*), разновидность твёрдокорой тыквы. Плоды уплощённые (дисковидной или тарелочной формы с сегментир. краями), используются в пищу недозрелыми (4—8-дневные завязи).

ПАУКИ́ (Aranei), отряд паукообразных. Дл. 0,7—11 см. Тело у большинства П. состоит из головогруди и брюшка, соединённых коротким стебельком, лишь у членистобрюхих П. тело сегментированное. В хелицерах открываются протоки ядовитых желёз. На задней части брюшка от 1 до 4 пар паутинных бородавок с протоками паутинных желёз. Ок. 27 тыс. видов, распространены широко; в СССР — св. 2 тыс. 3 подотр.: членистобрюхие П. (Liphistiomorphae, менее 10 видов; примитивные тропич. П.), П.-птицееды (Mygalomorphae, ок. 1500 видов; преим. в тропиках, крупные — до 10 см) и двулёгочные П. (Araneomorphae, осн. масса видов П., объединяемых примерно в 53 сем.). Наряду с бродячими имеются П., строящие сложные ловчие сети, норки или гнёзда. Для многих П. характерны сложные формы поведения, нек-рым свойствен каннибализм. Все П.— хищники, поедающие насекомых и др. беспозвоночных. Для человека опасны укусы каракурта и тарантула. См. также *Водяной паук*, *Каракурт*, *Крестовик обыкновенный*, *Птицееды настоящие*, *Тарантулы*.

● Иванов А. В., Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека, Л., 1965.

ПАУКООБРА́ЗНЫЕ (Arachnida), класс беспозвоночных подтипа хелицеровых. Древнейшие П. (скорпионы) известны из верхнего силура, в карбоне найдены представители всех совр. отрядов П. Дл. от 0,1 мм до 17 см. Ротовой аппарат сосущий. Глаза простые. Головогрудь соединена с брюшком тонким стебельком или сливается с ним. Брюшные конечности редуцированы или видоизменены в листовидные лёгкие, гребневидные органы, паутинные бородавки. Дыхание лёгочное (лёгкие — видоизменённые жаберные ножки древних водных хелицеровых) или трахейное. Органы выделения — эволюционно вновь возникшие мальпигиевы сосуды и филогенетически древние коксальные железы. Многие П. имеют ядовитые железы. Раздельнополы, откладывают яйца, нек-рые живородящие. Ок. 60 тыс. видов; П. объединяют клещей (3 отряда), а также отряды скорпионов, телифонов, фринов, тартарид, пальпиград, рицинулей, ложных скорпионов, сольпуг, сенокосцев, пауков и неск. вымерших отрядов. Распространены широко; большинство — наземные, среди клещей и пауков есть вторичноводные формы. Хищники (питаются разл. беспозвоночными), есть паразиты и фитофаги. Рис. см. также в табл. 30А.



Паукообразные: *1* — жёлтый скорпион (*Buthus eupeus*); *2* — телифон *Thelyphonus caudatus* (самка с детёнышами на брюшке); *3* — фрин *Charinus milloti*; *4* — тартарида *Schizomus crassicaudatus* (самка с яйцами в земляной камере); *5* — кенения удивительная (*Koenenia mirabilis*); *6* — книжный ложный скорпион (*Chelifer cancroides*); *7* — сольпуга обыкновенная (*Geleodes araneoides*); *8* — сенокосец обыкновенный (*Phalangium opilio*); *9* — паук-птицеед *Poecilotheria regalisi*; *10* — каракурт (*Lathrodectus tredecimguttatus*), самка; *11* — южнорусский тарантул (*Lycosa singoriensis*); *12* — водяной паук (*Argyroneta aquatica*); *13* — крестовик обыкновенный (*Araneus diadematus*).

ПАУКООБРА́ЗНЫЕ ОБЕЗЬЯ́НЫ, к о а т ы (*Ateles*), род цепкохвостых обезьян. Тело дл. 70 см, стройное. Хвост дл. до 90 см, хватательный. Самки крупнее самцов. Передние конечности длиннее задних. Голова маленькая, с выступающими челюстями, ноздри широко расставлены. У многих лицо чёрное с белыми или розовыми кольцами вокруг глаз. 4 вида, в лесах Центр. и Юж. Америки (от сев. р-нов Мексики до юго-вост. части Бразилии). Образ жизни дневной, древесный. Быстрые, подвижные животные. Передвигаются перехватывая ветви передними конечностями и хвостом. Питаются плодами, насекомыми, яйцами птиц. Держатся семьями или крупными стадами (до сотни особей), молодняк иногда образует отд. группы. В общении пользуются звуковыми (отмечено до 20) сигналами.

ПАУРОПО́ДЫ (Pauropoda), класс многоножек. Дл. до 2 мм. Усики ветвистые. 10 туловищных сегментов, 9 пар ног. Покровы мягкие, дыхание кожное. Развитие с анаморфозом (см. *Метаморфоз*). Ок. 350 видов, в СССР фауна П. почти не изучена. Влаголюбивы, встречаются в осн. в местах с мягким климатом. Обитают в гниющей древесине, в почве, лесной подстилке. Питаются преим. мелкими клещами или детритом. См. рис. 2 при ст. *Многоножки*.

ПАУТИ́НА, вязкое выделение паутинных желёз пауков и нек-рых др. паукообразных, застывающее на воздухе в виде нитей. В осн. состоит из белка фиброина. Паутинная нить (диам. до неск. мкм) прочнее (прочность на разрыв от 40 до 260 кг/мм²) и эластичнее нити гусениц шелкопрядов, от к-рой отличается бо́льшим содержанием склеивающего белка серицина. Содержит бактерицидные вещества. Используется для построения убежищ, выстилки норок, ловчих тенёт и яйцевого кокона; самцы делают из неё сперматич. сеточку. У молоди нек-рых пауков длинные нити П. служат парашютами при расселении ветром. При изготовлении ловчей сети паук сначала натягивает раму и радиальные нити, затем прокладывает временную опорную спиральную нить и лишь после этого ткёт клейкую спиральную ловчую сеть, по окончании к-рой обкусывает опорную нить.

ПАУТИ́ННИКОВЫЕ ГРИБЫ́ (Cortinariaceae), сем. агариковых грибов. Плодовые тела от тонко- до толстомясистых. Размеры сильно варьируют. Шляпка диам. до 8 см, правильная, сухая, легко впитывающая воду, или слизистая, гладкая или волокнистая, чешуйчатая, растрескивающаяся, обычно ярко окрашенная, редко белая. Пластинки приросшие, редко нисходящие. Ножка толстомясистая, цилиндрическая или к основанию утолщающаяся. Мякоть беловатая, желтоватая, иногда со слабым голубоватым оттенком. Частное покрывало в виде кольца, чаще паутинистое (кортина, отсюда назв.), реже плёнчатое. Растут на почве, отмершей древесине, в лесах, полезащитных полосах, на полянах, нередки в степи, лугах. Многие — микоризообразо-

ватели; образуют «ведьмины кольца». Встречаются с июля по сентябрь. Ок. 400 видов, распространены широко. Осн. роды: паутинник (*Cortinarius*), гебелома (*Hebeloma*), волоконница (*Inocybe*), галерина (*Galerina*); в роде розитес (*Rhozites*) единств. представитель — колпак кольчатый. Имеются разной степени ядовитые (виды паутинника, волоконницы, гебеломы) и съедобные (малочисленны, практич. значения не имеют).

ПАУТИ́ННЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, органы нек-рых паукообразных, выделяющие паутину. У ложных скорпионов пара П. ж. помещается в головогруди, протоки их открываются на хелицерах. У паутиновых клещей (*Tetranychidae*) они лежат в педипальпах. Многочисл. П. ж. пауков лежат в брюшке (у самки крестовика до 1000 П. ж. разл. строения) и открываются на паутинных бородавках. Каждый тип П. ж. продуцирует особый сорт паутины (для яйцевых коконов, ловчей сети и т. п.). Производительность П. ж. пауков относительно высока: наматывая нити на катушку, от крестовика можно получить сразу 500 м нити, а в неск. приёмов (за 3—4 дня) — до 1000 м.

ПАУТИ́ННЫЕ КЛЕЩИ́, тетраниховые (Tetranychoidea), надсемейство растительноядных клещей отр. акариформных. Дл. 0,3—1 мм. Тело округлое, уплощённое, от желтоватого до ярко-оранжевого или красного цвета. Хелицеры оканчиваются длинным колючим органом, служащим для прокалывания растений и высасывания содержимого клеток. У основания сросшихся педипальп — паутинная железа (отсюда назв.). 5 сем., из к-рых особенно важны собственно П. к. (Tetranychidae) и клещи-плоскотелки (Tenuipalpidae). Ок. 800 видов, распространены широко; в СССР — ок. 100 видов. Паутина служит им для защиты и расселения с потоками воздуха. Многие П. к., в т. ч. полифаг обыкновенный П. к. (*Tetranychus telarius*), повреждают с.-х. растения, особенно хлопчатник, плодовые, бахчевые, цитрусовые и огородные культуры как в открытом грунте, так и в теплицах. См. рис. 10 в табл. 30А.

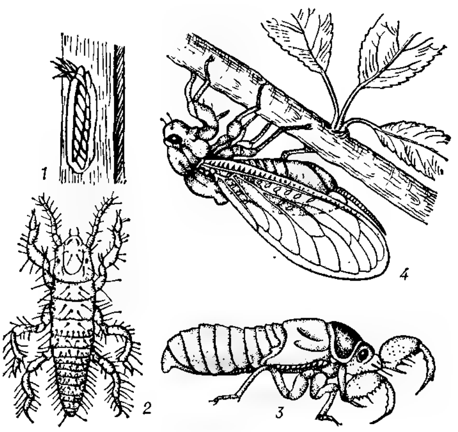
● Рекк Г. Ф., Определитель тетраниховых клещей, Тб., 1959.

ПАХУ́ЧИЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, экзокринные железы, выделяющие пахучий секрет, служащий для защиты и выполняющий многочисл. функции по хемокоммуникации — привлечение особей противоположного пола, мечение территории, сигналы сбора и тревоги и т. п. (см. *Феромоны*). Среди беспозвоночных П. ж. свойственны мн. членистоногим, особенно насекомым: клопам, нек рым бабочкам, жукам, сетчатокрылым, ручейникам, перепончатокрылым (напр., пчёлам). Особенно характерны для клопов, у к-рых они располагаются на груди или брюшке.

П. ж. развиты у мн. позвоночных. У рыб они находятся, по видимому, в коже, у крокодилов — под ниж. челюстью и в области клоаки (мускусные железы). Почти для всех отрядов млекопитающих характерны специфич. кожные железы и железистые органы, выделяющие пахучие вещества; пахучие вещества выделяют также железы влагалища. П. ж. располагаются на голове, туловище, конечностях, хвосте, в генитальной, перинеальной (между анальным отверстием и гениталиями) и анальной областях. Во мн. случаях они сильнее развиты у самцов, а у групповых животных — у самцов-доминантов (при кастрации дегенерируют). Многие П. ж. укрупняются и интенсивнее выделяют секрет в период размножения. У бобра, ондатры и самцов кабарги есть мускусные препуциальные железы, а у выхухоли — мускусная подхвостовая железа. Очень резким стойким запахом отличается секрет перинеальных желёз виверр, анальных мешков куньих (скунсов, хорей, норок), спинной железы пекари. Кожные П. ж. млекопитающих могут быть сальными (подхвостовая железа выхухоли, препуциальные железы грызунов, боковые железы полёвок и др.), эккриновыми потовыми (подошвенные железы) или апокриновыми потовыми (подбородочные и анальные железы зайцев и кроликов, затылочные железы верблюдов, височные железы слонов). Чаще они имеют смешанный характер с преобладанием того или иного типа желёз (боковые железы землероек, лобные и параназальные железы летучих мышей, паховые железы зайцев и кроликов, анальные мешки опоссумов, броненосцев и мн. хищных, фиалковая железа лисиц и песцов, многочисл. П. ж. копытных, предплечевые и подмышечные железы приматов). Нек-рые П. ж. обладают резервуаром, в к-ром скапливается их секрет (мускусные железы, анальные мешки, перинеальные железы виверр). Летучие пахучие вещества многих П. ж. образуются в результате переработки микроорганизмами секрета этих желёз в их резервуарах или выводных протоках.

ПЕ́ВЧИЕ ВОРОБЬИ́НЫЕ, певчие птицы (Oscines), подотряд воробьинообразных. Предковые формы П. в. известны с верхнего эоцена, а совр. роды — с верхнего олигоцена. Семейства различаются лишь внеш. морфологич. признаками, анатомич. строение всех П. в. довольно сходно. Для всех П. в. характерно сложное устройство голосового аппарата (в частности, ниж. гортани), что обусловливает способность к красивому мелодичному пению (соловьи, дрозды, пересмешники и др.). 2 вымерших сем. и св. 40 современных, объединяющих ок. 4000 совр. видов; в СССР — 31 сем., более 300 гнездящихся видов и ок. 30 залётных. Распространены П. в. всесветно, кроме Антарктиды.

ПЕ́ВЧИЕ ЦИКА́ДЫ (Cicadidae), семейство насекомых подотр. цикадовых. Дл. 16—45 мм, иногда до 65 мм (царственная цикада — *Pomponia imperatoria*). Передние и задние крылья прозрачные, перепончатые. У самцов развит звуковой аппарат. Ок. 1500 видов, преим. в тропиках; в СССР — ок. 20 видов, в Европ. части наиб. обычна *Cicadetta montana*. Яйца откладывают в ткани растений. Личинки переходят в почву, где и развиваются, могут прокладывать ходы с помощью передней пары копательных ног; питаются соками корней. Развитие у европ. видов длится неск. лет, у североамер. видов, напр. у семнадцатилетней цикады (*Magicicada septendecim*), - до 17 лет. Перед последней линькой мигрируют на надземные части растения. Повреждают молодые деревья.

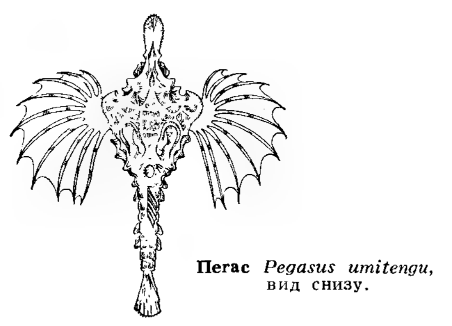


Обыкновенная цикада (*Lyristes plebeja*): *1* — яйца в коре ветви; *2* — личинка первого возраста; *3* — нимфа; *4* — взрослая самка.

ПЕ́ВЧИЙ ДРОЗД (*Turdus philomelos*), птица рода дроздов. Дл. в ср. 23 см. Распространён в Евразии; в СССР — к В. до Байкала. Обитает в лесах, на С. ареала предпочитает ельники. Гнёзда внутри покрыты «штукатуркой» из гнилушек, смешанных со слюной. Один из лучших лесных певцов. См. рис. 7 в табл. 46.

ПЕГА́НКИ (*Tadorna*), род утиных. Оперение пегое: сочетание белого, чёрного и рыжего (отсюда назв.). 3 вида. Пеганка (*T. tadorna*) распространена в умеренной зоне Евразии; в СССР: Эстония (на о-вах) и степи от Дуная до Забайкалья, зимой — на оз. Сиваш, на Каспийском и Чёрном морях. Дл. ок. 60 см. Обитает по берегам морей и солёных озёр. Гнёзда в норах, скирдах соломы, заброшенных строениях. Насиживает самка; водят птенцов самец и самка. Местами для П. устраивают искусств. гнёзда (для сбора ценного пуха). Хохлатая П. (*T. cristata*) — очень редкая, считавшаяся вымершей птица (была известна лишь по 4 коллекц. экземплярам и по старинным японским и китайским картинам и гобеленам). Последний раз видели селезня и уточек в 1964 на о-вах Римского-Корсакова (близ Владивостока); в Красных книгах МСОП и СССР. П.-раджа (*T. radja*) обитает на Молуккских о-вах, Нов. Гвинее и в Сев. Австралии. См. рис. 3 при ст. *Утиные*.

ПЕГАСООБРА́ЗНЫЕ (Pegasiformes), отряд костистых рыб. Дл. до 18—20 см, тело заключено в панцирь из костных щитков и колец. Небольшой беззубый


Пегас *Pegasus umitengu*, вид снизу.

рот расположен под рострумом, образованным носовыми костями. Жаберные отверстия узкие. Грудные плавники большие, широкие, брюшные — абдоминальные. 1 монотипное сем. пегасовых (Pegasidae), 5 видов, в тропич. зоне Тихого и Индийского океанов. Обитают на мелководьях, среди водорослей, способны ползать по дну и, возможно, скользить по поверхности воды. Биология не изучена.

ПЕДИПА́ЛЬПЫ (от лат. pes, род. падеж pedis — нога и palpus — щупальце), ногощупальца, вторая пара членистых ротовых конечностей головогруди у хелицеровых. У большинства основной членик П. (кокса), обладает жеват. челюстным отростком, участвует в

перетирании пищи; остальные членики образуют массивные клешни (мечехвосты, скорпионы, ложные скорпионы), подвижный коготь (фрины), подобны ходильным ногам, но выполняют осязат. функцию (сольпуги), щупальцевидны или с когтем на конце и шипами на члениках (сенокосцы, нек-рые клещи). В последнем членике П. у половозрелых самцов пауков — полость для переноса семени. У ряда форм в строении П. наблюдается половой диморфизм.

ПЕДИЦЕЛЛЯ́РИИ (новолат. pedicellaria, от лат. pediculus — стебелёк, ножка), мелкие многочисл. придатки скелета морских ежей и нек-рых морских звёзд, имеющие форму щипчиков, обычно трёх- или двустворчатые, сидящие на гибком стебельке или непосредственно на поверхности тела. Нек-рые снабжены ядовитыми железами. Служат для защиты и очистки поверхности тела.

ПЕДОГЕНЕ́З (от греч. páis, род. падеж paidós — дитя и ...*генез*), способ размножения, присущий ряду беспозвоночных, при к-ром у личинок развиваются неоплодотворённые яйца, дающие начало новому поколению; одна из форм партеногенеза. П. открыт Н. П. Вагнером (1862) у двукрылых насекомых рода *Miastor* сем. галлиц. Термин «П.» предложен К. М. Бэром (1865). У галлиц личинки, образующиеся в теле материнской личинки, сначала питаются её тканями как эндопаразиты, затем разрывают её кутикулу и переходят к свободному образу жизни; после неск. поколений педогенетич. личинок появляются личинки, заканчивающие метаморфоз и дающие взрослых самцов и самок, из оплодотворённых яиц к-рых вновь развивается первое поколение педогенетич. личинок. П.— приспособление, компенсирующее недостаточно высокую плодовитость взрослых форм, расселяющихся пассивно. Для жуков сем. Micromalthidae характерны и живородящие и яйцекладущие педогенетич. личинки. П. известен также у ряда мор. ветвистоусых ракообразных (род *Podon* и др.), моногеней и трематод.

ПЕДОМОРФО́З (от греч. páis, род. падеж paidós — дитя и morphé — форма), способ эволюц. изменений организмов, характеризующийся полной утратой взрослой стадии и соответствующим укорочением онтогенеза, в к-ром последней становится стадия, бывшая прежде личиночной. Термин «П.» введён У. Гарстангом (1922). П. возможен у тех видов организмов, личинки к-рых приобрели способность к размножению, в частности, на основе *неотении* или *педогенеза*. Путём П. возникли нек-рые группы хвостатых земноводных (протеи, сирены), аппендикулярии, нек-рые группы насекомых (напр., гриллоблаттиды), паукообразных (напр., ряд почвенных клещей) и др. Ср. *Фетализация*.

ПЕЙСМЕ́КЕР (англ. pacemaker, букв.— задающий темп), ритмоводитель, колебатель, специализир. клетки, способные генерировать и поддерживать колебания, к-рые передаются по проводящим путям и вовлекают др. клетки в биол. ритмы. Простейший пейсмекерный механизм, характерный для гидр, регулирует периодич. сокращения тела животного в зависимости от уровня освещённости. У сцифоидных медуз функцию П. выполняет каждый из 8 ропалиев («избыточность» П.), стабильно поддерживая частоту плават. ритма медузы. У многощетинковых червей существует целая иерархия П., функционирующих реципрокно; локализованы по одному в каждой половине сегментарного ганглия. У млекопитающих ритм сокращений сердца поддерживается особой проводящей системой, П. к-рой являются грозди малодифференцир. мышечных клеток миокарда. Ритм дыхания задаётся нервным центром продолговатого мозга. Волны сокращений тонкого кишечника (перистальтика, сегментация) обусловлены передачей возбуждения вдоль цепочки колебателей. П., контролирующие циркадные ритмы, обнаружены в мозгу, нервных ганглиях или в глазах у нек-рых беспозвоночных, в эпифизе у птиц и в супрахиазменных ядрах гипоталамуса у млекопитающих. У растений подобные колебатели не обнаружены.

ПЕКА́Н, илька (*Martes pennanti*), млекопитающее рода куниц. Дл. тела до 70, хвоста до 43 см. Шерсть густая, длинная, волос грубый. Окраска тёмно-бурая. Обитает в лесах Канады и США. Детёнышей 1—4. Питается теплокровными животными, напр. древесными дикобразами, изредка нападает на оленей. Объект пушного промысла.

ПЕКА́Н (*Carya illinoënsis*, или *C. pecan*), дерево рода кария. Выс. до 50 м и более, диам. до 2,5 м. Родина П.— Сев. Америка, где его издавна культивируют ради плодов («орехов» с вкусными питат. семенами). В СССР П. в культуре на небольших площадях, гл. обр. на Кавказе, реже в Ср. Азии, на Украине и в др. районах.

ПЕ́КАРИЕВЫЕ (Tayassuidae), семейство нежвачных парнокопытных. Известны с олигоцена. Дл. до 100 см, масса до 30 кг. Сходны по внеш. облику со свиньями, но отличаются более лёгким телосложением; ноги тонкие, на задних — по три пальца. Желудок из двух отделов. На спине имеется железа типа мускусной. 2 рода, 3 вида, распространены в Америке, гл. обр. на Ю.-З. Северной, в Центр. и Юж. (до ср. части Аргентины). Всеядны. Самка рождает обычно 1—2 детёнышей. Объект охоты. 1 вид в Красной книге МСОП.

Ошейниковый пекари (*Tayassu tajacu*) **с детёнышами.**

ПЕКТИ́НОВЫЕ ВЕЩЕСТВА́, пектины, кислые полисахариды растений, присутствующие в первичной клеточной стенке, межклеточном веществе, клеточном соке; накапливаются в сочных плодах и корнеплодах. Основа молекул — цепи из 1→4-связанных остатков α D галактуроновой к-ты или её метилового эфира, часто содержащие боковые цепочки, построенные из остатков нейтральных моносахаридов (D-галактозы, *L*-арабинозы, D-ксилозы, *L*-рамнозы). П. в. склонны к образованию гелей, особенно при подкислении, в присутствии двухвалентных катионов или больших кол-в сахарозы. Получают П. в. из яблок, лимонов, сахарной свёклы, корзинок подсолнечника и используют как желирующий агент в кондитерской и пищ. пром-сти.

ПЕЛАГИА́ЛЬ (от греч. pélagos — море), толща воды (от поверхности до дна), населённая растит. и животными организмами — планктоном, нектоном, плейстоном, нейстоном. По вертикали морская П. подразделяется на неск. зон, отличающихся друг от друга условиями существования и составом населяющих их т. н. пелагических организмов. Они подразделяются на пассивно плавающих на поверхности или вблизи поверхности воды (плейстон, нейстон) или в толще воды (планктон) и на активно плавающих (нектон). Различают голопелагич. организмы, обитающие в П. в течение всей жизни, и меропелагич., связанные с П. временно (планктонные личинки донных животных и взрослые донные животные, всплывающие в период размножения). Для разл. организмов характерны сходные приспособления к жизни в П., обеспечивающие плавучесть (напр., газовые пузыри саргассума, газовые резервуары сифонофор, плават. пузырь рыб, ткани, насыщенные водой и студенистые у кишечнополостных, оболочников и др., обилие жира в клетках и тканях) и движение (реснички простейших и мн. личинок, плавники рыб, головоногих моллюсков и др., торпедообразная форма тела у мн. нектонных животных). Растительные пелагич. организмы (фитопланктон) — основные продуценты органич. вещества в океане. Скелеты отмирающих организмов (диатомей, радиолярий, фораминифер и др.) играют большую роль в образовании океанич. донных осадков. См. схемы при ст. *Экологическая зональность водоёмов*.

ПЕЛА́ГИИ (*Pelagia*), род дискомедуз с единств. видом *P. noctiluca*. Зонтик до 65 мм в диам., с 16 краевыми лопастями и 8 щупальцами, пронизан 16 неветвящимися радиальными каналами, покрыт многочисл. «батареями» нематоцист. Полипоидное поколение отсутствует. Из яйца развивается планула, к-рая превращается в эфиру, вырастающую в половозрелую медузу. Обитают в тропич. и субтропич. водах, способны к свечению. В водах СССР не отмечены.

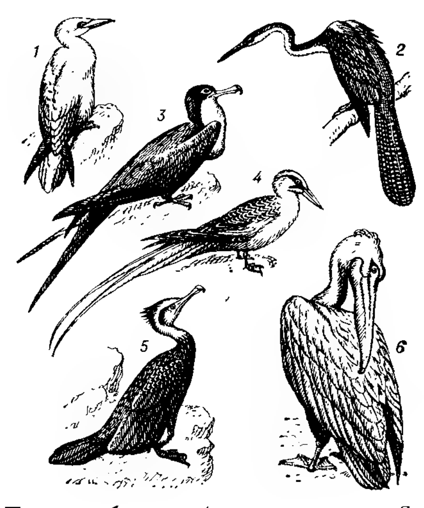
ПЕЛАМИ́ДЫ (*Sarda*), род рыб сем. скумбриевых. Дл. до 85—100 (обычно 60—65) см, масса до 7 (обычно 3—4) кг. Сходны с тунцами. 4 вида, в тропич. и субтропич. водах всех океанов, 2 вида заходят в умеренную зону. В водах СССР 1 вид — атлантическая П. (*S. sarda*), в Чёрном м.; половой зрелости достигает в 3—4 года, нерест порционный, в июне — августе; плодовитость до 4 млн. икринок. Стайные пелагические, неритические рыбы. Совершают сезонные миграции. Хищники. Объект промысла.

ПЕЛАРГО́НИЯ (*Pelargonium*), род растений сем. гераниевых. Травы или полукустарники, часто с крахмалоносными клубнями. Листья супротивные с прилистниками, обычно с железистым опушением. Цветки неправильные, в пазушных зонтиковидных соцветиях; опыление насекомыми, иногда птицами. Плод — коробочка. Ок. 250 видов, преим. в Юж. Африке, а также Австралии и М. Азии. Мн. виды П. издавна введены в культуру как эфирномасличные и декор. растения. В Средиземноморье и в СССР

(Крым, Кавказ, Ср. Азия) культивируют как эфиронос П. розовую (*P. roseum*) — сложный гибрид мн. видов. П. широко разводят в комнатах и оранжереях. П. часто называют геранью.

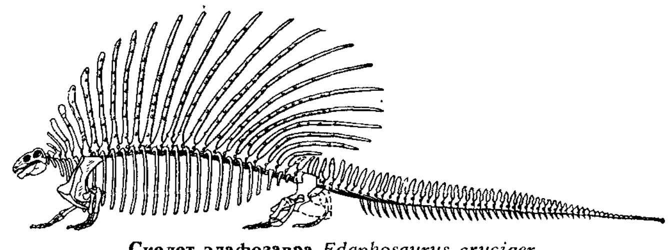
ПЕЛИКА́НОВЫЕ (Pelecanidae), семейство пеликанообразных. Дл. 130—180 см. Массивные птицы. На конце длинного надклювья острый крючок. Под клювом большой ярко окрашенный горловой мешок. Оперение розовато-белое, серое или бурое. Крылья большие (в размахе до 3,5 м), хвост короткий. Полёт плавный, медленный, часто парят. 1 род, 6—8 видов, на всех континентах в умеренных и тропич. поясах. В СССР 2 вида: розовый пеликан (*Pelecanus onocrotalus*) и кудрявый пеликан (*P. crispus*), от дельты Волги до Вост. Казахстана, залетают в низовья Дуная и Днестра; численность сокращается, оба — в Красной книге СССР. Перелётные птицы. П.— обитатели мор. побережий, дельт крупных рек и рыбных озёр. Гнездятся колониями на грудах тростника, на земле и деревьях. В кладке 1—4 яйца. Ловят рыбу на мелководье, т. к. нырять не могут; часто охотятся на рыбу, уходящую от бакланов, ныряющих на глубину. Кудрявый пеликан также в Красной книге МСОП. См. рис. 6 при ст. *Пеликанообразные*.

ПЕЛИКАНООБРА́ЗНЫЕ, веслоногие (Pelecaniformes), отряд водоплавающих птиц. Для всех П. характерно наличие плават. перепонки, соединяющей все 4 пальца. Имеется горловой мешок (исключение — фаэтоновые). Оперение плотное, густое, у мн. видов — брачный наряд. 6 сем.: пеликановые, олушевые, баклановые, змеешейковые и стоящие неск. обособленно фаэтоновые и фрегатовые. 55 видов, в СССР — 8 гнездящихся, 3 залётных. П.— колониальные птицы, селящиеся на берегах морей и внутр. водоёмов. Моногамы. Насиживают и выкармливают птенцов самка и самец. Осн. пища — рыба и др. водные животные. В Красных книгах МСОП (5 видов и 1 подвид) и СССР (2 вида и 1 подвид).



Пеликанообразные: *1* — северная олуша *Sula bassana*; *2* — змеешейка *Anhinga anhinga*; *3* — фрегат *Fregata aquila*; *4* — фаэтон *Phaethon aethereus*; *5* — большой баклан (*Phalacrocorax carbo*); *6* — розовый пеликан (*Pelecanus onocrotalus*).

ПЕЛИКОЗА́ВРЫ (Pelycosauria), отряд вымерших наиб. древних и примитивных пресмыкающихся подкл. зверообразных. Известны со среднего карбона до поздней перми Сев. Америки и Зап. Европы (большинство находок), Юж. Африки, в СССР — севера Европ. части, Приуралья и Казахстана. Расцвет в ранней перми, в поздней перми замещаются терапсидами. Размеры от 20—30 см до 2—3 м. Череп обычно высокий и узкий с небольшой височной ямой и большим теменным отверстием. Челюстные зубы конические, загнутые назад; верхние клыки обычно дифференцированы, у примитивных форм хорошо развиты нёбные зубы. У представителей рода *Tetraceratops* были «рога». Для нек-рых П. (напр., эдафозавров) характерно чрезвычайное развитие остистых отростков (дл. до 60 см) туловищных позвонков, иногда с поперечными отростками и бугорками. Задние конечности обычно длиннее передних. Водные и полуводные, нек-рые, возможно, роющие животные. 4 подотр.: хищные офиакодонты (Ophiacodontia) и сфенакодонты (Sphenacodontia), растительноядные эдафозавры (Edaphosauria) и моллюскоядные казеозавры (Caseosauria); были и насекомоядные формы. 85—90 видов.



Скелет эдафозавра *Edaphosaurus cruciger*.

ПЕЛЛИ́КУЛА (лат. pellicula, уменьшительное от pellis — шкура, кожа), 1) тонкий эластичный или жёсткий защитный слой протоплазмы на поверхности тела мн. простейших (жгутиконосцы, инфузории и др.) и нек-рых одноклеточных водорослей (хризомонадовые, эвгленовые); наруж. поверхность П. нередко покрыта разл. выростами. 2) Наруж. плёнчатая кожура семени растений.

ПЕ́ЛЛИЯ (*Pellia*), род юнгерманниевых мхов. Одно- и двудомные дихотомически разветвлённые растения. Таллом многослойный. Ножка спорогона длинная. В СССР — 3 вида. П. Нееса (*P. neesiana*) — двудомное растение, таллом до 1 см шир., стелющийся или приподнимающийся, тёмно-зелёный, часто с красноватым оттенком. Растёт на влажной почве по берегам водоёмов, в канавах, на лесных болотах; в горах и на равнине от арктич. до лесной зоны. Встречается в Европ. части СССР, на Кавказе, Д. Востоке, в Сибири. П. эпифилльная, илиналистная (*P. epiphylla*),— однодомное, широко распространённое растение. См. рис. 4 в табл. 11.

ПЕЛОМЕДУ́ЗОВЫЕ (Pelomedusidae), семейство черепах. Короткая шея с головой загибаются под панцирь сбоку. 3 рода: *Pelomedusa* (1 вид, Африка), *Pelusios* (10 видов, Африка, о-ва Мадагаскар, Сейшельские, Маскаренские), *Podocnemis* (8 видов, Мадагаскар, Юж. Америка); всего 19 видов; иногда выделяют 5 родов. Живут в пресных водах. Плотоядные. В тропиках Юж. Америки обитает тартаруга, или арраУ (*Podocnemis expansa*), дл. панциря до 80 см, откладывает в прибрежном песке до 100 яиц. 2 вида, в т. ч. тартаруга, в Красной книге МСОП. См. рис. 2, 4 в табл. 44.

ПЕЛЬТИГЕ́РА (*Peltigera*), род лишайников сем. пельтигеровых (Peltigeraceae) порядка круглоплодных (Cyclocarpales). Таллом листоватый, диам. от 3 до 30 см, с широкими лопастями, сверху коровый слой серый, разл. оттенков, гладкий, у ряда видов с цефалодиями (напр., П. пупырчатая — *P. aphthosa*), снизу беловато-розовый или буроватый, пушисто-войлочный, обычно без корки. Ок. 70 видов, распространены широко, большинство в тропиках и субтропиках Юж. полушария; в СССР — 18 видов. Растут на почве, среди мхов, на мшистых скалах и основаниях стволов деревьев в лесах, на лугах. См. рис. 4 в табл. 10.

ПЕ́ЛЯДЬ, сырок (*Coregonus peled*), озёрно-речная рыба рода сигов. Дл. 40—55 см, масса 2,5—3, редко до 5 кг. Тело высокое. Рот конечный. Верх. челюсть немного длиннее нижней. Обитает в реках и озёрах басс. Сев. Ледовитого ок. от Мезени до Колымы. Половая зрелость к 3—5 годам. Нерест в октябре — ноябре, у озёрных форм — в местах выхода ключей, у речных — на течении, на галечном грунте. Плодовитость 5—85 тыс. мелких икринок. П.— планктофаг. Объект промысла, акклиматизации и разведения. См. рис. 5 в табл. 37А.

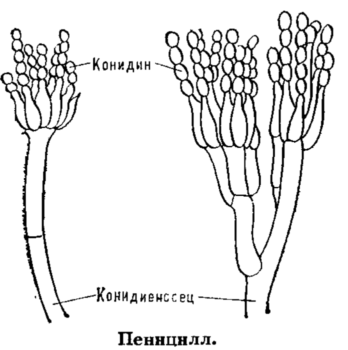
ПЕНЕТРА́НТНОСТЬ (от лат. penetrans, род. падеж penetrantis — проникающий, достигающий), частота проявления аллеля определённого гена у разных особей родственной группы организмов. Термин «П.» предложен в 1927 Н. В. Тимофеевым-Ресовским. Различают полную П. (аллель проявляется у всех особей) и неполную П. (аллель не проявляется у части особей). Количественно П. выражают в % особей, у к-рых данный аллель проявляется (100% — полная П.). Неполная П. свойственна проявлению мн. генов. Напр., у человека П. врождённого вывиха бедра 25%, П. дефекта глаза — колобомы — ок. 50%. В основе неполной П. могут лежать как генетич. причины, так и влияние внеш. условий. Знание механизмов П. и характера П. определённых аллелей имеет значение в медико-генетич. консультировании и определении возможного генотипа «здоровых» людей, родственники к-рых имели наследств. заболевания. Особыми случаями неполной П. можно считать проявление генов, контролирующих ограниченные полом признаки (напр., окраска оперения, яйценоскость, жирномолочность), а также признаки, зависимые от пола. Напр., аллель гена, вызывающий плешивость у мужчин гетерозиготных по этому аллелю, не проявляется у гетерозиготных женщин. В гомозиготном состоянии этот аллель вызывает облысение у мужчин и поредение волос у женщин. См. также *Экспрессивность*.

ПЕ́НИЕ ПТИЦ, одна из форм демонстрац. поведения самцов, реже самок, в сезон размножения; вид *биокоммуникации*. Выражается в регулярном повторении определ. комбинации видоспецифичных звуков, издаваемых на определ. месте в течение длит. времени. П. п. совпадает со сроками наступления половой активности, облегчает встречу полов, способствует быстрому распределению

особей по благоприятным стациям, иногда предупреждает о занятости гнездового участка. Чаще всего наиб. заметную песню имеют виды, живущие в условиях ограниченной видимости. П. п. может быть индивидуальным (большинство видов), групповым (тетерев, дупель и др.), парным (чайки и др.) и антифональным — строго согласованным парным пением, при к-ром самец и самка издают звуки по очереди, воспроизводя единую видовую песню. Последнее поддерживает постоянство пары и наблюдается у многолетних моногамов (нек-рые совы, журавли и др.). У мн. птиц (куриные, кулики, кукушки и др.) песня полностью наследственна, у большинства воробьиных — передаётся от поколения к поколению путём научения. Однако ритмич. параметры песни наследуются. Для нек-рых певчих птиц характерны локальные напевы (диалекты), сохраняющиеся длит. время благодаря терр. консерватизму. Т. к. индивидуальное опознавание связано с различиями песенного репертуара, у мн. видов оно весьма разнообразно. Так, у дроздов-пересмешников 40 вариантов песни, у овсянки — серого юнко (*Junco hyemalis*) — каждый самец исполняет от 3 до 7 типов песен (в песнях 10 самцов было обнаружено более 80 различающихся слогов). Различия в вокализации у близких видов поддерживают репродуктивную изоляцию между ними. Интенсивность П. п. тем выше, чем богаче звуковая среда. Пение одних птиц активизирует других. Птицы пересмешники, напр. скворцы, сорокопуты, сойка, пересмешка, варакушка и др., способны выборочно копировать звуки окружающей среды, обогащая ими свою песню. Нек-рые из них, напр. скворцы, воспитанные в комнатных условиях, вплетают в песню слова и целые фразы человеческой речи. Осеннее пение, свойственное немногим видам, имеет незаконченный характер, в нек-рых случаях приводит к образованию пары уже осенью. Изучение П. п. как средства меж- и внутривидовой коммуникации — важный раздел биоакустики. Сравнение строения песни используется для изучения родства между видами. Велико и эстетич. значение П. п.; имитация и художеств. обработка песен птиц широко использовались в народной музыке и композиторами.

● Мальчевский А. С., Гнездовая жизнь певчих птиц, Л., 1959; его же, Орнитологические экскурсии, Л., 1981; Ильичев В. Д., Управление поведением птиц, М., 1984.

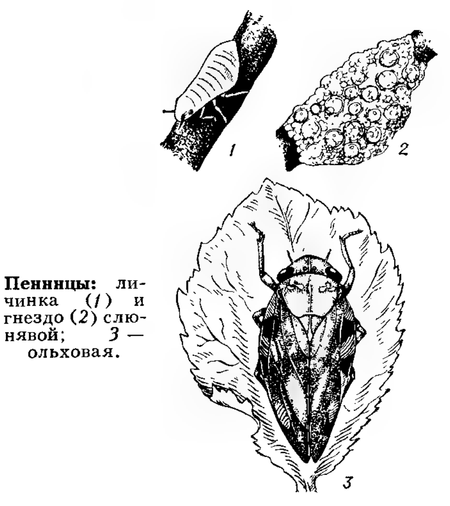
ПЕНИЦИЛЛ, пеницилл иум (*Penicillium*), род грибов пор. гифомицетов. Конидиеносцы одиночные или собраны



Пеницилл.

в коремии, поднимаются от распростёртого по субстрату мицелия; на вершине многократно разветвлены в виде кисточки, на к рой образуются цепочки бесцветных или светло окрашенных одноклеточных конидий. Нек-рые виды П. образуют сумчатую стадию, относящуюся к порядку эуроциевых грибов. Ок. 250 видов, распространены повсеместно, но гл. обр. в умеренной климатич. зоне. Сапротрофы и паразиты. Вызывают порчу продуктов и участвуют в разложении раст. и животных тканей. Вместе с др. грибами образуют плесени. Продуценты антибиотиков, ферментов и органич. к-т. *P. chrysogenum* и *P. notatum* используются для получения пенициллинов, *P. camamberti* и *P. roqueforti* — в сыроварении.

ПЕ́ННИЦЫ (Aphrophoridae), семейство сосущих насекомых подотр. цикадовых. Дл. 3—10 мм, спина опушённая, надкрылья плотные, кожистые. Св. 1300 видов, в СССР — ок. 15. Личинки развиваются на растениях в комке пенообразной слизи, выделяемой спец. железами.



Пенницы: личинка (*1*) и гнездо (*2*) слюнявой; *3* — ольховая.

В тропиках нек-рые виды П. вызывают капель из выделений. Питаются соками растений. Нек-рые могут повреждать полевые культуры, напр. слюнявая П. (*Philaenus spumarius*) и ольховая П. (*Aphrophora alni*).

ПЕ́НОЧКИ (*Phylloscopus*), род славковых. Дл. 9—12,5 см. Оперение буроватое или зеленоватое, низ тела часто желтоватый, у нек-рых над глазом светлая полоска. Более 30 видов, в Евразии и Сев.-Зап. Африке; 1 вид из Азии проник на Аляску. В СССР 14 видов: весничка (*P. trochilus*), теньковка (*P. collybita*), таловка (*P. borealis*), зелёная П. (*P. trochiloides*), П.-трещотка (*P. sibilatrix*) и др. Распространены широко, населяют ландшафты от кустарниковой тундры и темнохвойной тайги до садов и ксерофитных зарослей на склонах гор. Гнёзда на земле или кустах, шаровидные, с боковым входом. Насекомоядные. См. рис. 6 в табл. 46.

ПЕНТОЗОФОСФА́ТНЫЙ ПУТЬ, пентозный путь, гексозомонофосфатный шунт, последовательность ферментативных реакций окисления глюкозо-6-фосфата до CO_2 и H_2O, происходящих в цитоплазме живых клеток и сопровождающихся образованием восстановленного кофермента — НАДФ·Н. Общее уравнение П. п.: 6 глюкозо-6-фосфат + 12 НАДФ = 6 CO_2 + + 12 НАДФ·Н + 12 H^+ + 5 глюкозо-6-фосфат + H_3PO_4. Первая группа реакций связана с прямым окислением глюкозо-6-фосфата и сопровождается образованием фосфопентозы (рибулозо-5-фосфата), восстановлением кофермента дегидрогеназ НАДФ и освобождением CO_2. Во второй фазе П. п. образовавшиеся фосфопентозы претерпевают реакции изо- и эпимеризации и участвуют в неокислит. реакциях (катализируются обычно транскеталазами и трансальдолазами), приводящих в конце концов к исходному продукту всей последовательности реакций — глюкозо-6-фосфату. Т. о., П. п. цикличен по самой природе. Характерная особенность анаэробной фазы П. п. — переход от продуктов гликолиза к образованию фосфопентоз, необходимых для синтеза нуклеотидов и нуклеиновых к-т, и наоборот, использование продуктов пентозного пути для перехода к гликолизу. Важнейшим соединением, обеспечивающим такой двухсторонний переход, является эритрозо 4-фосфат — предшественник в биосинтезе ароматич. аминокислот у автотрофных организмов. П. п. не является осн. путём обмена глюкозы и обычно не используется клеткой для получения энергии. Биол. значение П. п. заключается в снабжении клетки восстановленным НАДФ, необходимым для биосинтеза жирных к-т, холестерина, стероидных гормонов, пуринов и др. важнейших соединений.

Ферменты П. п. используются также в темновой фазе фотосинтеза при образовании глюкозы из CO_2 в цикле Калвина. П. п. широко представлен в природе и обнаружен у животных, растений и микроорганизмов. Доля П. п. в окислении глюкозы неодинакова у разл. организмов, зависит от типа и функц. состояния ткани и может быть довольно высокой в клетках, где активно происходят восстановит. биосинтезы. У нек-рых микроорганизмов и в нек-рых тканях животных до $^2/_3$ глюкозы может окисляться в П. п. У млекопитающих высокая активность П. п. обнаружена в печени, коре надпочечников, жировой ткани, молочной железе в период лактации и в эмбриональных тканях, а низкая активность П. п. — в сердечной и скелетных мышцах.

ПЕНТО́ЗЫ, моносахариды с 5 углеродными атомами в молекуле: арабиноза, рибоза, ксилоза, рибулоза и др.

ПЕПСИ́Н, протеолитич. фермент желудочного сока позвоночных. Вырабатывается клетками слизистой желудка в форме неактивного предшественника пепсиногена, превращение к-рого в П. происходит автокаталитически в присутствии соляной к-ты желудочного сока, а также под влиянием активного пепсина. П. гидролизует внутр. пептидные связи в белках и пептидах с образованием более простых пептидов и свободных аминокислот. Открыт в 1836 Т. Шванном; в 1930 получен Дж. Нортропом в кристаллич. виде. Молекула П. – полипептидная цепь (327 аминокислотных остатков), содержит 3 дисульфидных связи и остаток фосфорной к ты; мол. м. ок. 34500. Наиб. легко расщепляет пептидные связи, образованные остатками ароматич. и дикарбоновых аминокислот. Активен в кислой среде (оптимум pH ок. 2,0). П. применяется в медицине.

ПЕПТИДА́ЗЫ, протеолитич. ферменты, отщепляющие концевые аминокислотные остатки от молекул белков и пептидов. В соответствии с характером действия на субстраты различают карбоксипептидазы, аминопептидазы и дипептидазы, ка-

тализирующие гидролиз дипептидов до свободных аминокислот.

ПЕПТИ́ДНАЯ СВЯЗЬ, вид амидной связи; возникает в результате взаимодействия α-аминогруппы (—NH_2) одной аминокислоты с α-карбоксильной группой (—COOH) др. аминокислоты.

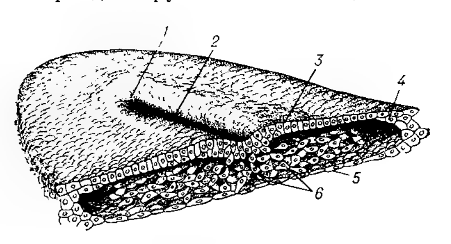
Группа —C(O)—NH— в белках и пептидах находится в состоянии кето-енольной таутомерии (существование нек-рых химич. соединений в виде структурных изомеров, способных свободно переходить друг в друга). Благодаря таутомерии П. с. имеет на 40% характер двойной (сопряжённой) связи, что проявляется в уменьшении её длины по сравнению с длиной одинарной —C—N— связи. Частично сопряжённый характер —C—N— связи обусловливает плоскую конфигурацию —C(O)—NH— группы (все 4 атома находятся в одной плоскости) и существование *транс-* и *цис* форм. Экспериментально доказана большая устойчивость *транс*-формы. Ферментативное образование П. с. в живых клетках происходит в процессе биосинтеза белка. Разработаны методы химич. и ферментативного лабораторного синтеза и расщепления П. с., позволяющие синтезировать природные пептиды, а также устанавливать аминокислотную последовательность для мн. белков и пептидов.

ПЕПТИДОГЛИКА́НЫ, муреины, опорные полимеры клеточной стенки бактерий, имеющие сетчатую структуру и образующие жёсткий наруж. каркас бактериальной клетки. П. состоят из протяжённых полисахаридных цепей с поперечными сшивками из относительно коротких пептидных мостиков. Бактерицидное действие лизоцима объясняется расщеплением полисахаридной части П. под действием этого фермента; антибиотич. активность пенициллина и его аналогов связана с блокированием биосинтеза П.

ПЕПТИ́ДЫ, органич. вещества, состоящие из остатков одинаковых или разл. аминокислот, соединённых пептидной связью. По числу аминокислотных остатков различают ди-, три-, тетрапептиды и т. д., а также *полипептиды.* Молекула П.— линейная, как правило, цепь с аминогруппой (—NH_2) на одном и карбоксильной группой (—COOH) на др. конце цепи. Встречаются П. с замкнутой цепью — циклопептиды (мн. токсины, гормоны и антибиотики). К П. относятся мн. биологически активные вещества: глутатион, анзерин и карнозин, нек-рые гормоны (инсулин, глюкагон, вазопрессин, окситоцин и др.), антибиотики. В живых клетках П. синтезируются из аминокислот или образуются при ферментативном расщеплении белков. Химич. синтезом получены мн. активные природные П. и их многочисл. аналоги. Успехи химии П. способствовали решению проблем совр. биохимии и мол. биологии (напр., расшифровке генетич. кода).

ПЕ́РВАЯ СИГНА́ЛЬНАЯ СИСТЕ́МА, система отражения действительности в форме ощущений и восприятий, общая для животных и человека; составляет основу высшей нервной деятельности и сводится к совокупности многообразных (вплоть до весьма сложных) условных и безусловных рефлексов на непосредств. раздражители или их следы. Термин «П. с. с.» предложен в 1932 И. П. Павловым. П. с. с. человека характеризуется большей, чем у животных, скоростью иррадиации и концентрации нервного процесса, его подвижностью, обеспечивающей быстроту переключения, образованием условных рефлексов высших порядков, преобладанием следовых рефлексов. Животные лучше различают отд. раздражители, а человек — всевозможные комбинации их. У человека в процессе его трудовой и обществ. деятельности помимо П. с. с. возникла новая система отражения действительности с помощью речи и мышления — *вторая сигнальная система.*

ПЕРВИ́ЧНАЯ ПОЛО́СКА, продольное срединное утолщение наруж. слоя (эпибласта) в бластодиске у зародышей птиц и млекопитающих, гомолог *бластопора* зародышей земноводных. Формируется в период гаструляции. На переднем конце П. п. образуется скопление клеток — гензеновский узелок (ГУ). Через ГУ и передний отдел П. п. внутрь зародыша сначала мигрируют клетки презумптивной энтодермы, к-рые внедряются во внутр. слой бластодиска (гипобласт), оттесняя его клетки к периферии прозрачной зоны, затем в области ГУ концентрируются клетки будущей хорды, к-рые, вворачиваясь внутрь зародыша, движутся вперёд в виде плотного тяжа — головного, или хордального, отростка. Мигрирующие через передний отдел П. п. клетки презумптивной мезодермы окружают этот тяж и впоследствии дифференцируются на сомиты и боковые пластинки. Через задний отдел П. п. мигрируют клетки внезародышевой мезодермы. Вследствие массовой миграции клеток в центре ГУ и по средней линии П. п. образуются углубления, наз. соответственно первичной ямкой и первичным желобком. По завершении миграции клеток презумптивных энто- и мезодермы П. п. редуцируется. ГУ и передний отдел П. п. при пересадке в др. область эпибласта индуцируют в ней образование нейральных структур. У пресмыкающихся гомолог П. п. имеет более компактную структуру и наз. мезодермальным мешочком.



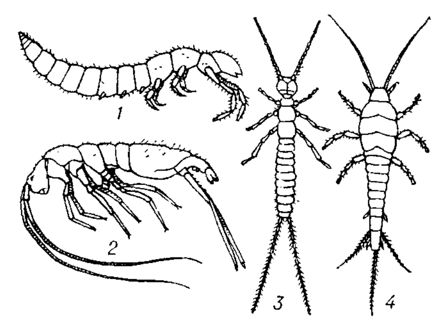
Поперечный разрез через переднюю половину прозрачной зоны куриного зародыша: *1* — гензеновский узелок; *2* — первичная полоска; *3* — эпибласт; *4* — край прозрачной зоны; *5* — гипобласт; *6* — клетки презумптивных энтодермы и мезодермы, мигрирующие из эпибласта через первичную полоску.

ПЕРВИ́ЧНАЯ ПО́ЛОСТЬ ТЕ́ЛА, схизоцель, пространство между стенкой тела и кишечником у нек-рых многоклеточных животных, в к-ром лежат внутр. органы. П. п. т. появляется у первичнополостных червей и характеризуется отсутствием собств. клеточной выстилки. У моллюсков П. п. т. представлена системой лакун и синусов, а у высших многоклеточных животных (напр., у кольчатых червей и хордовых) вытеснена вторичной полостью тела, или *целомом.* У членистоногих остатки П. п. т., сливаясь в процессе эмбрионального развития с редуцированным целомом, образуют т. н. смешанную полость тела, или миксоцель. У зародышей П. п. т. представлена полостью бластулы (бластоцелем).

ПЕРВИ́ЧНАЯ ПРОДУ́КЦИЯ, продукция автотрофных организмов, в осн. зелёных растений, а также хемосинтезирующих бактерий. Различают валовую П. п., равную общему кол-ву продуктов фотосинтеза за определённый отрезок времени, и чистую П. п., равную разности между валовой П. п. и той её частью, к-рая была затрачена в процессе дыхания. У травянистых растений на дыхание расходуется 40—50% от валовой П. п., а у деревьев эта величина достигает 70—80%. П. п. характеризует исходный уровень *биологической продуктивности* природных сообществ. На суше макс. величины П. п. — в тропич. лесах, где годовая чистая П. п. составляет 25—35 т/га сухого вещества при фитомассе 500—700 т/га органич. вещества. По мере удаления от тропиков П. п. снижается, и в тундре чистая П. п. составляет 2—2,5 т/га сухого вещества при фитомассе 28 т/га.

П. п. водных экосистем создаёт гл. обр. фитопланктон. В высокопродуктивных водах, несмотря на малую биомассу фитопланктона, благодаря его быстрому росту, П. п. может достигать в энергетич. выражении столь же высоких величин, что и в наземных экосистемах. Однако биомасса фитопланктона остаётся низкой из-за потребления его зоопланктоном. Высокопродуктивные воды составляют небольшую долю от общей площади мирового океана, и поэтому П. п. его в целом меньше П. п. суши.

ПЕРВИЧНОБЕСКРЫ́ЛЫЕ, аптериготы (Apterygota), наиб. древние насекомые. Известны из отложений среднего девона. Имаго исходно бескрылые. 3 пары грудных ног, а у нек-рых — и видоизменённые (в виде придатков) брюшные конечности — церки. Ранее П. выделяли в подкласс, включающий 4 отряда: бессяжковые, двухвостки, ногохвостки, щетинохвостки. Ныне 3 первых отряда относят к энтогнатным, а последний — к эктогнатным насекомым. Ок. 4 тыс. видов. Распространены широко. Обычно влаголюбивы; образ жизни скрытный — обитают в лесной подстилке, почве, под корой деревьев, в гнилой древесине, травостое, многочисленны в моховых местообитаниях, некоторые — в пещерах, на поверхности воды. Питаются почвенным детритом, гифами грибов, спорами, почвенными водорослями, пыльцой цветков, микроорганизмами; нек-рые — хищники (нападают на насекомых), трупоеды.



Аптериготы: *1* — *Eosentomon transitorum* (бессяжковые); *2* — *Entomobrya pulchella* (ногохвостки); *3* — *Campodea plasiochaeta* (двухвостки); *4* — *Lepisma saccharina* (щетинохвостки).

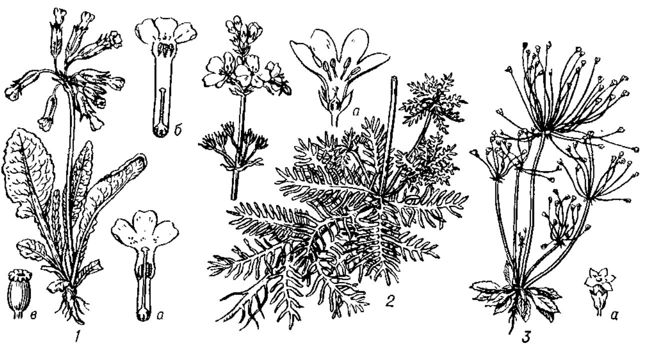
ПЕРВИЧНОПО́ЛОСТНЫЕ ЧЕ́РВИ, круглые черви, немательминты (Aschelminthes, или Nemathelminthes), тип сколецид (низших червей). Произошли, вероятно, от ресничных червей. Тело нечленистое, с плотной кутикулой. Ресничный покров частично или полностью редуцирован. Кожно-мускульный мешок из продольных мышц или из их разобщённых тяжей, к к-рым присоединяются кольцевые мышцы. Между кожно-мускульным мешком и внутр. органами — первичная полость тела (схизоцель). Ротовое отверстие на переднем конце тела. Кишечник из 3 отделов: передней, средней и задней кишки с анальным отверстием. Выделит. система — протонефридии или кожные железы. Кровеносной и дыхат. систем нет. Нервная система представлена окологлоточным нервным кольцом и одним или неск. продольными нервными стволами или мозговым ганглием с отходящими от него нервами. Органы чувств развиты слабо. П. ч. раздельнополые, реже гермафродиты. Оплодотворение внутреннее. Развитие прямое. 6 классов: нематоды, брюхоресничные черви, киноринхи, волосатики, коловратки, скребни (иногда к П. ч. относят приапулид). Ок. 18 тыс. видов. Свободноживущие формы — в морях, пресных водах и почве всех материков; многие П. ч. — паразиты животных, человека и растений.

ПЕРВИЧНОРО́ТЫЕ (Protostomia), подраздел настоящих многоклеточных животных раздела двусторонне симметричных (Bilateria), объединяющий лишённых вторичной полости тела (целома) низших червей и обладающих ею трохофорных животных. По одним гипотезам, П. и вторичноротые произошли независимо от настоящих многоклеточных раздела Radialia (лучистых, или радиальносимметричных), по другим — имели общих предков среди низших червей. Большинство типов беспозвоночных относится к П. В отличие от вторичноротых, П. характеризуются превращением бластопора (первичного рта) или его части в ротовое отверстие, первично спиральным дроблением яйца (если вторично оно не изменено) и телобластич. образованием мезодермы.

ПЕРВИ́ЧНЫЕ ПОЛОВЫ́Е ПРИ́ЗНАКИ, совокупность особенностей, определяющих осн. различия между самцом и самкой у животных (между мужчиной и женщиной у человека). К П. п. п. самцов млекопитающих относят семенники, семяпровод, половой член, предстательную железу, у самок — яичники, яйцеводы, матку, влагалище. У человека дифференцировка половых органов на муж. и жен. завершается к 8 неделе развития плода. Ср. *Вторичные половые признаки.*

ПЕРВОЦВЕ́Т, примула (*Primula*), род многолетних трав сем. первоцветных. Листья в прикорневой розетке. Цветки в зонтиковидном соцветии, редко одиночные. Мн. видам свойственна гетеростилия. Цветут б. ч. ранней весной. Семена рассеиваются из коробочек при раскачивании стебля ветром, у нек-рых — распространяются муравьями. Св. 500 видов, во внетропич. областях Сев. полушария, гл. обр. в горных р-нах, 2 вида — в Юж. полушарии. В СССР — ок. 80 видов. П. весенний, или лекарственный (*P. veris*), растёт почти по всей Европ. части по полянам, опушкам, кустарникам, светлым лесам. Корни этого вида и П. крупночашечного (*P. macrocalyx*) применяют как отхаркивающее средство. Листья богаты витамином С, могут употребляться при гипо- и авитаминозах в виде салата и настоев. Медоносы. Мн. виды — декор. растения, напр. П. обыкновенный (*P. vulgaris*). 7 видов в Красной книге СССР.

ПЕРВОЦВЕ́ТНЫЕ, порядок (Primulales) и семейство (Primulaceae) двудольных растений. Порядок П. произошёл, вероятно, от примитивных чайных. Небольшие деревья, кустарники или травы, редко лианы или эпифиты. Листья б. ч. цельные, без прилистников. Цветки чаще обоеполые, в соцветиях, редко одиночные. Чашелистики и лепестки обычно сросшиеся. Гинецей лизикарпный. Семена с эндоспермом. Порядок П. включает 3 сем.: мирсиновые (Myrsinaceae), П. и теофрастовые (Theophrastaceae). В сем. П. — травы, редко низкие кустарники или полукустарники. Листья часто в розетке. Для цветков многих П. характерна гетеростилия; опыление насекомыми (или самоопыление). Плод — коробочка. Ок. 1000 видов (ок. 30 родов), гл. обр. во внетропич. областях Сев. полушария. В СССР — св. 150 видов (18 родов), преим. в горах и в Арктике. Самый крупный род П. — первоцвет. К П. относятся также вербейник, цикламен, седмичник, проломник, очный цвет, сольданелла, млечник, дионисия (*Dionysia*), кортуза (*Cortusa*) и др. Многие из них — декор. растения. 16 видов П. в Красной книге СССР.



Первоцветные. *1* — первоцвет весенний (*Primula veris*): *а* — длинностолбиковый цветок, *б* — короткостолбиковый, *в* — коробочка; *2* — турча болотная (*Hottonia palustris*): *а* — цветок в разрезе; *3* — проломник нитевидный (*Androsace filiformis*): *а* — цветок.

ПЕРГА́, пыльца растений, собранная медоносной пчелой, уложенная в ячейки сотов, залитая мёдом; корм пчёл. Расходуется гл. обр. весной, в период роста пчелиной семьи.

ПЕРЕАМИНИ́РОВАНИЕ, трансаминирование, обратимый перенос аминогруппы ($-NH_2$) от аминокислот (аминов) к кетокислотам:

$$R_1-CH(NH_2)-COOH + R_2-CO-COOH \rightleftarrows R_1-CO-COOH + R_2-CH(NH_2)COOH.$$

Ферментативное П. (открыто в 1937 А. Е. Браунштейном и М. Г. Крицман) катализируют трансаминазы (аминотрансферазы), использующие в качестве кофермента пиридоксальфосфат. П. представляет собой осн. путь распада аминокислот и синтеза заменимых аминокислот в живых клетках. Особое значение имеет осуществляемая глутаматтрансаминазой реакция П. α-кетоглутаровой к-ты — акцептора аминогрупп большинства аминокислот. Образующаяся в этой реакции глутаминовая к-та включает азот аминогрупп в орнитиновый цикл, ведущий к образованию мочевины — конечного продукта азотистого обмена у животных, а также вступает в реакцию с аммиаком с образованием глутамина, т. е. участвует в его обезвреживании и выведении. П. — один из важнейших путей интеграции обмена веществ на уровне клетки — осуществляет связь между обменом аминокислот, с одной стороны, и углеводов и жиров — с другой.

ПЕРЕВЯ́ЗКА, перегузна (*Vormela peregusna*), млекопитающее сем. куньих. Единств. вид рода. Дл. тела 26—35 см, хвоста 11—20 см. Туловище тонкое, удлинённое, ноги короткие. Хвост пушистый. Окраска яркая, пёстрая — на жёлтом фоне рыжие или бурые пятна. В Юго-Вост. Европе и в Азии, преим. в степях, полупустынях и пустынях (исключая Аравийский п-ов); в СССР — Причерноморские степи, Кавказ, Ср. Азия, Казахстан, Алтай и Тува. Детёнышей 3—8. Питается грызунами. Освоение целинных степей ведёт к резкому сокращению численности П. Южнорусский и семиреченский подвиды — в Красной книге СССР. См. рис. 4 при ст. *Куньи.*

ПЕРЕДНЕЖА́БЕРНЫЕ (Prosobranchia), подкласс брюхоногих моллюсков. Известны с раннего кембрия. Мантийная полость с мантийным комплексом расположена спереди (отсюда назв.). Раковина (дл. от 1 мм до 60 см) обычно спиральная, реже колпачковидная, иногда редуцирована; устье часто закрыто крышечкой. 2 отр.: Diotocardia и Monotocardia; ок. 500 сем. (морские ушки, конусы, литторины, каури, иглянки, Cymatiidae, Carinariidae, Turbinidae, Mitridae, Xenophoridae и др.); более 50 000 видов. В СССР — неск. сотен видов. В последнее время П. делят на 3 подкл.: круглокожаберные (Cyclobranchia) — с колпачковидной раковиной без отверстия или вырезок (ок. 400 видов, в т. ч. морские блюдечки); щитожаберные (Scutibranchia) — мор. моллюски с колпачковидной или спиральной раковиной, несущей вырезку, ряд отверстий или желобок (ок. 450 видов); гребенчатожаберные (Pectinibranchia) — морские (рог тритона, теребра и др.), пресноводные (битинии, живородки) и редко наземные моллюски, имеющие раковину разнообразной формы с крышечкой, но без отверстия и вырезок. Преим. раздельнополые, иногда гермафродиты. Оплодотворение внутреннее или наружное. Развитие мор. форм с планктонной личинкой и метаморфозом или прямое, внутри яйцевых оболочек и капсул, прикрепляемых к субстрату; нек-рые виды сочетают оба типа развития. П. в осн. свободноживущие, реже паразиты, некоторые виды — промежуточные хозяева паразитов животных и человека (битинии). Трубачи, морские ушки, литторины, рапаны и др. — объект промысла и марикультуры. Многие виды

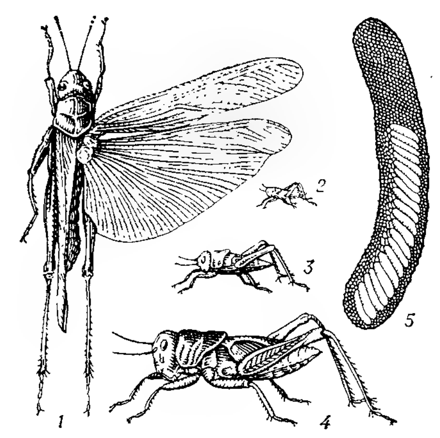
имеют стратиграфич. значение. В древности раковины. П. использовались в качестве амулетов, денег, украшений, для подачи звуковых сигналов. См. рис. 4, 7, 8, 9, 11 в табл. 31 и рис. 8, 14—27 в табл. 32.

ПЕРЕ́ДНИЙ МОЗГ (prosencephalon), передний отдел головного мозга у позвоночных. Производное первого мозгового пузыря. У круглоротых и рыб выполняет в осн. роль центр. регулятора деятельности органов системы обоняния. У земноводных и пресмыкающихся П. м. усложняется, подразделяется на *промежуточный мозг* и *конечный мозг* и включается в управление сложными формами поведения. У птиц и млекопитающих это разделение П. м. выражено наиб. чётко.

ПЕРЕКАТИ́-ПО́ЛЕ, травянистые растения степей и пустынь, приобретающие ко времени созревания семян (иногда и раньше) шарообразную форму вследствие обильного ветвления цветоносных побегов. Стебли у основания легко отламываются, и вся надземная масса, подхватываемая ветром, катится по земле (напр., кермек).

ПЕРЕКРЁСТНОЕ ОПЫЛЕ́НИЕ, аллогамия, опыление цветков пыльцой других растений того же вида. Свойственно голосеменным и большинству цветковых. Однако строго перекрёстноопыляемых растений мало (напр., рожь). Чаще П. о. сочетается с самоопылением, играющим резервную или осн. роль. Подробнее см. *Опыление*.

ПЕРЕЛЁТНАЯ САРАНЧА́, азиатская саранча (*Locusta migratoria*), прямокрылое насекомое сем. настоящих саранчовых (Acrididae). Дл. 29—61 мм. Распространена на Ю. Европы, в Азии и Сев. Африке. В СССР 2 подвида: среднерусская саранча (*L. m. rossica*), на юге нечернозёмной зоны Европ. части, где изредка после засушливых лет размножается в массе, и собственно П. с. (*L. m. migratoria*), от Ю. Европ. части до Приморья, по берегам водоёмов, заросших тростником. При массовом размножении П. с. вылетает за пределы очагов. Встречается в 2 формах — одиночной и стадной, переходящих одна в другую в зависимости от экологич. условий. Повреждает почти все с.-х. культуры, особенно зерновые. В СССР как массовый вредитель подавлена в результате спец. противосаранчовых мероприятий.



Перелётная саранча: *1* — взрослое насекомое; *2—4* — личинки *1*-го, *3*-го, *5*-го возрастов; *5* — кубышка (боковая стенка снята).

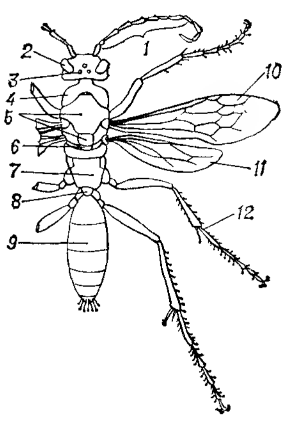
ПЕРЕЛЁТЫ ПТИЦ, ежегодные относительно дальние перемещения птиц из области гнездования в область зимовок с возвращением хотя бы части птиц обратно; одна из форм *миграции животных*. Перелёт — приспособление к сезонным колебаниям климата и зависящим от этого факторам (наличие доступной пищи, открытой воды и т. п.). Перелётные птицы, обитая на С. только в гнездовой период, могут не иметь адаптаций к суровым условиям. Годовой биол. цикл у перелётных птиц более стремителен: период размножения короткий, кладка часто лишь одна, линька бурная и непродолжительная. Популяции вида в одной части ареала могут быть оседлыми, а в другой (напр., на С. ареала) — перелётными. Сроки перелёта часто зависят от способа питания: зерноядные птицы обычно прилетают раньше, а улетают позднее насекомоядных. В основе П. п. лежит наследств. программа (содержащиеся дома птицы проявляют в соотв. сезоны перелётное беспокойство). Весной сигналом к перелёту помимо «внутреннего календаря» служит увеличение светового дня до критич. уровня (изменяя длину светового дня, можно искусственно вызвать перелётное состояние), осенью чаще действует один «внутр. календарь». Сигнал к перелёту обрабатывается первоначально в гипоталамусе, к-рый стимулирует секрецию гормонов гипофиза (возможно, прежде всего пролактина и адренокортикотропного); гормоны изменяют суточные ритмы работы печени, вызывают гиперфагию, отложение жира, перелётное беспокойство, сопровождаемое образованием стай, включают механизмы *бионавигации*. Так возникает перелётное состояние. У молодых птиц до отлёта вырабатывается на основе импринтинга способность находить весной гнездовую территорию, а на зимовках — территорию первой зимовки. Дальность перелёта зависит от экологич. потребностей вида на зимовках (зерноядные зимуют ближе к местам гнездования, чем насекомоядные), успешности конкуренции на зимовках с др. видами и от истории расселения вида. Напр., чечевица, расселявшаяся из Сибири на З., летит из Прибалтики на зимовку через Казахстан и Ср. Азию в Юго-Вост. Азию (Индокитай), а пеночка-весничка, расселявшаяся на В.,— из Вост. Сибири летит в Африку, хотя первой ближе лететь в Африку, а второй — в Юго-Вост. Азию. Самый дальний перелёт — у полярной крачки (ок. 30 тыс. км), к-рая гнездится в Арктике и Субарктике, а зимует в Антарктике. Ср. скорость перелёта от 30—50 км в сутки (недалеко летящие синицы) до 200—300 км в сутки (далеко улетающие славки, мухоловки, трясогузки). Днём почти все птицы летят стаями. Строй стаи (шеренга, вереница, клин и др.) облегчает использование аэродинамич. условий и минимально сокращает обзор, необходимый каждой птице. Данные кольцевания показывают, что на перелётах птиц гибнет меньше, чем в начале зимы или весной, сразу после прилёта. В целом смертность перелётных птиц во время миграций не выше, чем оседлых зимой.

● Дольник В. Р., Миграционное состояние птиц, М., 1975; Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Хищные — журавлеобразные, М., 1982; там же, Журавлеобразные — ржанкообразные, М., 1985; Карри-Линдал К., Птицы над сушей и морем. Глобальный обзор миграций птиц, пер. со швед., М., 1984.

ПЕ́РЕПЕЛ (*Coturnix coturnix*), птица сем. фазановых. Дл. до 20 см. Распространён в Европе, Африке и Юго-Зап. Азии; в СССР — на В. до Байкала. Зимует в Африке и Юж. Азии. Обитает на полях и в лугах на равнинах и в горах. Преим. растительноядный. Гнездится на открытых участках с развитым травянистым покровом, гнёзда на земле, в кладке до 24 яиц. Численность снижается. Ранее был объектом осенней охоты в Крыму и на Кавказе. В Ср. Азии П. держат в клетках ради «пения» и как бойцовую птицу. Близкий вид — немой П. (*C. japonicus*), в Японии и СССР разводят на фермах ради мяса и яиц (до 70 яиц в год); выведены яйценоские линии (250—300 яиц в год). См. рис. 1 при ст. *Фазановые*.

ПЕРЕПЕЛЯ́ТНИК, малый ястреб (*Accipiter nisus*), птица сем. ястребиных. Дл. 31—41 см. Распространён в Евразии и Сев.-Зап. Африке; в СССР — в лесной зоне и в горах на юге страны. Гнёзда на деревьях. Питается мелкими птицами и грызунами. П. использовали в Закавказье и Ср. Азии как ловчих птиц для охоты на перепелов.

ПЕРЕПОНЧАТОКРЫ́ЛЫЕ (Hymenoptera), отряд насекомых. Известны с триаса. Один из крупнейших отрядов (по разным данным, от 150 до 300 тыс. видов). 2 подотряда — сидячебрюхие и стебельчатобрюхие; иногда последних



Строение тела дорожной осы *Priocnemis affinis*: *1* — усик; *2* — фасеточный глаз; *3* — простой глазок; *4* — переднегрудь; *5* — среднегрудь; *6* — заднегрудь; *7* — проподеум (первый сегмент брюшка, слившийся с грудью); *8* — подвижное сочленение груди и брюшка; *9* — брюшко; *10* — переднее крыло; *11* — заднее крыло; *12* — нога.

рассматривают как два самостоят. подотряда — паразитических П. (Parasitica) и жалящих П. (Aculeata). Распространены широко. В СССР — ок. 15 тыс. видов, встречаются повсеместно. Дл. от 0,2 мм (трихограммы — самые мелкие насекомые) до 4—6 см (рогохвосты, тропические осы, пчёлы, нек-рые наездники). Обычно имеют 2 пары перепончатых прозрачных крыльев, задние меньше передних и прикрепляются к ним зацепками. Жилкование крыльев с немногочисл. ячейками или (напр., у хальцид) без ячеек. Есть вторичнобескрылые формы (муравьи, немки). Ротовой аппарат у примитивных П. грызущий, у высших — лижуще-грызущий или сосущий (ниж. губа преобразована в хоботок с язычком на конце). Самки имеют яйцеклад, к-рый у жалящих П. преобразован в жало. Превращение полное. Для П. характерно развитие самцов из гаплоидных яиц, самок — из диплоидных, обычно оплодотворённых, иногда из неоплодотворённых (см. *Партеногенез*). П. достигли большо-

го разнообразия по образу жизни и типам приспособления к среде, включая сложное инстинктивное поведение (особенно у общественных П.) и разл. формы заботы о потомстве. Многие П.— эффективные опылители цветковых растений и, в свою очередь, способствовали их прогрессивной эволюции. 24 вида П. в Красной книге СССР. См. табл. 25.

● Малышев С. И., Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции, М.—Л., 1966; Определитель насекомых европейской части СССР, т. 3 — Перепончатокрылые, ч. 1 3, Л., 1978—1981.

ПЕРЕСМЕ́ШКИ (*Hippolais*), род славковых. Дл. 11,5—15 см. 6 видов, в Европе, Сев. Африке и Зап. Азии; в СССР — 4 вида. Пересмешка (*H. icterina*) обитает в листв. лесах и парках, на В. до Томска. Часто подражает голосам др. птиц (отсюда назв.).

ПЕРЕСМЕ́ШНИКОВЫЕ (Mimidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 20—30 см. Крылья короткие, закруглённые, хвост длинный; большинство П. летает плохо. 13 родов, 31 вид, в Сев. и Юж. Америке (от Ю. Канады до Аргентины). Древесные птицы, но есть и наземные. Держатся поодиночке или парами. П. хорошо поют, копируя всевозможные звуки (отсюда назв.). Многоголосый пересмешник (*Mimus polyglottos*) способен подражать голосам более 20 видов птиц. Гнёзда на деревьях или на земле. В кладке 2—5 яиц. П. часто содержат в клетках. 4 подвида в Красной книге МСОП.

ПЕРЕСТУ́ПЕНЬ, бриония (*Bryonia*), род растений сем. тыквенных. Многолетние травы с клубневидными корнями и б. ч. лазящими (цепляются усиками) стеблями. Листья б. ч. 5-лопастные или глубокопятираздельные. Цветки однополые (растения однодомные или двудомные), зеленовато-жёлтые, в пазушных соцветиях. Плод — шаровидная ягода; семена разносятся животными. 10—12 (по др. данным, 4) видов, на Канарских о-вах, в Средиземноморье, на юге Европы, в Зап. и Ср. Азии; в СССР — 6 видов, в Крыму, на Кавказе, в Ср. Азии и как одичавшие в ср. полосе Европ. части; растут среди кустарников, по опушкам, речным долинам и у жилья. Наиб. обычны П. белый (*P. alba*) и П. двудомный (*B. dioica*). Ядовиты. Корни применяют как лекарств. средство. П. используют для озеленения балконов, беседок, стен. П. лопухолистный (*B. lappifolia*) — в Красной книге СССР.

Переступень белый, ветка с плодами и корень: *а* — тычиночный цветок в разрезе; *б* — пестичный цветок в разрезе.

ПЕ́РЕЦ (*Piper*), род растений сем. перцевых. Кустарники и лианы, реже небольшие деревья и травы. Ок. 700 (по др. данным, ок. 2000) видов, в тропиках обоих полушарий, гл. обр. в Америке и в муссонных областях Вост. Азии. В культуре 9 видов. Наибольшее значение имеет П. чёрный (*P. nigrum*) — лазящий кустарник, растущий в Индии, Юго-Вост. Азии; широко культивируется в тропич. странах. Плоды содержат алкалоиды (пиперин, пиперидин), эфирное масло и камедь. Незрелые высушенные плоды — пряность (чёрный перец). П. чёрный издавна выращивали в Индии, затем он проник в Индонезию и др. страны Юго-Вост. Азии и только в 20 в.— в нек рые тропич. страны Африки и Америки. Листья П. бетель (*P. betle*) употребляют для жевания. Корни и корневища полинезийского П. кава (*P. methysticum*) используют на о-вах Тихого ок. для изготовления дурманящего ритуального напитка — кава, или ава. Плоды П. кубеба (*P. cubeba*), а также корни и плоды П. индийского длинного (*P. longum*), растущего в Юго-Вост. и Юж. Азии, а также высушенные листья американского П. узколистного (*P. angustifolium*), или матико, применяют как лекарств. препараты. Как ароматические и лекарственные используют и др. виды.

Овощной П., капсикум (*Capsicum*), род кустарников, полукустарников или многолетних (в культуре как однолетние) трав сем. паслёновых. 20 (по др. данным, до 50) видов, в Центр. и Юж. Америке, на Галапагосских о вах и п-ове Флорида. В тропич. странах культивируют неск. видов, из к-рых самый распространённый, в т. ч. в субтропиках и странах с умеренным климатом, П. овощной, или паприка (*C. annuum*), однолетнее самоопыляемое растение с желтоватыми цветками и овально ланцетными листьями. Многосемянные плоды от жёлтых до красных или коричневатых, разм. от 1 до 30 см, удлинённые или округлые; содержат витамин С и алкалоид капсаицин, обусловливающий горький вкус нек-рых разновидностей. В СССР его возделывают на Украине, в Молдавии, на Кавказе и в Ср. Азии. Распространены 15 разновидностей сладкого и пряного (горького) П. овощного. В Центр. и Юж. Америке выращивают П. кустарниковый (*C. frutescens*) — многолетник с высокими одревесневающими стеблями и глянцевитыми плодами дл. до 10 см, с большим содержанием капсаицина. К нему относят и наиб. острый кайенский П., нередко выделяемый в самостоят. вид (*C. sinense*). Находит применение горький П. и в медицине. Плоды овощного П. использовали в Америке ещё ацтеки, в Европу привёз их Колумб, в России появился в 19 в.

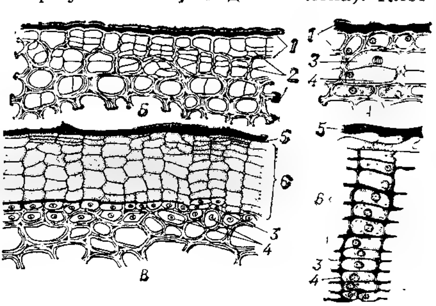
ПЕРИ... (от греч. perí — вокруг, около, возле), часть сложных слов, означающая: около, вокруг (напр., *перикард*).

ПЕРИБЛА́СТУЛА (от *пери...* и *бластула*), тип бластулы, характерный для зародышевого развития большинства членистоногих. Образуется в результате поверхностного дробления. Стенка П. состоит из слоя клеток (бластодермы), а центр. часть занята неразделившимся желтком с находящимися в нём отд. клетками — вителлофагами. См. рис. при ст. *Бластула*.

ПЕРИБЛЕ́МА (от греч. períblēma — покров, оболочка), слой инициальных меристематич. клеток конуса нарастания корня, из к-рых возникают клетки первичной коры. У голосеменных из П. образуется протодерма, дифференцирующаяся в эпиблему и клетки корневого чехлика.

ПЕРИВИТЕЛЛИ́НОВОЕ ПРОСТРА́НСТВО (от *пери...* и лат. vitellus — желток яйца), пространство между зародышем и яйцевой оболочкой, заполненное перивителлиновой жидкостью. Возникает при активации яйца в результате выделения содержимого кортикальных телец и веществ, локализованных в более глубоких слоях цитоплазмы, сохраняется до вылупления зародыша. Благодаря большой осмотич. активности, выделенные вещества привлекают воду и образуется перивителлиновая жидкость, оттесняющая оболочку яйца от поверхности цитоплазмы. Эта жидкость предохраняет яйцо от проникновения в него сверхчисленных сперматозоидов, защищает зародыш от механич. повреждений и служит благоприятной средой для его развития. См. рис. при ст. *Кортикальная реакция*.

ПЕРИДЕ́РМА (от *пери...* и *дерма*), вторичная покровная ткань стеблей и корней многолетних (реже однолетних) растений. Состоит из пробки, феллодермы и феллогена (иногда он отсутствует, напр. у маслины, видов паслёна). Клетки П. воздухо- и водонепроницаемы; газообмен и испарение осуществляются через находящиеся в П. *чечевички*. В органах растений обычно развивается несколько П., каждая последующая закладывается глубже предыдущей; реже образуется одна П. (у осины, ольхи, многолетних трав). Со временем наруж. П. и заключённые между ними ткани отмирают, образуя корку.



Образование перидермы у груши (*А, Б*) **и сливы** (*В, Г*): *1* — эпидермис, покрытый кутикулой; *2* — делящиеся клетки перидермы; *3* — феллоген; *4* — феллодерма; *5* — отмершая эпидерма; *6* — флоэма.

ПЕРИ́ДИЙ (от греч. pērídion — сумочка, мешочек), стенка плодового тела грибов аскомицетов (эуаскомицетов, дискомицетов) и базидиомицетов (гастеромицетов и ржавчинных грибов).

ПЕРИДИНЕ́И (Dinophyceae), класс динофитовых водорослей. Одноклеточные двужгутиковые организмы дорсовентрального строения. Клетки окружены пелликулой или панцирем из целлюлозных щитков. Ок. 1000 видов. Наиб. широко распространены виды родов перидиниум (*Peridinium*) и цератиум (*Ceratium*). Входят в состав планктона морей и континентальных водоёмов, важнейшие продуценты органич. веществ. Иногда вызывают «цветение» воды, сопровождающееся выделением токсинов, действующих губительно на рыб и др. животных. В ископаемом состоянии известны с юры. Зоологи относят П. к простейшим (растительным жгутиконосцам, или фитомастигинам).

ПЕРИКА́РД (от *пери...* и греч. kardía — сердце), околосердечная сумка, сердечная сорочка, прочный соединительнотканный мешок, окружающий сердце нек-рых беспозвоночных и всех позвоночных. Состоит у позвоночных из наружного (париетального) листка — собственно П. и внутреннего (висцерального) — эпикарда, к-рый сра-

щён с миокардом и с начальными частями крупных сосудов, выходящих из сердца и входящих в него. Щелевидная перикардиальная полость между листками П. содержит серозную жидкость, облегчающую скольжение сердца при его сокращениях. У высших позвоночных богато иннервирован чувствит. волокнами. Перикардиальная полость является одним из отделов вторичной полости тела (целома).

ПЕРИКАРДИА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae pericardiales), выделит. органы у нек-рых моллюсков; формируются из клеток перикарда. У мн. брюхоногих моллюсков имеют вид складок на его стенках или выпячиваний стенки предсердия, вдающихся в околосердечную сумку. У головоногих П. ж.— придатки жаберных сердец, тесно с ними связанные. П. ж. накапливают продукты обмена и выводят их в перикардиальную полость, откуда экскреты поступают через рено перикардиальные воронки в выделит. органы, расположенные рядом с П. ж., и удаляются наружу. У двустворчатых моллюсков П. ж. наз. кеберовым органом.

ПЕРИКА́РИОН (от *пери*... и греч. káryon — орех, ядро), тело нейрона без отростков, центр. образование нервной клетки, содержащее ядро, окружённое веществом Ниссля, и осн. клеточные органоиды. В процессе эмбриогенеза на стадии нейробластов из П. формируются отходящие от него дендриты и аксоны. П. выполняет метаболич. функции, связанные с жизнедеятельностью и ростом нейрона; играет определяющую роль в процессе регенерации аксона. Термин «П.» используют и по отношению к др. клеткам, напр. эпителиальным. См. рис. при ст. *Нейрон*.

ПЕРИЛИ́МФА (от *пери*... и *лимфа*), вязкая жидкость, заполняющая наряду с эндолимфой полости улитки и участвующая в проведении звуковых колебаний в органах слуха позвоночных. У млекопитающих П. находится в барабанной и вестибулярной лестницах улитки, в пространстве между перепончатым и костным лабиринтами вестибулярного аппарата. Перилимфатич. пространство сообщается с подпаутинным пространством мозга. По содержанию ионов K^+ (3,6—10,0 ммоль/л) и Na^+ (135—155 ммоль/л) П. близка к спинномозговой жидкости, отличаясь от неё более высоким содержанием белков (в 2—7 раз). Звуковые волны через систему слуховых косточек вызывают колебания П. и эндолимфы, раздражающих чувствит. волосковые клетки кортиева органа.

ПЕРИ́ЛЛА (*Perilla*), род трав сем. губоцветных. 5 видов, в Юж., Вост. и Юго-Вост. Азии. П. кустарниковая (*P. frutescens*) во мн. странах культивируется как масличное и декор. растение. В семенах ок. 50% масла, пригодного гл. обр. для технич. целей. Её разновидность — П. кустарниковая нанкинская (*P. frutescens var. nankinensis*) — декор. растение, разводимое во мн. р-нах СССР, в странах Зап. Европы и в США.

ПЕРИСПЕ́РМ (от *пери*... и греч. spérma — семя), запасающая питат. ткань семени растений, используемая зародышем при прорастании. В отличие от эндосперма развивается из нуцеллуса и состоит из диплоидных клеток. П. характерен для мн. цветковых растений (маревых, гвоздичных, мареновых и др.). Семена имбирных содержат одновременно П. и эндосперм. Среди голосеменных П. встречается в сем. гнетовых, тиссовых. Наличие П., как и эндосперма, считается примитивным признаком, т. к. зародыш в большей степени зависит от окружающих тканей.

ПЕРИСТА́ЛЬТИКА (от греч. peristaltikós — обхватывающий и сжимающий), волнообразно распространяющиеся сокращения стенок пищевода, желудка, кишечника, мочеточника и др. полых органов, благодаря к-рым в норме происходит передвижение их содержимого в дистальном направлении. Перистальтич. движения осуществляются в результате координир. деятельности продольного и кольцевого слоёв мышц. Скорость распространения перистальтических волн в разных органах различна. Так, у человека, напр., ритм П. желудка составляет 2—3, а двенадцатиперстной кишки — 10—12 волн в минуту. Характер П. обусловлен способностью гладких мышц к автоматич. сокращениям и деятельностью расположенных в них нервных сплетений. П. регулируется вегетативной нервной системой, ЦНС и гуморальными факторами. На П. влияют физич. и химич. свойства пищи. Антиперистальтика — движение волны сокращений в оральном направлении — является физиол. свойством толстого кишечника, обеспечивающим задержку содержимого в нём и лучшее всасывание воды и электролитов. Она возникает также вследствие патологии (спайки) и при рвоте. Перистальтич. движения свойственны телу кольчатых червей.

ПЕРИТЕ́ЦИЙ (от *пери*... и греч. thḗkē — вместилище, сумка), плодовое тело нек-рых аскомицетов (эуаскомицетов, пиреномицетов). Форма б. ч. грушевидная с выводным отверстием на вершине, служащим для выброса аскоспор. Аски с парафизами пучком поднимаются со дна П., зрелый аск дорастает до выводного отверстия и выбрасывает аскоспоры, затем опускается вниз, а на его месте поднимается другой. См. рис. при ст. *Аскомицеты*.

ПЕРИФЕРИ́ЧЕСКАЯ НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА (systema nervosum periphericum), часть нервной системы, представленная нервами, соединяющими ЦНС с сенсорными органами, рецепторами и эффекторами (мышцами, железами). У позвоночных состоит из черепномозговых и спинномозговых нервов, а также расположенных по их ходу ганглиев. Иногда в П. н. с. помимо соматич. нервной системы (СНС) включают и вегетативную нервную систему (ВНС). Периферич. нервы, соединяющие ЦНС с кожей, мышцами, сухожилиями, сенсорными органами, относятся к СНС, а нервы, связывающие ЦНС с внутр. органами, кровеносными сосудами, железами,— к ВНС. Если термин «П. н. с.» в отношении СНС носит несколько искусств. характер, то применительно к ВНС он может быть использован с полным основанием, т. к. последняя включает на периферии и нейроны, способные обрабатывать поступающую информацию. Чёткого деления нервной системы на П. н. с. и ВНС нет, ибо, напр., часть черепномозговых нервов входит в состав ВНС, а спинальные ганглии П. н. с. содержат ветви ВНС. П. н. с. по сравнению с ЦНС претерпевает значительно меньшие эволюц. изменения в филогенетич. ряду позвоночных.

ПЕРИФИТО́Н (от *пери*... и греч. phytón — растение), поселения пресноводных организмов на подводных частях речных судов, бакенов, свай и др. сооружений. Чаще употребляют термин *обрастания*.

ПЕРИЦИ́КЛ (от *пери*... и греч. kýklos — круг), перикамбий, слой клеток первичной меристемы в корнях и иногда стеблях, окружающий проводящий цилиндр и располагающийся под эпидермой. Состоит П. из одного, реже неск. (голосеменные) слоёв паренхимных клеток. Из П. в корнях первичного строения образуются все боковые корни. В корнях вторичного строения (двудольные) при помощи клеток П. камбий смыкается в общее кольцо и формирует широкие лучи корня, в к-рых откладываются запасные вещества и происходит новообразование придаточных корней и почек. Из П. возникает феллоген, образующий перидерму на утолщённых корнях. В стеблях из П. образуются механич. ткани, формируются млечники и др. органы выделения разл. веществ. У нек-рых маревых, гвоздичных, лилейных из П. в осевых органах могут возникать новые камбиальные зоны к периферии от центр. цилиндра с проводящими пучками и механич. тканями, обусловливающие их аномальные утолщения. См. рис. при ст. *Корень*.

ПЕРЛАМУ́ТР (нем. Perlmutter, от Perle — жемчужина и Mutter — мать), внутр. слой раковины двустворчатых, брюхоногих и четырёхжаберных головоногих моллюсков; состоит из тонких пластинок арагонита (кристаллич. форма $CaCO_3$) и конхиолина, расположенных параллельно поверхности раковины. Выделяется эпителиальными клетками мантии. Обладает радужным блеском. П. используют для изготовления украшений, пуговиц и т. д. Морской П. получают из раковин брюхоногих (роды *Turbo*, *Trochus*, *Haliotis* и др.), двустворчатых моллюсков (жемчужницы, пинны, мидии) и наутилусов, обитающих в Персидском зал., Красном м., близ берегов Австралии и Филиппин; пресноводный П.— из раковин двустворчатых моллюсков сем. Unionidae. П.— составная часть жемчуга.

ПЕРЛАМУ́ТРОВКИ, группа родов бабочек сем. нимфалид. Крылья в размахе 40—80 мм, сверху обычно рыжеватые, с чёрными пятнами и полосками, снизу — часто с перламутрово блестящими пятнами. В Сев. полушарии, преим. в умеренных широтах. В СССР — св. 40 видов. Гусеницы живут на травянистых растениях, многие исключительно или преимущественно на фиалках; днём обычно прячутся. Зимуют, как правило, молодые гусеницы (у отд. видов дважды), иногда в оболочке яйца или на др. стадиях. Обычны П. Аглая (*Mesoacidalia aglaja*) и ряд др. См. рис. 9 в табл. 26.

ПЕРЛО́ВИЦЫ (*Unio*), род пресноводных двустворчатых моллюсков сем. Unionidae. Раковина дл. до 14,5 см, внутр. слой перламутровый. Оплодотворение происходит путём пассивного внесения сперматозоидов с током воды через сифон; оплодотворённые яйца (до 400 тыс.) самка вынашивает на жабрах. В воду выходит личинка — глохидий, к-рая прикрепляется к рыбам и нек-рое время паразитирует на внеш. покровах и жабрах, обрастая эпителием рыбы. Ок. 20 видов, в Европе, Передней Азии, Африке и Сев. Америке; СССР — более 10 видов. Обитают в реках, озёрах, прудах, ползая по илистому или песчаному грунту и зарываясь в него. Зимой малоактивны. Чувствительны к недостатку кислорода. Нек-рые массовые виды могут использоваться в пищу, на корм до-

машним животным. Раковины П.— материал для инкрустаций, перламутровых пуговиц и т. п. П. часто делят на неск. самостоят. родов. 10 видов миддендорфовых перловиц (*Middendorffinaia*), обитающих гл. обр. на Ю. Приморского кр. в полугорных и равнинных реках,— в Красной книге СССР.

ПЕРМЕÁЗЫ (от лат. permeo — прохожу, проникаю), белки-переносчики, участвующие в активном транспорте веществ через мембраны. В клеточных мембранах идентифицирован ряд генетически детерминированных систем переноса (пермеазных систем), в т. ч. для ионов, аминокислот, сахаров. В мембранах митохондрий обнаружены переносчики для АТФ и АДФ, фосфата, нек-рых промежуточных продуктов цикла трикарбоновых к-т и др. соединений. По-видимому, транспортируемые соединения образуют комплексы со специфич. молекулами переносчиками. Системы активного переноса, транспортирующие вещества против градиента их концентраций, зависят от АТФ или др. носителей метаболич. энергии.

ПÉРМСКИЙ ПЕРИ́ОД, пермь (назван по району первоначального описания), шестой (последний) период палеозоя. Следует за карбоном, предшествует триасу. Начало по абс. исчислению 280±10 млн. лет, конец — 230±10 млн. лет назад, длительность 50±10 млн. лет. П. п.— время завершения горообразования на Урале, Тянь-Шане, в нек-рых р-нах Зап. Европы, в Аппалачах (Герцинская складчатость). На огромных пространствах происходило отступание моря и возникали полузамкнутые бассейны. Климат с резко выраженной зональностью: р-ны с тропич. влажным климатом, жарким сухим, умеренным и даже холодным. В Южном полушарии (Гондвана) продолжаются материковые оледенения.

В П. п. постепенно вымирают фузулиниды, четырёхлучевые кораллы, нек-рые из аммоноидей, последние трилобиты, эвриптериды, мн. отряды мшанок, плеченогих, морских лилий, бластоидеи, хиолиты. К концу П. п. заметно уменьшается число отрядов и семейств почти во всех классах беспозвоночных и частично позвоночных. Одновременно появляется ряд новых групп беспозвоночных (цератиты из аммоноидей) и позвоночных. Пресмыкающиеся достигают большого разнообразия. У нек-рых зверообразных пресмыкающихся (двиния) появляются черты строения, сближающие их с млекопитающими. На территории СССР из поздней перми известны три комплекса позвоночных — *Очерская фауна*, *Ишеевская фауна* и *Северодвинская фауна*. В растит. мире в начале П. п. сильно уменьшается число плауновидных, ряда членистостебельных и птеридоспермов. В Сев. полушарии усиленно развиваются кордаитовые и хвойные. Климатич. и флористич. зональность выражена ещё резче, чем в карбоне. Продолжались процессы углеобразования (напр., Печорский, Тунгусский и Кузнецкий бассейны). См. табл. 4 Б.

ПЕРОКРЫ́ЛКИ (Ptiliidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 0,3—1,2 мм (самые мелкие жуки); крылья волосковидные, с длинными ресничками в виде бахромы, не скрыты под надкрыльями. Распространены широко, но изучены слабо. В СССР — ок. 70 видов. Жуки и личинки живут под опавшей корой, в лесной подстилке, почве, навозе, грибах, век-рые — в муравейниках, часто образуют скопления. Питаются спорами грибов, участвуют в разложении растит. детрита, компостов.

ПЕРОКСИДÁЗЫ, ферменты класса оксидоредуктаз; катализируют окисление разл. полифенолов, аминов, жирных к-т, цитохрома (цитохромпероксидаза) и др. соединений с помощью перекиси водорода или органич. перекисей. П. играют важную роль в дыхании растений (катализируют наряду с полифенолоксидазой окисление дыхат. хромогенов в дыхат. пигменты). Наиб. изучена П. из корней хрена (мол. м. 44 100, простетич. группа — гем); её используют в медицине при определении глюкозы в крови и моче и как маркёрный белок в цитохимич. исследованиях.

ПЕРОНОСПÓРА (*Peronospora*), род оомицетов порядка пероноспоровых (Peronosporales). Мицелий с нитевидными или разветвлёнными, изредка шаровидными или пальчатыми гаусториями, внедряющимися в полость клетки растения-хозяина. Конидиеносцы, выходя из устьиц растения, образуют беловатый или светло-фиолетовый мучнистый налёт. 250 (по др. данным, 450) видов. Поражают травянистые растения, паразитируют на сахарной свёкле, капусте, луке, табаке и др., вызывая ложную мучнистую росу (пероноспороз).

ПЕРСÉЯ (*Persea*), род вечнозелёных деревьев и кустарников сем. лавровых. Ок. 150 видов, в тропиках и субтропиках Америки, Вост. и Юго-Вост. Азии. Один из видов П.— *авокадо*.

ПÉРСИК (*Persica*), род древесных растений сем. розовых. Выс. 5—10 м. 6 видов, в Китае. Растут в лесах и кустарниковых зарослях на склонах гор. В странах теплоумеренного и субтропич. поясов как плодовая культура возделывается П. обыкновенный (*P. vulgaris*), неизвестный в диком виде. Быстро растёт, плодоносит со 2—3-го года. Живёт до 25 лет. В СССР выращивают в Ср. Азии, Молдавии, на Ю. Украины, на Кавказе. Известно св. 5000 сортов. Культура П. зародилась ок. 5000 лет назад в Китае. П. Давида (*P. davidiana*) и другие — декор. виды. Род П. нередко включают в род слива.

ПЕРСИСТÉНТНЫЕ ФÓРМЫ (от лат. persistens, род. падеж persistentis — упорствующий, остающийся), филогенетические реликты, живые ископаемые, консервативные формы, группы организмов разл. таксономич. ранга, переходящие из одной геол. эпохи в другую без существ. изменений. Примеры П. ф.: моллюск неопилина — *Neopilina galatheae* (существует ок. 600 млн. лет), род плеченогих лингула (*Lingula*) и головоногий моллюск наутилус — *Nautilus pompilius* (ок. 500 млн. лет), мечехвосты (ок. 400 млн. лет), акула *Heterodontus japonicus* (не менее 240 млн. лет), гаттерия (ок. 230 млн. лет), гоацин (ок. 120 млн. лет), опоссумы (ок. 80 млн. лет), печёночники рода *Takakia* (не менее 320 млн. лет), плауны, хвощи (не менее 250 млн. лет), гинкго (ок. 240 млн. лет), нек-рые низшие грибы, мн. бактерии, в т. ч. ряд видов цианобактерий (не менее 1,5—2 млрд. лет). Термин «персистирование» (переживание) предложил Т. Гексли (1869). Современные П. ф. по сравнению с их вымершими родственниками характеризуются, как правило, низкой численностью и мелкими размерами. Персистированию способствуют постоянство физико-химич. и биотич. условий обитания, высокая надёжность механизмов репродукции, обеспечивающая существование П. ф. при незначит. численности и плотности популяций. Близкий термин — «брадителические формы» (см. *Брадителия*).

ПЕРФОРÁЦИИ (лат. perforatio — пробуравливание, проникновение), сквозные отверстия в клеточных оболочках сосудов и ситовидных трубок растений. По ним свободно передвигаются питат. растворы. В сосудах П. возникают на месте окаймлённых пор в оболочках между смежными проводящими элементами. Они могут быть множественными (напр., лестничными — в сосудах папоротников), эфедроидными (из группы округлых отверстий — у гнетовых) и простыми (одно общее отверстие на поперечных стенках члеников сосудов — у мн. цветковых растений). У нек-рых лишайников П. — отверстия в талломе, возникающие в результате отмирания небольших участков корового слоя; служат для газообмена.

ПÉРЦЕВЫЕ, перечные, порядок (Piperales) и семейство (Piperaceae) двудольных растений. Порядок П. довольно близок к порядку лавровых и, возможно, имеет общее происхождение с двумя его семействами. П., в отличие от лавровых,— гл. обр. травы и кустарники (в т. ч. лианы и эпифиты). Листья часто с прилистниками. Характерны секреторные клетки, выделяющие эфирные масла. Цветки мелкие, невзрачные, обычно без околоцветника, в густых соцветиях. Плоды б. ч. коробочки, ягодовидные или костянковидные. 2 сем.: П. и савруровые (Saururaceae). В сем. П. 8—10 родов, ок. 2000 (по др. данным, до 3000) видов, преим. в тропиках Юж. Америки и Юго-Вост. Азии. Одно- и многолетние травы, а также полукустарники и кустарники (иногда лианы или эпифиты), редко небольшие деревья. Листья цельные, часто мясистые, с водозапасающей тканью. Проводящие пучки в стеблях часто по типу однодольных. 2 осн. рода: перец и пеперомия (*Peperomia*); часть видов последнего рода – внетропические, нек-рые встречаются в обоих полушариях. Пеперомия и близкие к ней роды б. ч. эпифиты или скальные растения. Распространяются животными. П. обычны в сырых тенистых местах. Играют значит. роль в растит. покрове тропиков.

ПЕРЬЕВЫ́Е КЛЕЩИ́ (Analgesoidea), надсемейство клещей отр. акариформных. Дл. 0,3—0,5 мм. Ок. 2000 видов, в т. ч. в Палеарктике св. 1000 видов; в СССР — ок. 500. Специализир. наруж. паразиты птиц; живут на коже и перьях, питаясь жировой смазкой оперения, частичками эпидермиса и перьев. Нимфы иногда проникают под кожу. Ряд П. к., напр. *Zachvatkinia sternae*, могут вызывать заболевания кожи и выпадение перьев. См. рис. 5 в табл. 30 А.

● Дубинин В. Б., Перьевые клещи (Analgesoidea), ч. 1—3, М.— Л., 1951—56 (Фауна СССР. Паукообразные, т. 6, в. 5 – 7. Нов. сер. № 43, 55, 63).

ПÉРЬЯ (pennae), роговые образования кожи птиц, покрывающие б. ч. их тела и формирующие оперение. П.— филогенетич. производные чешуй пресмыкающихся. В контурном оперении различают контурные, нитевидные, пуховые П., пух и щетинки. Контурные П. (маховые, рулевые и кроющие) образованы стержнем и опахалом. Ниж. осн. часть стержня (очин) полая и лишена опахала, частично погружена в кожу и укреплена в перьевой сумке. Самые крупные маховые П. образуют упругую, плотную и подвижную несущую поверхность крыла. Первостепенные маховые П. прикрепляются к

скелету кисти (их обычно 9—11), второстепенные — к локтевой кости (от 6 у колибри до 40 у альбатросов). Иногда выделяют третьестепенные маховые П., прикрепляющиеся к плечевой кости (альбатрос). Прикреплённые к первому пальцу крыла небольшие перья (по структуре сходные с маховыми) образуют крылыш-

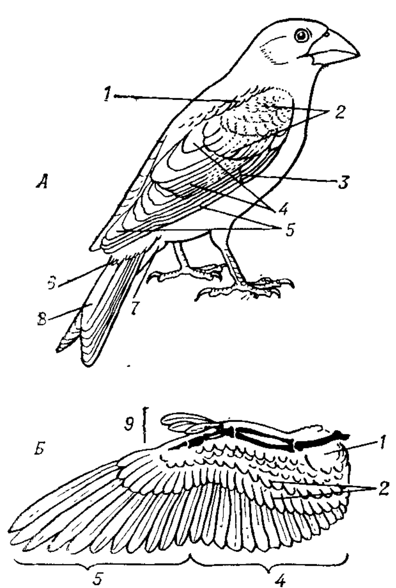


Схема расположения перьев на теле (*А*) **и крыле** (*Б*) **птицы:** *1* — плечевые перья; *2* — верхние кроющие крыла; *3* — кроющие первостепенных маховых; *4* — второстепенные и *5* — первостепенные маховые; *6* — верхние и *7* — нижние кроющие хвоста; *8* — рулевые перья; *9* — крылышко.

ко, используемое при резких поворотах и посадке (аналог — предкрылок самолёта). Длинные и прочные р у л е в ы е П. образуют хвост и служат для поворотов в полёте и увеличения несущей поверхности, у лазающих птиц (дятлы, пищухи и др.) — также для опоры. Их число колеблется от 8 до 24, чаще их 12. Рулевые П. налегают друг на друга (средние на боковые) черепицеобразно и прикрепляются к копчиковой кости (пигостилю). У нек-рых пингвинов, страусов и поганок рулевые П. недоразвиты. К р о ю щ и е П.

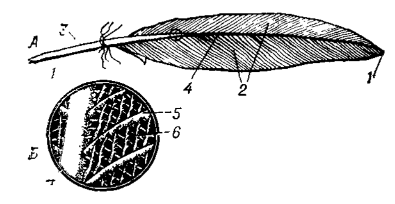


Схема строения контурного пера: *А* — общий вид. *Б* — часть пера (увеличено); *1* — стержень, *2* — опахало, *3* — очин, *4* — ствол, *5* — бородки, *6* — бородочки.

покрывают туловище (у большинства птиц не сплошь, а отд. участками — птерилиями), а также значит. часть крыльев. Под контурными П. лежат нитевидные и пуховые П. с тонким стержнем и мягкими, несцепляющимися бородками. Нитевидные П. воспринимают движение воздушных потоков. Пух не образует опахала и отличается от пуховых перьев резко укороченным стержнем. В углах рта у мн. птиц расположены щетинки — стержни П., лишённые бородок; выполняют осязат. функцию, а у нек-рых птиц (козодои, ласточки, стрижи), ловящих на лету мелкую добычу, увеличивают полость для захвата добычи. Полностью выросшее перо удерживается плотно прилегающими к очину стенками влагалища перьевой сумки и мускульными пучками, к-рые меняют положение П. (распускают или прижимают оперение). Большинство птиц смазывает П. секретом копчиковой железы, что способствует сохранению их эластичности и повышает водоотталкивающие свойства оперения.

ПЕСЕ́Ц (*Alopex lagopus*), млекопитающее сем. волчьих. Единств. вид рода. Дл. тела до 75 см, хвоста до 52 см. Линяет 2 раза в год. 2 формы: белый П. (летом серовато-бурый, зимой белый) и голубой П. (и летом, и зимой дымчато-серый). В тундре, лесотундре Евразии и Сев. Америки, на мн. о-вах Сев. Ледовитого ок., на Командорских, Алеутских о-вах и о-вах Прибылова. Белые П. преобладают на материках, голубые — на о-вах. Обычно моногам, иногда полигам. Беременность 49—56 сут. Детёнышей 7—10, иногда до 22. Всеяден, но осн. пища — грызуны. Характерны значит. непериодические (2—6-летние) пики численности, зависящие от обилия кормов (на материке — гл. обр. леммингов). В бескормные годы совершает дальние миграции. Ценный пушной зверь, особенно голубой П.; объект звероводства (в СССР — с 30-х гг. 20 в.).

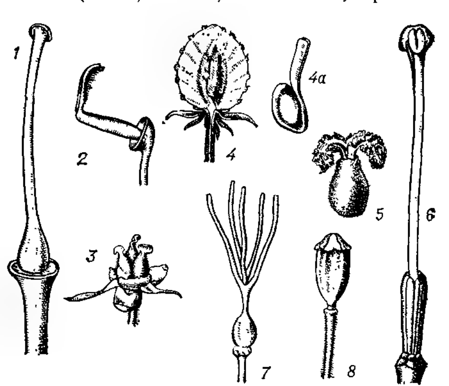
ПЕСКАРИ́ (Gobioninae), подсемейство рыб сем. карповых. Дл. 5—30 см, масса до 300 г. Рот нижний, полулунный. В углах рта по усику (иногда отсутствуют). У рода *Gobiobotia* 4 пары усиков. Обитают в пресных водах Евразии; наиб. полно представлены в водоёмах Вост. и Юго-Вост. Азии (св. 10 родов). В СССР — 10 родов, ок. 20 видов с мн. подвидами. Наиб. распространён обыкновенный П. (*Gobio gobio*), дл. до 22 см, массой до 80 г. Обычен в реках Европ. части СССР (кроме Кольского п-ова). Образует ряд подвидов (в басс. Аральского м., в оз. Иссык-Куль, в реках Сибири от Оби до Енисея), в басс. Амура и реках Приморья. Стайная рыба. Половая зрелость на 2—4-м году. Нерест порционный, в апреле — июне. Икра донная, инкрустируется песчинками. Плодовитость 1—3 тыс. икринок. Бентофаг. Объект спорт. лова. См. рис. 19 в табл. 33.

ПЕСКОЖИ́ЛЫ (Arenicolidae), семейство многощетинковых червей. Дл. до 30 см. Тело тёмно-бурое. Голова в значит. степени редуцирована, глотка выворачивается наружу. В ср. части тела разветвлённые пучки красных жабр. 4 рода, 28 видов, в прибрежной, преим. обнажающейся во время отлива, зоне морей, где нередко образуют огромные поселения. В водах СССР 6 видов, наиб. обычен морской П. *Arenicola marina*, в Белом и Баренцевом морях. В илисто-песчаном грунте П. роют U-образные норки, распознаваемые по конич. кучкам экскрементов у выхода. Используются как наживка при ловле рыбы. См. рис. 3 при ст. *Многощетинковые черви*.

ПЕСКОРО́ЙКА, личинка миног. Дл. тела у нек-рых видов достигает длины взрослых миног. Рот в виде треугольной щели, глаза недоразвиты, зубы отсутствуют, жаберные отверстия в борозде, плавники непарные, развиты слабо. П. живёт в реках, ручьях, протоках и значит. часть времени проводит зарывшись в грунт. Питается детритом и мелкими беспозвоночными. В возрасте 3—6 лет превращается во взрослую миногу. Ранее П. ошибочно считали самостоят. родом миног (*Ammocoetes*). См. рис. 40 при ст. *Личинка*.

ПЕ́ССИМУМ (от лат. pessimum — наихудшее) (физиол.), угнетение деятельности нервной и мышечной тканей, вызываемое чрезмерной частотой стимуляции нервного ствола, к-рая не может быть воспроизведена в виде биопотенциалов самого нерва и синхронных сокращений иннервируемой им мышцы. П. соответствует такая частота, при к-рой каждое последующее раздражение падает на мышцу в фазу её абс. рефрактерности (невозбудимости). П. сопровождается ослаблением сокращения мышцы в результате трансформации частоты раздражения. Явление П. описано в 1886 Н. Е. Введенским. Ср. *Оптимум*.

ПЕ́СТИК (pistillum), основная часть цветка, участвующая в образовании плода. Состоит из завязи и рыльца, часто приподнятого с помощью стилодия или столбика. Образуется в результате смыкания или срастания краёв одного (простой П.) или нескольких (сложный П.) плодолистиков. В цветке может быть один (вишня, бобовые) или несколько, иногда много (пион, лютик, земляника) простых



Различные формы пестиков: *1*, *2* — один простой пестик (*1* — черешня, *2* — горох); *3* — три простых пестика (пион); *4* — много простых пестиков на разросшемся цветоложе (земляника, *4а* — отдельный пестик); *5*—*8* — сложные пестики: *5* — из двух плодолистиков (грецкий орех), *6* — из трёх плодолистиков (лилия), *7* — из пяти плодолистиков (лён), *8* — из нескольких плодолистиков (мак).

П. — в случае апокарпного гинецея. Ценокарпный гинецей всегда представлен одним сложным П. Термин «П.» употребляется иногда как синоним плодолистика, иногда гинецея.

ПЕСТРОКРЫ́ЛКИ (Tephritidae, или Trypetidae), семейство круглошовных короткоусых. Дл. 3—9 мм. Крылья у большинства пёстрые. Ок. 4000 видов, распространены широко; в СССР — св. 300 видов. Личинки, за редким исключением, растительноядные, обитают преим. на сложноцветных и губоцветных. Окукливание обычно в поверхностном слое почвы или в соцветиях кормового растения. Многие П. — полифаги, напр. для средиземноморской плодовой мухи (*Ceratitis capitata*) известно ок. 200 видов кормовых растений, для других П. характерна олигофагия. Зимует куколка (в пупарии), личинка или муха. Ряд П. может повреждать плодовые, овощные и бахчевые культуры: маслинная, сафлорная, вишнёвая мухи и др.

ПЁСТРЫЙ ДРОЗД, з е м л я н о й д р о з д (*Zoothera dauma*), птица сем.

дроздовых. Дл. в среднем 27 см. Распространён в Юж. и Вост. Азии, на Нов. Гвинее, в Австралии и Тасмании, в СССР — в тёмнохвойной тайге и смешанных лесах от Урала до Сахалина и в Заилийском Алатау. Держится скрытно, преим. на земле. Пение — громкий свист, чередующийся с тихим щебетанием. 1 подвид в Красной книге МСОП.

ПЕСТРЯКИ́ (Cleridae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 3—25 мм. Тело обычно продолговатое, яркое и пёстрое (отсюда назв.). Ок. 3300 видов, распространены широко, но преобладают в тропиках. В СССР — 55 видов, преим. на Ю. Жуки встречаются на цветках и стволах деревьев, питаются насекомыми и пыльцой. Личинки хищные, напр. у пчело жуков, другие обитают в древесине. Не к-рые виды костоедов (род *Necrobia*) питаются сухими трупами животных, паразитируют на др. насекомых. Красноногий костоед (*N. violacea*) в массе размножается на складах, повреждает солёные и копчёные продукты, сухофрукты, а в тропиках также копру. Мн. виды — энтомофаги, напр. муравьиный П. (*Thanasimus formicarius*), дл. 7—10 мм, в хвойных лесах Крыма и Кавказа уничтожает короедов и др. ксилофагов. См. рис. 44, 45 в табл. 28.

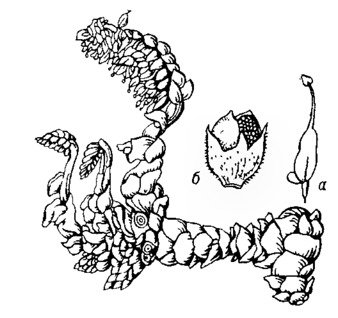
ПЕСТРЯ́НКИ (Zygaenidae), семейство бабочек. Крылья в размахе 20—40 мм, складываются крышеобразно; передние — удлинённые, узкие, задние — относительно маленькие. В гемолимфе содержится свободная синильная к-та (вероятно, и др. ядовитые вещества), с чем связана яркая (предостерегающая) окраска: пёстрая — тёмно-синяя с красными, жёлтыми, редко белыми пятнами, либо одноцветная — голубая, зеленоватая с блеском, иногда бурая. Полёт медленный, тяжёлый. Ок. 1000 видов, в осн. в тропиках; в СССР — ок. 50 видов. Гусеницы короткие и толстые; большинство — олигофаги, питаются листьями трав, особенно бобовых, редко — деревьев, большинство живёт открыто. Диапауза у нек-рых особей затягивается на 2—4 года. Коконы обычно пергаментовидные, на растениях. В СССР обычна П. лабазниковая (*Zygaena filipendulae*) и др. П. лета (*Z. laeta*) и П. туркменская (*Z. truchmena*) — в Красной книге СССР. См. рис. 19 в табл. 27.

ПЕСЧА́НКИ (Gerbillinae), подсемейство хомяковых. Дл. тела от 5 до 19 см, хвоста от 3 до 24,5 см. Внешне похожи на крыс, но хвост опушён, часто с кисточкой на конце. 13—15 родов, ок. 80 видов, в пустынях и полупустынях Азии, в Африке — также в саванных и галерейных лесах. В СССР 2 рода: малые П. (*Meriones*), 7 видов, и большие П. (*Rhombomys*), 1 вид. Распространены от сев.-вост. Предкавказья и левобережья ср. Дона до Тувы и юга Забайкалья. Большинство П. активны ночью и в сумерках. Живут в норах, часто сложно устроенных. В биоценозах пустынь могут достигать высокой численности. Большая П. (*R. opimus*) — один из наиб. многочисл. грызунов пустынь Ср. Азии и Казахстана, наносящий серьёзный ущерб пастбищам, а также зарослям саксаула и пустынных кустарников; нередко разрушает насыпи дорог, откосы оросит. каналов. П. — осн. носители возбудителей чумы, кожного лейшманиоза, клещевого сыпного тифа и др. инфекций. См. рис. 19 при ст. *Грызуны*.

● Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР, М., 1977.

ПЕСЧА́НКОВЫЕ (Ammodytidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. до 36 (обычно 10—20) см. Тело удлинённое, сжато с боков, с многочисл. косыми складками, облегчающими зарывание в грунт. Ниж. челюсть выдаётся вперёд. Чешуя циклоидная. Брюшные плавники на горле или их нет. 5 родов, ок. 18 видов, в холодных, умеренных и субтропич. океанич. водах. В СССР — 3 рода, 5 видов, в Чёрном, Балтийском, северных и дальневост. морях. Прибрежные, стайные, придонные рыбы (на глуб. от 5 до 120 м). Обыкновенная песчанка (*Ammodytes hexapterus*) обитает в сев. части Тихого ок. и в Сев. Ледовитом ок.; созревает на 3-м году, нерест зимой. Плодовитость 4—22 тыс. икринок. Молодь живёт в пелагиали. П.— планктофаги и бентофаги, реже хищники.

ПЕТРО́В КРЕСТ (*Lathraea*), род многолетних, лишённых (или почти лишённых) хлорофилла растений сем. норичниковых; иногда относят к сем. заразиховых. Облигатные паразиты с редуцир. чешуевидными красноватыми листьями. 5—7 видов, в умеренном поясе Евразии; в Европ. части СССР и на Кавказе 1 вид — П. к. чешуйчатый (*L. squamaria*), паразитирующий на корнях кустарников и деревьев (лещины, граба, ольхи, тополя и др.). Его толстое (диам. до 1 см), сочное, телесно беловатое корневище густо усажено супротивными перекрёстно расположенными чешуями. Лишь в возрасте ок. 14 лет на поверхности появляются красноватые соцветия на толстых ножках. Цветки в густых однобоких кистях, распускаются ранней весной; характерна протогиния, перекрёстное опыление шмелями, однако имеются и нераскрывающиеся (клейстогамные) цветки. Один плодоносящий побег может приносить в год до 50 тыс. семян.



Петров крест чешуйчатый: *а* — пестик; *б* — плод.

ПЕТРУ́ШКА (*Petroselinum*), род одно- и двулетних трав сем. зонтичных. 4 вида, в Зап. и Юж. Европе. П. огородная, или посевная (*P. sativum*, или *P. crispum*), — двулетнее перекрёстноопыляемое растение. Древняя культура Средиземноморья. Возделывают в Европе, Азии, Америке, Австралии. Пряное овощное растение. 2 разновидности — корневая и листовая.

ПЕТУ́НИЯ (*Petunia*), род травянистых растений сем. паслёновых. Стебли ветвистые, часто густо железистоволосистые. Цветки одиночные, обычно крупные. Ок. 15 (по др. данным, до 40) видов, родом из Америки. Как декор. однолетники разводят сорта П., объединяемые под назв. П. гибридная (*P.* × *hybrida*).

ПЕТУШКИ́ (*Betta*), род рыб сем. лабиринтовых. Тело удлинённое, красновато-коричневое. Дл. 4—8 см. 8 видов, на п-ове Индокитай, в Индонезии, в сильно заросших или заболоченных водоёмах. Самцы строят гнёзда у поверхности или в толще воды среди растений и охраняют потомство, 2 вида инкубируют икру во рту. Нек-рые виды (напр., бойцовую рыбку) содержат в аквариумах.

ПЕЦИ́ЛИЕВЫЕ (Poeciliidae), семейство рыб отр. карпозубообразных. Дл. 2—20 см. Удлинённые и видоизменённые передние лучи анального плавника у самцов образуют совокупит. орган — гоноподий. Окраска разнообразная, часто яркая. Ок. 20 родов, ок. 140 видов, в пресных и солоноватых водах Америки. Мн. виды живородящи. Питаются мелкими беспозвоночными, крупные виды — рыбами. В СССР для борьбы с малярийным комаром акклиматизирована гамбузия. Многих П. разводят в аквариумах (гуппи, платипецилии, моллиенезии, щучки — *Belonesox*, и др.). Лабораторные животные. 9 видов в Красной книге МСОП.

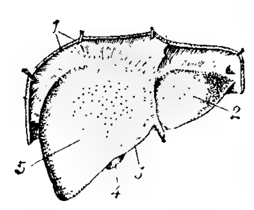
ПЕЧЁНОЧНАЯ ДО́ЛЬКА (lobulus hepatis), структурно-функц. единица печени птиц и млекопитающих. Имеет на срезе вид шестиугольника, огранич. конечными разветвлениями воротной вены и печёночной артерии, с центр. (отточной) веной по оси и радиальными тяжами (печёночными балками) из паренхимных клеток — гепатоцитов. Предполагается, что гепатоциты генетически однородны, но неодинаковое распределение пищ. веществ, кислорода, гормонов и метаболитов в П. д. создаёт градиенты клеточных функций. Так, окисление чужеродных веществ и ядов осуществляется преим. в центре П. д.; накопление гликогена, наоборот, снижается от периферии к центру П. д.; также стимулируются митозы в гепатоцитах при росте печени (напр., после частичной гепатэктомии). Для синтеза белков плазмы крови (альбумина и фибриногена) зональная локализация не характерна. При смене физиол. условий меняется и локализация функций. См. рис. при ст. *Печень*.

ПЕЧЁНОЧНИЦА (*Fistulina hepatica*), трутовый гриб порядка афиллофоровых. Плодовое тело языковидное, с клейкой поверхностью. Шляпка диам. 10—20 см, толщиной ок. 6 см. Молодые грибы мясистые, кроваво-красные, затем бледнеют и твердеют; прикрепляются к субстрату краем шляпки или короткой боковой ножкой. Трубчатый слой желтоватый, позднее коричневый. Мякоть кроваво-красная с белыми плотными прожилками. Распространена гл. обр. в ср. и юж. полосах СССР. Растёт на пнях дуба, реже др. листв. пород деревьев с июля по сентябрь. В молодом возрасте съедобна.

ПЕЧЁНОЧНЫЕ МХИ, печёночники (Marchantiopsida, или Hepaticopsida), класс моховидных. Известны с девона. В отличие от др. моховидных, у большинства П. м. протонема слабо развита и недолговечна. Гаметофит П. м. имеет слоевищную форму (у сферокарповых — Sphaerocarpales, маршанциевых) или форму листостебельного растения (у юнгерманниевых). В клетках гаметофита содержится одно или неск. масляных телец постоянной формы; ризоиды одноклеточные. Спорогон чаще без хлоропластов, лишён колонки, без устьиц. Вместе со спорами образуются элатеры, функции к-рых сводятся к разрыхлению спор в коробочке и выбрасыванию их, или пигающие клетки. Строение гаметофита у П. м. отличается большим разнообразием, спорофит однотипен. 2 подкл.: маршанциевые мхи и юнгерманниевые мхи. Ок. 60 сем.; ок. 300 родов, св. 6 тыс. видов. Распространены широко. См. рис. 2—4 в табл. 11 и рис. 1 при ст. *Эпифиты*.

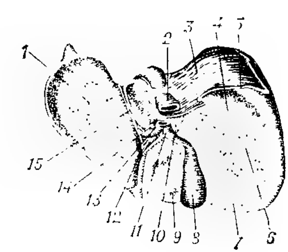
ПЕ́ЧЕНЬ (hepar), пищеварительная железа нек-рых беспозвоночных и всех позвоночных животных. Среди беспозвоноч-

ных имеется у мечехвостов, паукообразных, ракообразных, моллюсков, ряда иглокожих (морские звёзды и лилии). Представляет полый вырост средней кишки, протоки к-рого открываются в просвет средней кишки или желудка. У мн. беспозвоночных, а также у карповых рыб П. часто наз. печёночно поджелудочной железой. У большинства позвоночных П. разделена на неск. долей (лопастей). Масса П. млекопитающих обычно составляет 2—4% массы тела животного. Относит. масса П. больше у мелких животных (в связи с более интенсивным обменом веществ), чем у крупных, у диких больше, чем у домашних, и у хищников больше, чем у травоядных. Масса П. взрослого здорового человека — ок. 1500 г (ок. 1/40 массы тела). П. располагается в брюшной полости, прилегая к диафрагме, гл. обр. справа.



Печень человека (вид спереди и сверху): *1* — диафрагма; *2* — левая доля; *3* — передний край; *4* — жёлчный пузырь; *5* — правая доля.

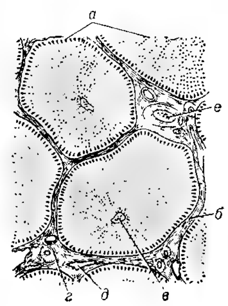
П. окружена соединительнотканной капсулой, к-рая, врастая в паренхиму, сопровождает входящие и выходящие кровеносные и лимфатич. сосуды, нервы и жёлчные протоки. Строма, образованная ретикулярными волокнами, вместе с сосудами делит всю паренхиму на микроскопич. структурно функцион. единицы— *печёночные дольки* (у рыб, земноводных и пресмыкающихся П. не имеет дольчатого строения). У человека диам. дольки 0,5—2 мм, общее их число ок. 500 000. Дольки состоят из клеток одного типа — гепатоцитов. У млекопитающих гепатоциты соединены в балки, или трабекулы. По воротной вене в П. поступает кровь, насыщенная веществами, необходимыми для синтеза в П. гликогена, белков, липидов и др. Конечные ветви воротной вены в дольке переходят в капилляры воротной системы — синусоиды, широкий просвет к-рых обусловливает медленное течение крови. В центре дольки синусоиды впадают в начальное звено оттока — центральную вену, переходящую в печёночную вену, выносящую из П. кровь. Гепатоциты обращены одной стороной к синусоидам, а другой — к



Печень человека (вид снизу): *1* — левая доля; *2* — нижняя полая вена; *3* — задняя поверхность; *4* — почечное вдавление; *5* — место перехода брюшины на печень; *6* — правая доля; *7* — вдавление ободочной кишки; *8* — жёлчный пузырь; *9* — квадратная доля; *10* — пузырный проток; *11* — желчевыносящий проток; *12* — печёночный проток; *13* — воротная вена; *14* — печёночная артерия; *15* — венозная связка.

жёлчным капиллярам, по к-рым жёлчь, вырабатываемая гепатоцитами, стекает в печёночные протоки, впадающие в общий жёлчный проток, и далее поступает в двенадцатиперстную кишку или в жёлчный пузырь.

Кроме синтеза и секреции жёлчи П. участвует в обмене белков (синтезирует мн. белки крови, в т. ч. участвующие в её свёртывании), липидов, углеводов (регулирует уровень сахара в крови), в водном обмене, в синтезе витаминов A, B_{12}, в обмене минер. веществ, в инактивации гормонов. Барьерная функция П. состоит в детоксикации продуктов обмена (напр., продуктов белкового распада с образованием мочевины), задержке микробов, инактивации чужеродных веществ. П. участвует в кроветворении: П. эмбрионов — важный источник эритроцитов, а П. взрослого организма экскретирует продукты распада гемоглобина — жёлчные пигменты и накапливает железо, к-рое затем используется для синтеза гемоглобина. Т. о., П. играет важную роль в поддержании гомеостаза организма. Наряду с селезёнкой и кожей П. выполняет роль депо крови (П. человека может депонировать до 60% всей крови). Через П. человека протекает в 1 мин ок. 1,5 л крови. В функции П. отчётливо выражен суточный (циркадный) ритм: интенсивность образования жёлчи и синтеза гликогена резко различна в утренние и вечерние часы.



Гистологическое строение печени свиньи: *а* — печёночные дольки; *б* — междольковая соединительная ткань; *в* — центральная вена; *г* — междольковая артерия; *д* — междольковая вена; *е* — жёлчный выводной проток.

П. обладает способностью к регенерации. Так, у крыс и собак при удалении 70% массы органа (удаление всей П. приводит к смерти) она полностью восстанавливается через 14—60 дней. Людям при частично или полностью нефункционирующей П. производят её трансплантацию.

● Карташова О. Я. и Максимова Л. Л., Функциональная морфология печени, Рига, 1979; Гепатоцит. Функционально-метаболические свойства, М., 1985.

ПЕЩЕ́РНЫЙ ЛЕВ (*Felis spelaea*), вымершее хищное млекопитающее сем. кошачьих. Известен с плейстоцена до начала совр. эпохи (голоцена) Европы и Сев. Азии. По размерам крупнее тигра и льва, а в строении скелета имел черты их обоих. Обитал на равнинах и в предгорьях.

ПЕЩЕ́РНЫЙ МЕДВЕ́ДЬ (*Spelaearctos spelaeus*), вымершее хищное млекопитающее сем. медвежьих. Известен из среднего и верхнего плейстоцена Европы (преим. юж. части) и зап. части Азии. Близок к бурому медведю; строение задних коренных зубов П. м. указывает на бо́льшую растительноядность. П. м. служил добычей человека древнего каменного века — его многочисл. остатки обнаружены в отложениях пещер (отсюда назв.), где он иногда обитал. Сохранились рисунки П. м. (в пещерах Испании, Франции, СССР), сделанные древним человеком.

ПИГА́ТРИКСЫ (*Pygathrix*), род тонкотелых обезьян с единств. видом — немейским П. (*P. nemaeus*). Из-за необычной окраски волосяного покрова (серый с красной поперечной полосой на груди, на плечах чёрный, кисти в чёрных «перчатках», стопы в красноватых «носках»). П. наз. также обезьяной-герцогом. Лицо жёлтое, на лоб нависает «шапочка» тёмных волос, есть светлые бакенбарды и борода. Встречаются в тропич. лесах п-ова Индокитай (Вьетнам, Юж. Лаос) и на о. Хайнань. В естеств. условиях почти не изучены. В зоопарках — это миролюбивые животные, держатся группой, делятся пищей друг с другом, почти все ухаживают за детёнышами. Малочисленны, в Красной книге МСОП. См. рис. 13 в табл. 56.

ПИГМЕ́НТНЫЕ КЛЕ́ТКИ, хроматофоры, свободные и эпителиальные клетки нейроэктодермального происхождения; синтезируют пигменты, к-рые обусловливают окраску кожных покровов, их производных (волос, перьев), внутр. выстилок тела и глаз у мн. групп беспозвоночных и всех позвоночных. П. к. обеспечивают защитную и агрессивную окраску, брачную расцветку, участвуют в терморегуляции и защите организма от излишнего УФ-облучения. Свободные П. к. образуются у зародыша из дорсальной части туловищного отдела нервной трубки, откуда мигрируют по всему телу в виде непигментир. меланобластов. Последние дифференцируются в меланоциты, меланофоры, иридофоры, ксантофоры и эритрофоры, вступающие в сложные взаимоотношения друг с другом и окружающими тканями при образовании окраски организма. Пигменты, специфич. для каждого типа П. к., синтезируются в их цитоплазме в спец. органоидах — пигментных гранулах. Интенсивность окраски определяется числом П. к. на единицу площади покровов и числом синтезируемых гранул (морфологич. основы окраски), а её изменение в кожных покровах зависит от перераспределения гранул внутри П. к. (физиол. механизм изменения окраски). Функция П. к. находится под гормональным, а у рыб и нервным контролем, зависит от времени года, освещённости, эндогенных ритмов и др. факторов. Как правило, изменение окраски есть приспособление животного к цвету окружающего фона, особенно ярко оно выражено у насекомых, ракообразных, моллюсков, нек-рых рыб, земноводных, пресмыкающихся. Эпителиальные П. к. составляют пигментный эпителий, в глазу они образуются из наруж. слоя глазного зачатка, к-рый является выростом переднего отдела нервной трубки.

Нарушение миграции меланобластов в теле зародыша приводит к образованию родимых пятен, построенных из атипичных П. к. Злокачеств. перерождение у человека меланоцитов и П. к. родимых пятен приводит к образованию пигментных опухолей — меланом. В качестве П. к. могут временно функционировать макрофаги и клетки мальпигиева слоя кожи, фагоцитирующие пигментные гранулы, но не способные их синтезировать заново.

● Браун Младший Ф. А., Хроматофоры и изменение окраски, в кн.: Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 3, М., 1978, стр. 518—72.

ПИГМЕ́НТЫ (от лат. pigmentum — краска), окрашенные соединения, входящие в состав тканей организмов. Цвет П. определяется наличием в их молекулах хромофорных групп, обусловливающих избирательное поглощение света в видимой области солнечного спектра (380—750 нм). Одинаковые или близкие

по химич. строению П. могут присутствовать в различных, филогенетически далёких группах. П. входят в состав цитохромов, каталазы и др. ферментов, образуют комплексы с белками, липидами и включаются в структуру мембран. В клетках П. чаще содержатся в спец. образованиях (хлоропластах, хромопластах и др.), реже в клеточном соке. У мн. видов животных существуют *пигментные клетки*. П. играют важную роль в фотобиол. процессах (в фотосинтезе — хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины, в зрении — родопсины, в фоторегуляторных процессах растений — фитохром), участвуют в дыхании (гемоглобины, цитохромы, дыхательные хромогены), защищают организм от вредного действия УФ излучения (у растений — каротиноиды, флавоноиды, у животных — меланины), определяют окраску животных и растений. Используются в пищ. и фармацевтич. пром-сти.

● Бриттон Г., Биохимия природных пигментов, пер. с англ., М., 1986 (в печати).

ПИГОСТИ́ЛЬ (от греч. pyge — зад, хвост и stýlos — столб, опора), копчиковая кость, образован слиянием 4—6 задних хвостовых позвонков у большинства птиц. Служит опорой для рулевых перьев хвоста. П. слабо развит у бескилевых и тинамуобразных, отсутствует у кивиобразных.

ПИ́ЖМА (*Tanacetum*), род многолетних травянистых (иногда у основания б. или м. одревесневающих) растений сем. сложноцветных. Некрупные корзинки в общем щитковидном соцветии (реже корзинки одиночные). Св. 50 видов, во внетропич. странах Сев. полушария; в СССР — ок. 35. Для горно-степного Забайкалья, а также для С.-В. Монголии характерны пижмовые степи с господством П. сибирской (*T. sibiricum*), чаще выделяемой в монотипный род *Filifolium*. П. обыкновенная (*T. vulgare*) — лекарств. растение и инсектицид. П. Акинфиева (*T. akinfiewii*) — эндемик Дагестана, относимый иногда к роду пиретрум,— в Красной книге СССР. В род П. часто включают виды родов пиретрум, хризантема и нек-рых других. См. рис. 3 в табл. 19.

ПИКНИ́ДА (от греч. pyknós — плотный, густой), орган конидиального спороношения нек-рых аскомицетов, ржавчинных грибов (наз. спермогониями), несовершенных грибов и лишайников. Округлой и грушевидной формы, с довольно толстыми паренхиматич. стенками, внутр. полость к-рых выстлана слоем конидиеносцев. Образующиеся конидии (пикноспоры, пикноконидии) выходят из отверстия на вершине П. часто в виде слизистого шнура.

ПИКНОСПО́РЫ (от греч. pyknós — плотный, густой и *споры*), конидии, споры, образующиеся в пикнидах у ржавчинных грибов, нек-рых несовершенных грибов и при бесполом размножении лишайников. П. разнообразны по форме и окраске, одно- или многоклеточные, с придатками или без них, служат систематич. признаком. П. образуются на выростах базального слоя (конидиеносцах) или в результате распада содержимого пикнид на отд. клетки.

ПИКОРНАВИ́РУСЫ (Picornaviridae), семейство мелких РНК содержащих сферич. вирусов, лишённых внеш. липопротеидной оболочки. Диам. вирусных частиц 25—40 нм, капсид икосаэдрический. Содержат единичную одноцепочечную линейную молекулу РНК (мол. м. 2,5—2,8 млн.), обладающую инфекционностью. Размножаются в цитоплазме клеток позвоночных. В заражённых клетках подавляют синтезы РНК, ДНК, белка. Распространяются без переносчиков. Вызывают заболевания у животных и человека с поражением разл. органов и систем. 4 рода П.: афтовирусы, кардиовирусы, энтеровирусы, риновирусы.

ПИ́КША (*Melanogrammus aeglefinus*), рыба сем. тресковых. Единств. вид рода. Дл. до 1 м (обычно 50—75 см), масса до 19 кг. Спинных плавников 3, анальных 2. Есть усик на подбородке. Боковая линия чёрная, над грудными плавниками по большому чёрному пятну. Обитает в морях сев. части Атлантич. ок., в СССР обычна в Баренцевом м. Придонная стайная рыба. Созревает в Северном м. на 2—3-м году, в Баренцевом — к 8—10 годам. Нерест с апреля по июнь, у берегов Норвегии. Плодовитость до 1,8 млн. икринок. Икра пелагическая. Мальки живут в толще воды, укрываются от хищников под куполами медуз. Взрослые П.— бентофаги, иногда питаются рыбой и их икрой; совершают длит. кормовые и нерестовые миграции. Живут до 14 лет. Объект промысла. См. рис. 1 при ст. *Трескообразные*.

ПИ́ЛИ, F-ворсинки, половые волоски, копуляционные фимбрии, разновидность фимбрий — нитевидных поверхностных придатков бактериальных клеток. Обнаружены у представителей родов *Escherichia*, *Shigella*, *Salmonella*, *Serratia*, *Proteus*, *Caulobacter*. Число П. варьирует от 1 до 200 на клетку. Состоят почти целиком из белка пилина (мол. м. 16 000) с низким содержанием осн. аминокислот. При конъюгации бактерий участвуют в передаче ДНК. Специфич. рецепторы для фагов.

ПИЛИ́ДИЙ (от греч. pilídion — войлочная шляпа), свободноплавающая личинка немертин из отр. гетеронемертин. Тело покрыто ресничками, образующими на ниж. крае и боковых лопастях т. н. ресничный шнур, служащий для плавания. На верх. полюсе — чувствит. теменной орган. Рот, расположенный на ниж. стороне тела, ведёт в слепой кишечник. Тело немертины развивается из внутр. части П. и небольших эктодермальных имагинальных дисков. Молодая немертина опускается на дно и переходит к ползающему образу жизни. См. рис. 24 при ст. *Личинка*.

ПИЛИ́ЛЬЩИКИ, общее назв. ряда семейств растительноядных перепончатокрылых из подотр. сидячебрюхих. Яйцеклад в виде пилки, с помощью к-рой самка делает надрез в растит. ткани, куда откладывает обычно одно яйцо. Св. 5 тыс. видов. Распространены широко, обычно в лесах; в СССР — ок. 1,6 тыс. видов. Личинки живут либо открыто (ложногусеницы) на растениях, подобно гусеницам бабочек, либо в растит. тканях, в частности в стеблях злаков (стеблевые, или хлебные, П.— сем. Cephidae), в паутинных гнёздах (П.-ткачи — сем. Pamphiliidae), иногда вызывают образование галлов, минируют листья. На хвойных деревьях развиваются личинки гребнеусых П. (сем. Diprionidae), на лиственных — личинки булавоусых П. (Gimbicidae) и П.-аргид (Argidae). Многие П. вредят лесу и с.-х. культурам. См. рис. 2 в табл. 25.

ПИЛОКА́РПУС (*Pilocarpus*), род растений сем. рутовых. Небольшие деревья или кустарники с перистыми листьями. Цветки мелкие, зеленоватые, в длинном колосовидном или кистевидном соцветии. Св. 20 видов, в Центр. и Юж. Америке, в Вест-Индии. Из листьев кустарника П. перистолистного (*P. pennatifolius*), произрастающего в тропич. лесах Юж. Америки, и близких к нему видов получают алкалоид пилокарпин, применяемый в медицине.

ПИЛОНО́СОВЫЕ, акулы-пилоносы (Pristiophoridae), семейство акул отр. пилоносообразных (Pristiophoriformes). Дл. до 1,5 м, тело удлинённое, полуцилиндрическое. Рыло удлинённое и уплощённое, мечевидное, по бокам вооружено крупными зубами; на середине его пара длинных подвижных усиков, выполняющих роль органов осязания. Анального плавника нет. 2 рода, 4—5 видов, в Индийском и в зап. части Тихого океанов, преим. в тропич. водах. П. обитают у дна вблизи берегов, питаются мелкой рыбой и донными беспозвоночными. Живородящие, самка японского П. (*Pristiophorus japonicus*) рождает до 12 детёнышей. Объект местного промысла. См. рис. 3 в табл. 38А.

ПИЛОРИ́ЧЕСКИЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от греч. pylorós — привратник), трубчатые ветвящиеся железы позвоночных, расположенные в слизистом слое пилорич. отдела желудка. Впадают в глубокие желудочные ямки. Клетки желёз и ямок секретируют гликопротеины и липазу. Среди железистых клеток млекопитающих — многочисл. клетки, вырабатывающие гастрин. У человека ок. 3,5 млн. П. ж. См. рис. при ст. *Желудок*.

ПИЛОРИ́ЧЕСКИЕ ПРИДА́ТКИ, слепо оканчивающиеся выросты кишечника, служащие у мн. рыб и нек-рых насекомых для увеличения пищеварит. поверхности и нейтрализации пищи при переходе её из кислой среды желудка в щелочную кишечника. У рыб П. п. отходят обычно от начала средней кишки. У насекомых (прямокрылые, жёсткокрылые и личинки двукрылых) П. п. располагаются либо по всей длине средней кишки — железистого желудка, либо у его переднего (входного) конца.

ПИЛОРЫЛООБРА́ЗНЫЕ, пилорылые скаты (Pristiformes), отряд хрящевых рыб. Дл. до 6 м, масса до 2400 кг. Тело уплощённое, края грудных плавников сращены с головой, жаберные щели на её нижней поверхности. Рыло удлинённое, усажено по краям зубовидными выростами. Усиков нет. Единств. семейство с 1 родом, 7 видов, в тропич. и субтропич. мор. и солоноватых водах всех океанов и в тропич. пресных водоёмах (реках). В водах СССР отсутствуют. Придонные мелководные рыбы. Яйцеживородящие (15—20 детёнышей). Обыкновенный пилорыл, или пила-рыба (*Pristis pectinatus*), обитает у берегов Атлантич. ок., в Средиземном м., у побережий Тихого и Индийского океанов. У берегов Америки встречается в опреснённых водах, иногда поднимается по рекам высоко против течения. Австралийский пилорыл (*P. leichhardti*) постоянно живёт в реках. П.— бентофаги, используют «пилу» при добывании пищи, разрыхляя ею грунт; иногда питаются мелкой рыбой. Местный объект промысла. Для человека не опасны. См. рис. 2 в табл. 38Б.

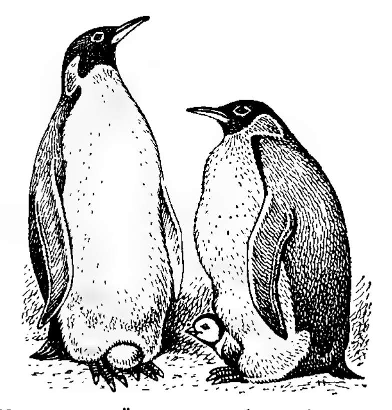
ПИЛЮ́ЛЬЩИКИ (Byrrhidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 1—15 мм. Тело округлое, сильно выпуклое. Потревоженные жуки замирают, вкладывают конечности в углубления на ниж. стороне тела, а лапки - в углубления на голенях и становятся похожими на пилюлю (отсюда назв.). Ок. 400 видов, распространены широко, заходят в Арктику; в СССР св. 60 видов. Жуки живут скрытно — во мху, лесной подстилке, под камнями; питают-

ся растит. остатками или мхом; личинки обитают в почве.

ПИМЕ́НТА (*Pimenta*), род древесных, обычно сильно ароматич. растений сем. миртовых. 18 видов, в тропиках Америки и Вест Индии. На Ямайке и в др. тропич. областях издавна культивируют П. двудомную, или лекарственную (*P. dioica*, или *P. officinalis*),— дерево выс. до 10 м, с мелкими цветками в кистевидном соцветии. Быстро высушенные ягодовидные незрелые плоды П. двудомной и П. кистевидной (*P. racemosa*) — широко известная пряность, наз. душистым (ямайским) перцем или пиментой.

ПИНАГО́Р (*Cyclopterus lumpus*), рыба сем. пинагоровых (Cyclopteridae) отр. скорпенообразных. Единств. вид рода. Дл. до 60 см, масса до 5,5 кг. Тело в передней части округлое, в хвостовой — сжатое с боков. Кожа покрыта костными бугорками, наиб. крупные располагаются продольными рядами. Брюшные плавники видоизменены в круглую присоску. Взрослые рыбы синевато-серые, спина почти чёрная, во время нереста брюхо и плавники у самцов окрашены в кирпично красный цвет. Обитает в сев. части Атлантич. ок., в СССР — в Балтийском, Белом и Баренцевом морях. Придонная рыба; нерест в прибрежье, порционный, плодовитость до 200 тыс. икринок. Икра вымётывается на камни, ярко окрашена. Самец охраняет кладку. Питаются беспозвоночными и личинками рыб. Объект местного промысла. См. рис. 14 в табл. 36.

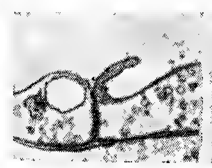
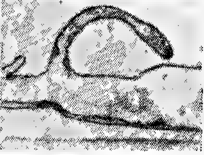
ПИНГВИНООБРА́ЗНЫЕ (Sphenisciformes), единств. отряд в надотр. плавающих. Известны с эоцена Нов. Зеландии, Австралии и Юж. Америки (Аргентина). Древняя обособленная группа, филогенетически, очевидно, ближе всего к буревестникообразным. Дл. от 40 (галапагосский пингвин) до 120 см (императорский пингвин), масса от 3 до 42 кг. Оперение короткое, плотное, без аптерий. Верх. сторона тела чёрная или серая, низ белый. Грудина и грудная мускулатура хорошо развиты. Крылья превращены в покрытые чешуевидными перьями ласты; перепончатые лапы и короткий хвост служат рулями. Ныряют на глубину св. 20 м (императорский пингвин — на глубину более 200 м), скорость в воде до 36 км/ч. На берег или лёд выходят прыжком, на суше передвигаются шагом, реже бегают; по снегу скользят на брюхе. В единств. сем. 21 род (32 вида), в т. ч. 6 совр. родов (15—17 видов). Распространены по берегам Антарктиды, на о-вах Субантарктики, юж. побережьях Австралии, Африки и Юж. Америки (по зап. побережью на С. до Галапагосских о вов). Большинство гнездится колониями (до 1 млн. особей). Гнёзда — на камнях или гальке, на льду, у нек-рых — под корнями деревьев и в пещерах. В кладке 1—2 (редко 3) яйца. Императорский пингвин (*Aptenodytes forsteri*) размножается на льду; самка, отложив яйцо, передаёт его самцу, к-рый, держа на лапах и прикрывая кожистой брюшной складкой, насиживает яйцо 65 сут (за это время теряет до 40% массы). Самки уходят кормиться у кромки льда и возвращаются к моменту вылупления птенцов. У пингвина Адели (*Pygoscelis adeliae*) насиживают самец и самка ок. 35 сут. Птенцы вылупляются зрячие, покрытые густым пухом. Питаются рыбой, головоногими моллюсками, ракообразными. Численность ряда видов сокращается. Самый северный вид — галапагосский пингвин (*Spheniscus mendiculus*)— в Красной книге МСОП.



Императорский пингвин (самец): слева — насиживающий яйцо; справа — с вылупившимся птенцом.

ПИ́ННЫ (*Pinna*), род морских двустворчатых моллюсков сем. Pinnidae. Раковина (дл. 80—90 см) клиновидная, тонкая, коричневых тонов, с радиальными рёбрами. Хорошо развит перламутровый слой. Острым концом раковины моллюск втыкается в мягкий грунт или прикрепляется биссусом к подводным предметам в вертик. положении. 5 видов, в тёплых морях с океанич. солёностью, на мелководьях. Добываются ради биссуса, из желтоватых или коричневых нитей к-рого в древности изготовляли дорогую ткань (виссон) и кружева. Биссус благородной П. (*P. nobilis*) идёт на сувениры во Франции и Италии. Внутри раковин иногда находят красноватые и тёмные жемчужины.

ПИНОЦИТО́З (от греч. pinō — пью, впитываю и *...цит*), захват клеточной поверхностью и поглощение клеткой жидкости (ср. *Фагоцитоз*). При П. поглощаемая капля жидкости окружается плазматич. мембраной, к-рая смыкается над образовавшимся пузырьком (диам. от 0,07 до 2 мкм), погружённым в клетку. П. - один из осн. механизмов проникновения веществ (макромолекул белков, липидов, гликопротеидов) в клетку (прямой П., или эндоцитоз) и выделения их из клетки (обратный П., или экзоцитоз). В одних случаях пиноцитозные пузырьки перемещаются в клетке с одной её поверхности (напр., наружной) к другой (напр., внутренней) и их содержимое выделяется в окружающую среду, в других — они остаются в цитоплазме и вскоре их содержимое сливается с лизосомами, подвергаясь воздействию их ферментов. Активный П. наблюдается у амёб, в эпителиальных клетках кишечника и почечных канальцев, в эндотелии сосудов, растущих ооцитах и др. Иногда термины «П.» и «фагоцитоз» объединяют общим понятием — эндоцитоз. См. также рис. при ст. *Лизосома*.

Последовательные стадии образования пиноцитозного пузырька клеткой эндотелия кровеносного капилляра (сильно увеличено).

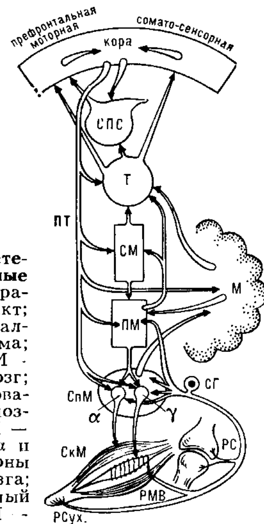
ПИО́НОВЫЕ, порядок (Paeoniales) двудольных растений и его единств. сем. (Paeoniaceae). Иногда его включают в порядок лютиковых. Многолетние корневищные травы, реже полукустарники или небольшие кустарники с очередными тройчатыми листьями. Цветки крупные, обоеполые, правильные, обычно одиночные. Гинецей апокарпный, окружённый мясистым нектарным диском. Плод — многолистовка. Семена крупные, с маленьким зародышем и обильным эндоспермом, снабжены ариллусом. П. включает один род — пион (*Paeonia*), ок. 40 видов, в умеренном и субтропич. поясах Евразии, на С. Африки, З. Сев. Америки; в СССР — ок. 20 видов, преим. в юж. районах. Цветут весной, цветки протогиничны, у нек-рых видов опыляются жуками; семена разносят птицы. Пион тонколистный (*P. tenuifolia*) с сильно рассечёнными листьями и ярко-красными или тёмно-пурпуровыми цветками растёт в юж. р-нах Европ. части, на Кавказе, в Закавказье. Корневища пиона уклоняющегося, или марьина корня (*P. anomala*), и пиона тонколистного используют в леч. целях. Мн. виды разводят как декоративные, напр. многочисл. сорта восточноазиатского пиона молочноцветкового, или белоцветкового (*P. lactiflora*), известные под назв. пион китайский (*P. chinensis*). 9 видов, в т. ч. пион тонколистный,— в Красной книге СССР.

Пион марьин корень: *а* — верхняя часть цветущего растения; *б* — корневище с корнями и основаниями стеблей; *в* — плод.

ПИ́ПЫ (Pipinae), подсемейство бесхвостых земноводных подотр. безъязычных. Дл. до 20 см; самки крупнее самцов. Тело широкое, приплюснутое. Голова большая, уплотнённая, морда заострённая. Передние конечности с 4 пальцами без плават. перепонок, но с кожистыми звездообразными придатками на концах, задние с 5 пальцами, соединёнными плават. перепонками. 1 род — *Pipa*, 6 видов, в тропиках Юж. Америки. Обитают в воде или близ неё. Своеобразно размножение П., изученное на примере самого крупного вида — суринамской П. (*P. pipa*). Самка выворачивает на спину клоаку, а самец, нажимая на неё брюхом, выдавливает и оплодотворяет крупные яйца (40—100), распределяющиеся по спине самки в ячейки кожи, к-рые закрываются плёнкой из яйцевых оболочек. Развитие,

включая метаморфоз, проходит в ячейках, из к-рых примерно через 3 мес выходят сформировавшиеся лягушата. После рождения всего потомства самка линяет. См. рис. 18 в табл. 41.

ПИРАМИ́ДНАЯ СИСТЕ́МА (systema pyramidales), пирамидный путь, кортико-спинальный тракт, система нервных центров и нервных путей, начинающихся от крупных пирамидных нейронов коры больших полушарий (в осн. передних отделов неокортекса),



Пирамидная система и её основные связи: ПТ — пирамидный тракт; СПС — стриопаллидарная система; Т — таламус; СМ — средний мозг; ПМ — продолговатый мозг; М — мозжечок; СпМ — спинной мозг, α и γ — мотонейроны спинного мозга; СГ — спинальный ганглий; СкМ — скелетная мышца; РСух—рецепторы сухожилий; РМВ — мышечное веретено; РС — рецепторы суставов. Стрелками указано направление входящих и нисходящих влияний.

аксоны к-рых заканчиваются на клетках спинного мозга; участвует в тонкой координации двигат. актов. П. с. впервые появляется у млекопитающих (особенно развита у приматов и человека) и филогенетически представляет собой молодой моторный тракт ЦНС. У большинства млекопитающих волокна П. с. подходят не к мотонейронам, а к вставочным нейронам спинного мозга, и лишь начиная с приматов устанавливают прямую синаптич. связь со спинальными мотонейронами, причём число таких связей у человека значительно больше. Волокна П. с. заканчиваются также на мн. образованиях переднего мозга (напр., на стриопаллидарной системе), промежуточного, среднего, продолговатого мозга и мозжечка. У приматов и человека П. с. осуществляет контроль за деятельностью дистальных участков конечностей, а также участвует в регуляции проведения импульсов от скелетной мускулатуры к высшим мозговым центрам. П. с. в единстве с *экстрапирамидной системой* составляет целостную функц. систему центр. управления движениями.

ПИРАНО́ЗЫ, циклич. формы моносахаридов, содержащих шестичленный пирановый цикл. Большинство гексоз, а также моносахаридов, входящих в состав др. соединений (гликозидов, олигосахаридов, полисахаридов), встречается только в пиранозной форме.

ПИРА́НЬИ, пираньевые (Serrasalmidae), семейство пресноводных рыб подотр. харациновидных. Дл. 25—60 см. Тело высокое, сжатое с боков. Мощные челюсти с острыми зубами. 3 рода, ок. 15 видов, в басс. Амазонки, Ориноко и в реках сев.-вост. части Юж. Америки. Стайные рыбы. Хищники. Нападают на рыб и др. животных, опасны для человека. Стая обыкновенных П. (*Rooseveltiella nattereri*) за неск. минут уничтожает животное массой ок. 50 кг. Промыслового значения не имеют. Мелкие виды содержат в аквариумах. См. рис. 1 в табл. 33.

ПИРЕНОМИЦЕ́ТЫ (Pyrenomycetiidae), группа порядков грибов подкласса эуаскомицетов. Плодовые тела — перитеции, реже клейстотеции. Освобождение аскоспор у перитециальных форм активное, у клейстотециальных — пассивное. У нек-рых перитеции имеют длинные шейки (остиолы), способные к фототропизму, что способствует отбрасыванию аскоспор в более освещённые места. 5 порядков: мучнисторосяные, сферейные (Sphaeriales), диапортовые (Diaporthales), гипокрейные (Hypocreales) и спорыньевые (Clavicipitales). Ок. 640 родов, 6 тыс. видов (по др. данным, до 10 тыс. видов), распространены широко. Сапротрофы, нек-рые — паразиты растений.

ПИРЕ́ТРУМ, ромашник, ромашка (*Pyrethrum*), род многолетних травянистых растений сем. сложноцветных. Корзинки одиночные или собраны в общее щитковидное соцветие. Ок. 100 видов, в Евразии и Сев. Африке; в СССР — ок. 55 видов, чаще в юж. и горных р нах. Нек-рые виды П. содержат перитрины, ядовитые для насекомых и др. беспозвоночных, но безвредные для теплокровных. Осн. источники для получения пиретринов, используемых как инсектициды, · часто культивируемый П. цинерариелистный, или далматская ромашка (*P. cinerariifolium*, или *Tanacetum cinerariifolium*), родом с Балканского п-ова, а также 2 близких вида, встречающиеся в СССР на Кавказе — П. розовый, или персидская ромашка (*P. roseum*), и П. красный, или кавказская ромашка (*P. coccineum*). П. большой, или бальзамический кануфер (*P. majus*, или *Tanacetum balsamita*), встречающийся на Кавказе, в Малой и Передней Азии, выращивают как пряность. Как бордюрное растение издавна разводят П. девичий (*P. parthenium*, или *Tanacetum parthenium*). Род П. часто объединяют с родами пижма и хризантема.

ПИРИМИДИ́НОВЫЕ ОСНОВА́НИЯ, группа природных соединений (цитозин, урацил, тимин, а также минорные П. о.), производных гетероциклич. азотистого основания пиримидина. Входят в состав нуклеиновых к т; благодаря способности специфически (по принципу комплементарности) взаимодействовать с пуриновыми основаниями, они участвуют в кодировании и передаче наследств. информации. Структурные компоненты нуклеотидных коферментов, играющих важную роль в обмене углеводов (производные уридиндифосфата) и липидов (производные цитидинтрифосфата), антибиотиков и мн. др. биологически активных соединений. Биосинтез П. о. начинается с образования пиримидинового кольца оротовой к-ты из карбамоилфосфата и аспарагиновой к-ты. После присоединения к оротовой к-те D-рибозо-5′-фосфатной боковой цепи образовавшийся нуклеотид (оротидиловая к-та) декарбоксилируется с образованием нуклеотида урацила (уридинмонофосфата). Уридинтрифосфат, образовавшийся после двойного фосфорилирования УМФ, аминируется с образованием цитидинтрифосфата. Нуклеотид тимина (дезокситимидиловая к-та) возникает в реакции метилирования дезоксиуридинмонофосфата. Свободные П. о., образовавшиеся при распаде нуклеиновых к-т, могут повторно использоваться для синтеза нуклеиновых к-т или подвергаются дальнейшей деградации. Распад П. о. идёт в основном по восстановительному пути с образованием нек-рых β аминокислот. У большинства организмов свободные П. о. в конечном счёте распадаются до мочевины и NH_3. Окислит. путь распада П. о. обнаружен у нек-рых бактерий; он включает стадию барбитуровой или метилбарбитуровой к-ты и заканчивается образованием мочевины и малоновой (из урацила) или метилмалоновой (из тимина) кислот.

Пиримидин: кольцо H–C(2), N(3), C(4)H, C(5)H, C(6)H, N(1)

Пиримидин.

ПИРОВИНОГРА́ДНАЯ КИСЛОТА́, $CH_3COCOOH$, кетокислота. Соли П. к.— пируваты — широко распространены в живых организмах. Образуются в результате гликолиза или гликогенолиза, при фотосинтезе, окислении и переаминировании нек-рых аминокислот, декарбоксилировании солей щавелевоуксусной к-ты. В анаэробных условиях пируваты под действием фермента лактатдегидрогеназы превращаются в соли молочной к ты, в процессе спиртового брожения под действием ферментов пируватдекарбоксилазы и алкогольдегидрогеназы — в этиловый спирт. Одна из важнейших обменных реакций, осуществляемая пируватдегидрогеназным мультиферментным комплексом,— окисление пирувата до ацетил кофермента А, к-рый далее окисляется до CO_2 и H_2O в цикле трикарбоновых кислот. При ферментативном карбоксилировании пирувата (начальной реакции глюконеогенеза) образуется оксалоацетат, при переаминировании пирувата с α аминокислотами — аланин.

ПИРОПЛАЗМИ́ДЫ (Piroplasmida), отряд (по др. системе, подкласс) паразитических простейших класса споровиков. Включает 4 семейства, в т. ч. бабезииды и тейлерииды. Около 170 видов. Паразитируют в эритроцитах и клетках ретикуло эндотелиальной системы позвоночных животных и человека (очень редко). Переносчики — иксодовые клещи. Вызывают тяжёлые заболевания — пироплазмидозы. В организме позвоночных

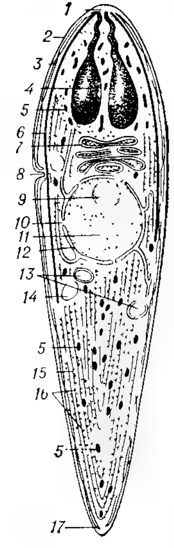


Схема строения пироплазмид: *1* — апикальное полярное кольцо; *2* — наружная плазматическая мембрана; *3* — внутренний мембранный комплекс; *4* — роптрия; *5* — микронемы; *6* — субпелликулярные микротрубочки; *7* — комплекс Гольджи; *8* — микропора; *9* — ядрышко; *10* — ядерная пора; *11* — ядро; *12* — ядерная оболочка; *13* — митохондрии; *14* — вакуоль; *15* — эндоплазматическая сеть; *16* — рибосомы; *17* — дистальное полярное кольцо.

хозяев размножаются бесполым путём (деление надвое или почкование). Наличие полового процесса у П. не доказано.
● Крылов М. В., Пироплазмиды (фауна, систематика, эволюция), Л., 1981.

ПИРОФИ́ТОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (от греч. pýr — огонь и ...*фит*), устар. назв. отдела динофитовых водорослей, объединявшего 2 класса — динофитовые и криптофитовые водоросли.

ПИРУВА́Т, анион пировиноградной кислоты CH_3COCOO^- или соль этой к-ты.

ПИРУВАТДЕГИДРОГЕНА́ЗА, полиферментный комплекс, катализирующий окислит. декарбоксилирование пировиноградной к-ты с образованием ацетил-КоА в тканях животных, растений, а также в аэробных микроорганизмах. Благодаря этому процессу углеводы (через пируват и ацетил-КоА) включаются в цикл трикарбоновых к-т. П. состоит из трёх ферментов (пируватдекарбоксилазы, липоилтрансацетилазы, липоилдегидрогеназы), а также кофакторов (кофермента А, ФАД, НАД, липоевой к-ты, тиаминпирофосфата, ионов Mg^{2+}), к-рые находятся в определённых количеств. взаимоотношениях и образуют недиссоциирующий в обычных условиях комплекс с мол. м. 4,8—10 млн. Поскольку П. участвует в важнейшем процессе обеспечения клеток энергией, потребность в к-рой постоянно изменяется, её активность регулируется в широких пределах.

ПИСКУ́ЛЬКА (*Anser erythropus*), птица сем. утиных. Дл. до 60 см. Лоб белый, вокруг глаз голое жёлтое кольцо. Клюв розовый. Распространена П. в тундре и лесотундре от Норвегии и Кольского п-ова до Чукотского п-ова (низовья Анадыря); изредка — на юге Нов. Земли. Гнёзда близ водоёмов в траве, кустах или на скалах. В кладке 4—8 яиц. Численность невелика.

ПИТА́НИЕ, совокупность процессов, включающих поступление в организм, переваривание, всасывание и усвоение им пищ. веществ; составная часть обмена веществ. Благодаря П. организмы получают разл. химич. соединения, к-рые используются для роста, жизнедеятельности и воспроиз-ва.

П. животных. Все животные — гетеротрофы (так же как грибы и большинство бактерий), т. е. в своём П. прямо или косвенно зависят от органич. вещества, создаваемого автотрофами. Потребность в пище и её удовлетворение определяются энергетич. затратами организма, к-рые, в свою очередь, зависят от ряда факторов внеш. среды (напр., темп-ра, биол. ритмы), размеров тела, стадии развития или возраста, наличия пищ. конкурентов и т. д. Наиб. хорошо изучена зависимость между уровнем энергетич. обмена и массой и поверхностью тела. Увеличение размеров организма приводит к относит. снижению общего обмена веществ и, как следствие, к снижению кол-ва потребляемого корма на единицу массы организма. Напр., суточная потребность в пище, выраженная в процентах от массы тела потребителя, составляет 20% для полёвки и 1% для слона. В природных условиях часто чередуются явления избыточного П. (гиперфагия) и голодания. Мн. животные могут принимать значит. больше пищи, чем это требуется для возмещения энергозатрат. При этом излишки откладываются в виде накоплений жира, к-рый расходуется в неблагоприятные для добывания корма периоды года или при выкармливании детёнышей.

В зависимости от вида потребляемой пищи различают фитофагов (растительноядные), зоофагов (плотоядные, хищники) и сапрофагов (некрофаги, детритофаги, копрофаги). Обилие или устойчивость запасов корма благоприятствует узкой специализации П.— стенофагии (олигофаги и монофаги) и более эффективному использованию немногих пищ. веществ. Мн. виды сохраняют стенофагию даже при значит. изменчивости кормовой базы, чему способствует спячка, нагул, запасание кормов и кочёвки животных, позволяющие удерживать относительно устойчивое П. В зонах с неустойчивой кормовой базой преобладают виды, питающиеся разнообразной пищей — полифаги или эврифаги (крайняя степень всеядности). Смена П. может быть связана со сменой времён года, с возрастными изменениями в организме животных, чередованием половых и бесполых поколений у беспозвоночных. П. личинок насекомых резко отличается от П. взрослых особей (у бабочек, напр., гусеницы используют полноценные, богатые белками корма, куколки не питаются — афагия, а взрослые бабочки либо используют нектар, богатый углеводами, либо совсем не питаются). Известны различия в П. разных полов (напр., у общественных насекомых резко различаются пищевые режимы особей разных каст).

Строение органов захвата и размельчения пищи и особенности функционирования пищеварит. аппарата в большинстве случаев строго приспособлены к характеру доступной пищи и способу П. Простейшим, напр., свойствен голозойный способ П. Форма клюва птиц связана не только с типом потребляемой пищи (хищники, насекомоядные, зерноядные, всеядные), но и со способом её добывания (в земле, под корой деревьев, в воздухе, воде и т. д.). Большим разнообразием отличаются органы захвата у беспозвоночных (околоротовые щупальца, мерцательные волоски, челюсти и др.). П. трудноперевариваемыми веществами приводит к удлинению пищеварительного канала и сопровождается развитием дополнительных отделов (напр., у жвачных копытных). Специфика объектов П. определяет набор пищеварительных ферментов. Наиб. разнообразны они у всеядных животных; у плотоядных — преобладают протеазы, у растительноядных — карбогидразы (амилазы). Более тонкая ферментная специализация наблюдается в процессе индивидуального развития. Напр., мн. насекомые в личиночной стадии имеют более богатый набор ферментов, чем в стадии имаго. В желудочном соке новорождённых млекопитающих присутствует химозин, створаживающий молоко. Для видов с узкоспециализированным П. характерно наличие специфич. ферментов. Напр., у пухоедов имеется фермент кератиназа, гидролизующий склеропротеины. Для мн. животных характерен симбиоз с кишечными бактериями и простейшими, ферменты к-рых гидролизуют молекулы клетчатки, хитина и др. Нек-рые виды довольствуются пищеварительными ферментами, содержащимися в самой пище. Так, пиявки питаются кровью, к-рая в их кишечнике подвергается автолизу. Мн. паразитические виды живут гл. обр. за счёт пищеварительной деятельности хозяина. С характером П. связана также специфическая рефлекторная деятельность (напр., запасание корма некоторыми грызунами, сосательный рефлекс у млекопитающих и др.). В процессе индивидуального развития на основе безусловных рефлексов формируются многочисленные пищевые условные рефлексы.

Складывающиеся между видами с разл. типом П. (фитофагия, сапрофагия, хищничество) пищевые отношения образуют *трофические цепи*, определяющие структуру сообществ, регулируют численность организмов, влияют на особенности их размножения, миграции, расселения и т. д.

П. человека в значительной мере определяет его здоровье, работоспособность и продолжительность жизни. Суточная потребность в калориях и осн. пищевых веществах в значит. степени зависит от возраста, пола, физич. нагрузки. В среднем человек за сутки расходует 2500—3000 ккал. Рациональное питание предусматривает правильное соотношение компонентов пищи, оптимально обеспечивающих потребность организма в пластич. и энергетич. веществах. При сбалансированном П. соотношение белков, жиров и углеводов должно составлять 1:1:4. При установлении пищевого рациона исходят из того, что белки обеспечивают 15% суточной калорийности (из них половина животного происхождения), жиры — 30% (до 80% животного происхождения), а углеводы — 55%. В норме пищевой рацион должен включать мясо, рыбу, молочные продукты (осн. источники белков и жиров), а также овощи и фрукты (осн. источники углеводов, минеральных веществ, витаминов).

Неполноценное, неадекватное П. приводит к нарушению функций отдельных органов и систем, к истощению организма, снижению сопротивляемости разл. болезням. Недостаточность П. в детском возрасте сопровождается задержкой роста, физич. и психич. развития. Избыточное П. способствует нарушению обмена веществ, развитию ожирения и др. патологич. состояний. См. также *Пищеварение*.
● Бузник И. М., Энергетический обмен и питание, М., 1978; Справочник по диетологии, М., 1981.

П. растений. В отличие от животных, грибов и большинства бактерий, зелёные растения автотрофны. Необходимые для синтеза органич. соединений питательные вещества растения, как правило, поглощают в форме CO_2 (см. *Фотосинтез*), H_2O (см. *Водный режим растений*) и ионов минеральных солей (см. *Минеральное питание растений*). Для растений (и грибов) характерен голофитный способ П. Пространств. разделение двух питательных сред, в к-рых обитают растения (воздух — почва), привело к возникновению у них двух органов питания: корня, приспособленного к поглощению солей и воды из почвы, и листа, приспособленного к поглощению CO_2 из воздуха. Механич. и функц. связь между ними осуществляется стеблем. Корень, стебель и лист пронизаны непрерывной системой проводящих пучков, состоящих из ситовидных трубок флоэмы, по к-рым идёт нисходящий транспорт продуктов фотосинтеза (гл. обр. сахарозы) из листа в корень, и сосудов ксилемы, по к-рым вода и ионы питат. солей поднимаются из корня в лист. Первичное включение CO_2 в органич. соединения происходит гл. обр. в листьях, воды и солей — во всех органах растения. Насекомоядные растения получают дополнит. органич. вещества (гл. обр. азотистые) путём ловли и переваривания насекомых.

ПИТЕКА́НТРОПЫ (от греч. píthēkos — обезьяна и ánthrōpos — человек), обезьянолюди, ископаемые люди, представители *архантропов*. Предшествуют неандертальцам. Известны по вось-

ми неполным черепам, фрагментам нижн. челюстей, бедренным костям из среднего плейстоцена о. Ява. Впервые скелетные остатки П. (черепная крыша, бедренная кость, зубы) были открыты в 1890—92 Э. Дюбуа. Абс. возраст — от 1,9 млн. лет до 650 тыс. лет. Черепа П. — с мощным надглазничным валиком, уплощённым и низким сводом, выступающим затылком и др. характерными для обезьян особенностями. По объёму мозга (900 см³) П. значительно превосходят

Графический портрет питекантропа (реконструкция М. М. Герасимова).

человекообразных обезьян, но уступают совр. человеку. Бедренные кости сходны с бедренными костями человека и свидетельствуют о прямохождении П. Открытие П. — «промежуточного звена» между обезьяной и человеком — явилось первым доказательством симиальной гипотезы Ч. Дарвина о происхождении человека от высокоразвитых обезьян. См. также рис. при ст. *Череп*.

ПИТО́НЫ (Pythoninae), подсемейство змей сем. ложноногих. Дл. от 1,5 м (королевский П. — *Python regius*) до 10 м (сетчатый П. — *P. reticulatus*). Окраска от однотонной (бурой) до пёстрой. На верхнегубных щитках 2—5 термочувствит. ямок, позволяющих чувствовать приближение теплокровного животного. 6 родов, 27 видов, в тропиках и субтропиках Вост. полушария. Обитают преим. в лесах, нек-рые ведут исключительно древесный образ жизни. Питаются гл. обр. млекопитающими, пресмыкающимися и птицами. Крупные П. могут целиком заглатывать шакалов, дикобразов, молодых леопардов и молодых кабанов. На человека нападают редко. Яйцекладущие. Самка откладывает до 107 яиц и нек-рое время «насиживает» их, ускоряя инкубацию (темп-ра её тела в это время на 6—7 °С выше, чем у самца, и на 12—15 °С выше, чем темп-ра окружающей среды) и охраняя от хищников. Мясо и жир П. съедобны. Кожа используется для поделок. В неволе П. живут до 25 лет, случаи размножения в неволе редки. Один из подвидов тигрового питона (*P. molurus*) в Красной книге МСОП. См. рис. 9 в табл. 43.

ПИ́ТТОВЫЕ (Pittidae), семейство птиц отр. воробьинообразных. Дл. 15—28 см. Телосложение коренастое, ноги длинные. Оперение обычно яркое — сочетание синего, красного, рыжего и зелёного. 1 род, 23 вида, в тропиках Азии, Австралии и Африки (1 вид). Преим. наземные птицы, держащиеся скрытно в лесах и зарослях кустарников. Гнёзда крытые, на земле или кустах. В кладке 2—7 яиц. Пища животная. 1 вид в Красной книге МСОП. См. рис. 2 в табл. 46.

ПИТЬЕВО́Й ЦЕНТР, совокупность структур в ЦНС наземных позвоночных, регулирующих поиски и потребление воды организмом. Отдельные структуры, объединяемые понятием «П. ц.», расположены в гипоталамусе, лимбической системе, коре больших полушарий. Существенной составляющей П. ц. является передняя стенка третьего желудочка головного мозга, средний мозг и нек-рые др. структуры. Возбуждение и торможение П. ц., проявляющиеся в возникновении и прекращении жажды, обусловлены сигналами, поступающими от экстеро- и интерорецепторов (хемо- и механорецепторы рта и глотки, желудка, волюморецепторы сосудистого русла и т. д.) при изменении объёма и осмотич. давления жидких сред организма, содержания в них ионов Na^+ и биол. активных веществ. Тем самым П. ц. участвует в регуляции обмена веществ, деятельности почек и кровообращения.

ПИ́ХТА (*Abies*), род вечнозелёных растений сем. сосновых. Деревья выс. 50—100 м, диам. до 2 м, с густой конусовидной кроной. Хвоя плоская, снизу с двумя беловатыми устьичными полосками, на верхушке часто раздвоенная. Женские шишки (зелёные или красноватые) и мужские колоски (микростробилы) расположены на концах прошлогодних побегов в верх. части кроны. Зрелые шишки прямостоячие, цилиндрические, фиолетовые или коричневые. Созревают в первый год, при созревании распадаются; семена крылатые. Ок. 40 видов, в горах, реже на равнинах умеренного пояса Сев. полушария, немногие виды — в тропич. поясе (горы Мексики и Гватемалы); в СССР — 8—9 видов, более 20 видов интродуцировано. Растут на С.-В. Европ. части, на Кавказе, в Сибири, Ср. Азии, на Д. Востоке; растут в смеси с елью и др. деревьями или образуют чистые древостои (пихтарники). П. — одна из осн. пород темнохвойной тайги. Они теневыносливы, холодостойки, требуют высокой влажности воздуха, не переносят его задымления и загрязнения. Доживают до 200, нек-рые, напр. П. Нордмана, или кавказская (*A. nordmanniana*), — до 500—700 лет. Кора всех видов П. содержит смолу. Древесина без смоляных ходов, ценится как строительная и поделочная, используется в целлюлозно-бумажной пром-сти; повреждается насекомыми и грибами, рано загнивает. Из коры североамериканской П. бальзамической (*A. balsamea*) получают канадский бальзам, из наиб. распространённой П. сибирской (*A. sibirica*) — близкий к нему пихтовый бальзам, используемый в медицине и микроскопич. технике. Хвоя и молодые ветви дают пихтовое масло — один из осн. источников камфоры. Декоративны, переносят подрезку, используются для живых изгородей. П. тонкая, или камчатская (*A. gracilis*), П. Майра (*P. mayriana*), П. Семёнова (*A. semenovii*) — в Красной книге СССР.

ПИЩЕВАРЕ́НИЕ, совокупность процессов, обеспечивающих механич. измельчение и химич. (гл. обр. ферментативное) расщепление пищ. веществ на компоненты, пригодные к всасыванию и участию в обмене веществ. Поступающая в организм пища переваривается под действием разл. гидролитич. ферментов. Основными конечными продуктами расщепления белков являются аминокислоты, отчасти мелкие пептиды, жиров — глицерин и жирные кислоты, углеводов — моносахариды. Все эти соединения подвергаются всасыванию, и из них в органах и тканях вновь синтезируются сложные, специфич. для организма соединения.

Различают 3 осн. типа П. При в н у т р и к л е т о ч н о м П. пищ. субстрат поступает внутрь клетки, где гидролизуется ферментами цитоплазмы или при участии лизосом, а также в специализир. внутриклеточных полостях — пищеварит. вакуолях, существующих постоянно или образующихся при эндоцитозе (пиноцитоз и фагоцитоз).

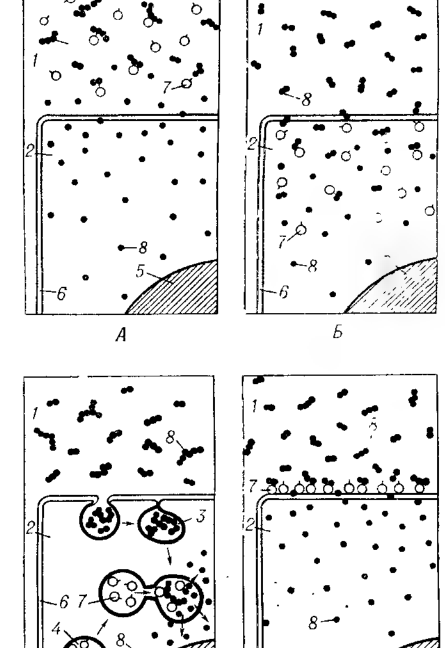


Схема основных типов пищеварения: *А* — внеклеточное дистантное; *Б* — внутриклеточное цитоплазматическое; *В* — внутриклеточное вакуолярное; *Г* — мембранное: *1* — внеклеточная и *2* — внутриклеточная среда; *3* — пищеварительная вакуоль; *4* — лизосома; *5* — ядро; *6* — мембрана; *7* — ферменты; *8* — субстраты.

Такой тип П. распространён как основной механизм питания у всех одноклеточных, у нек-рых низших многоклеточных (напр., у губок) и у высших животных (преимущественно в период раннего постнатального развития). В н е к л е т о ч н о е, или д и с т а н т н о е, П. характеризуется тем, что синтезируемые в клетках ферменты выделяются во внеш. среду и осуществляют гидролиз пищ. веществ иногда на значительном расстоянии от секретирующих их клеток. Внеклеточное П. наблюдается у кишечнополостных, гребневиков, кольчатых червей, ракообразных, насекомых, головоногих, оболочников и хордовых (кроме ланцетника). Оно может быть реализовано за пределами организма. Напр., нек-рые насекомые вводят пищеварит. ферменты в обездвиженную добычу, а бактерии выделяют их в окружающую среду. У высших многоклеточных внеклеточное П. происходит в спец. полостях желудочно-кишечного тракта (полостное

П.). Мембранное, или пристеночное, П. осуществляется ферментами, локализов. на структурах клеточной мембраны. У большинства высокоорганизов. животных такое П. происходит на поверхности кишечных клеток. Оно обеспечивает промежуточные и конечные этапы переваривания пищи и начальные этапы всасывания. Мембранное П. свойственно мн. беспозвоночным (насекомые, ракообразные, моллюски, черви) и всем позвоночным. У большинства организмов сочетаются все три осн. типа П., что способствует оптимальной эффективности и экономичности работы пищеварит. системы. У кишечных паразитов (напр., аскарид) развито только мембранное пищеварение, в то время как полостное П. редуцировано.

Последоват. обработка пищи осуществляется по мере её постепенного перемещения в органах П., строение и функция к-рых специализированы. Широко распространён первоначальный гидролиз в кислой среде и последующий гидролиз и всасывание в нейтральной. Это характерно не только для высших животных, но также для одноклеточных и мн. видов многоклеточных, у к-рых в пищеварит. вакуолях поддерживается сначала кислая, а затем слабощелочная реакция. В норме в процессах П. важную роль играют микроорганизмы, а у нек-рых животных простейшие, населяющие разл. отделы желудочно-кишечного тракта. В полости рта происходит в основном механич. измельчение пищи и смачивание её слюной. Для большинства позвоночных характерно выделение железами желудка соляной к-ты и протеиназ (пепсин, парапепсины, гастриксин, желатиназа и др.), активных в кислой среде (pH 1,5—2,0). В желудке позвоночных происходят гл. обр. кислотная денатурация белковых компонентов пищи и начальные стадии гидролиза белков. У жвачных осн. преобразования пищи в желудке происходят под влиянием деятельности бактерий и простейших.

Последующие стадии П. протекают, как правило, в нейтральной или слабощелочной среде (pH 7,0—8,5). Наиб. интенсивно процессы ферментативного гидролиза и всасывания осуществляются в тонкой кишке позвоночных (в средней кишке и её дериватах беспозвоночных). Расщепление пищ. веществ в полости тонкой кишки происходит гл. обр. под действием ферментов, секретируемых поджелудочной железой. Дальнейший гидролиз белков происходит под влиянием трипсина, химотрипсина и эластазы с образованием низкомолекулярных пептидов и небольшого кол-ва аминокислот. Углеводы (крахмал и гликоген) гидролизуются под влиянием α-амилазы до три- и дисахаридов. Жиры под действием липазы расщепляются до ди- и моноглицеридов, а также свободных жирных к-т и глицерина. Большую роль при этом играют соли жёлчных кислот, участвующие в эмульгировании жиров, активации панкреатич. липазы и способствующие всасыванию жирных к-т. Завершающий этап П. в тонкой кишке реализуется за счёт мембранного П. Гидролиз происходит сначала под действием ферментов панкреатич. сока, адсорбированных на стенках кишечника, а затем с помощью собственно кишечных ферментов (γ-амилазы, мальтазы, сахаразы, лактазы, разл. ди-, три- и тетрапептидаз, аминопептидаз, щелочной фосфатазы и др.). Мембранное П. осуществляется на поверхности клеток кишечного эпителия и сопровождается непосредств. всасыванием конечных продуктов.

В толстой кишке П., как правило, отсутствует. Однако оно имеет место в слепой кишке ряда животных (грызуны, лошади). Кроме того, населяющая толстую кишку микрофлора вызывает брожение углеводов (клетчатки) и гниение белков, вследствие чего образуются органич. кислоты, газы (CO_2, CH_4, SH_2), токсич. соединения — фенол, скатол, индол, крезол (обезвреживаются в печени). В толстой кишке происходит интенсивное всасывание из оставшегося химуса воды (до 95%), а также электролитов, глюкозы, нек-рых витаминов и аминокислот, продуцируемых кишечной микрофлорой. По мере продвижения и уплотнения содержимого кишечника формируется кал, накопление к-рого вызывает акт дефекации.

Установлена связь между содержанием разл. пищеварит. ферментов и качеством пищи. У одних видов (напр., у хищников) преобладают протеолитич. ферменты, у других (напр., у растительноядных) — карбогидразы. Деятельность органов П. контролируется вегетативной нервной системой, а также гуморальными факторами. Парасимпатич. нервная система стимулирует двигат. функцию желудочно-кишечного тракта, а симпатическая угнетает её. Разл. гормоны, особенно вырабатываемые передней долей гипофиза, корой надпочечников, а также эндокринными кишечными клетками, влияют на синтез пищеварит. ферментов, их секрецию, перенос и включение в липопротеиновые комплексы мембран микроворсинок кишечных клеток, на процессы всасывания и моторику кишечника. Между видом пищи, длительностью её переваривания и скоростью продвижения по желудочно-кишечному тракту существует строго сбалансированная зависимость, осуществляемая гл. обр. рефлекторно и частично посредством местной регуляции. В регуляции П. участвуют сигналы, поступающие от рецепторов, локализованных в органах П.

● Уголев А. М., Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция, Л., 1972; его же, Энтериновая (кишечная гормональная) система. Трофологические очерки, Л., 1978; его же, Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Элементы современного функционализма, Л., 1985; Физиология пищеварения, Л., 1974; Physiology of the gastrointestinal tract, N. Y., 1981.

ПИЩЕВАРИ́ТЕЛЬНАЯ СИСТЕ́МА, совокупность органов пищеварения у животных. Для простейших характерно внутриклеточное пищеварение (фагоцитоз). У наиб. примитивных многоклеточных переваривание пищи осуществляется отд. клетками; у губок — хоаноцитами и пинакоцитами, у бескишечных ресничных червей — пищеварит. клетками паренхимы. У кишечнополостных П. с. представлена гастральной полостью, выстланной энтодермой и открывающейся наружу только ротовым отверстием. Она м. б. разделена на центральный «желудок» и периферич. камеры или каналы и наз. в таких случаях *гастроваскулярной системой*. У коралловых полипов и гребневиков края рта заворачиваются внутрь, образуя эктодермальную глотку. П. с. плоских червей, также лишённых анального отверстия, состоит из энтодермальной ср. кишки и эктодермальной глотки. У немертин и первичнополостных червей, кроме того, имеется задняя кишка эктодермальной природы, оканчивающаяся анальным отверстием. Глотка моллюсков снабжена роговыми челюстями, радулой и слюнными железами, а желудок принимает протоки объёмистой пищеварит. железы — печени (имеется также у мечехвостов, ракообразных и паукообразных). Нек-рые паразитич. формы беспозвоночных утратили П. с. в процессе эволюции (ленточные черви, скребни). У погонофор П. с. нет.

У позвоночных П. с. представлена ротовой полостью, глоткой, пищеводом, желудком, кишечником, печенью и поджелудочной железой. У большинства позвоночных желудок простой, у нек-рых рыб, птиц, жвачных млекопитающих, китообразных — сложный, состоящий из неск. отделов. С пищеварит. трактом связана система желёз, в частности для наземных позвоночных характерны различно дифференцир. слюнные железы, печень, поджелудочная железа. Кишечник большинства позвоночных делится на неск. отделов, различающихся морфологически и функционально. Различные отделы П. с. позвоночных функционируют как железы внутр. секреции, выделит. органы, регуляторы обмена веществ, депо питат. веществ, солей, воды.

ПИЩЕВО́Д (oesophagus), отдел пищеварительной системы, соединяющий рот, ротовую полость с желудком или средней кишкой. У беспозвоночных П.— часть передней эктодермальной кишки от ротового отверстия или глотки до начала средней кишки (плоские и кольчатые черви и др.) или желудка (моллюски). У высших ракообразных, мечехвостов, многих насекомых задний отдел преобразован в жевательный желудок. У иглокожих П. соединяет ротовое отверстие со средней кишкой, у большинства позвоночных — глотку с желудком. У птиц П. достигает значит. длины и образует зоб. П. у человека — трубка дл. ок. 25 см, к рая через диафрагму проходит в брюшную полость и открывается в кардиальную часть желудка. П. позвоночных иннервируется симпатич., блуждающими и спинномозговыми нервами. При глотат. движении (см. *Глотание*) волнообразно, последовательно сокращаются кольцевые мускульные волокна П., передвигая пищ. комок сверху вниз.

ПИЩЕВО́Й ЦЕНТР, совокупность структур в ЦНС, регулирующих выбор и потребление пищи (поиски, поглощение или отвергание), а также начальные этапы пищеварения. Особенно важную роль в регуляции голода и аппетита играют расположенный в вентромедиальном отделе гипоталамуса «центр сытости», а в латеральном отделе — «центр голода». Чередование состояний голода и насыщения, формирование спец. пищ. реакций связано с действием на гипоталамические отделы П. ц. продуктов обмена, гормонов и др. биол. активных веществ. Формирование ощущения голода и сытости происходит на высших уровнях головного мозга, где формируются сложные безусловнорефлекторные и условнорефлекторные реакции, связанные с питанием. Понятие «П. ц.» введено И. П. Павловым.

ПИЩЕВЫ́Е РЕФЛЕ́КСЫ, сложные рефлекторные реакции, направленные на поиск, захват, продвижение по пищеварит. системе и переработку пищи. Безусловные П. р. связаны преим. с непосредств. раздражением рецепторов полости рта, пищевода и желудочно-кишечного тракта (слюноотделение, глотание, секреция, работа мышц пищеварит. тракта, сфинктеров и др.). Дистантное дейст-

вие пищ. веществ, прежде всего на обонятельные рецепторы, сопровождается П. р., отнесёнными И. П. Павловым к категории натуральных рефлексов. Косвенные признаки пищи, воспринятые с помощью зрения или слуха, могут активировать П. р. по законам условнорефлекторной деятельности, при этом принято говорить о пищедобывательных рефлексах, включающихся в состав более сложного пищевого поведения.

ПИЩУ́ХОВЫЕ (Certhiidae), семейство певчих воробьиных. 2 рода: пищухи (5 видов) и стенолазы (1 вид). Иногда в сем. П. оставляют только пищух, а стенолазов относят к сем. поползневых. Иногда в сем. П. включают индо-африканский род *Salpornis* и филиппинский род *Rhabdornis*, относимые чаще к поползневым, и австрал. сем. Climacteridae (6 видов).

У пищух (*Certhia*) дл. 13—15,5 см. Спина буровато-серая, брюшко белое. Клюв шиловидный. Перья хвоста жёсткие с острыми вершинами, как у дятлов, служат опорой при лазании по стволам деревьев в поисках разл. насекомых и пауков. Распространены в лесах Европы, Сев.-Зап. Африки, Азии (на юг до Гималаев) и Америки (от Аляски до Никарагуа). В СССР — 3 вида. Гнёзда за отставшей корой или в трещинах стволов. В кладке 2—9 (обычно 5) яиц. У большинства насиживает самка.

ПИЩУ́ХОВЫЕ, сеноставки (Ochotonidae), семейство зайцеобразных. Дл. до 28 см. Конечности относительно короткие, передние и задние почти одинаковой длины. Уши короткие, округлой формы, хвост снаружи незаметен. Один род — пищухи (*Ochotona*), 18—20 видов, в Юго-Вост. Европе и Азии, сев.-зап. части Сев. Америки; в СССР — 8 видов, на Ю. Азиатской части, Д. Востоке, на Сев. Урале. Обитают на открытых равнинах и в горных местностях на выс. до 6 тыс. м. Селятся в расщелинах между камнями или в сложно устроенных норах. Живут чаще колониями. Хорошо развита звуковая сигнализация. Ведут преим. дневной образ жизни. На зиму запасают корма — сушат растения, иногда собирая их в стожки весом до 20 кг (отсюда второе назв.). 2—3 раза в год рождают 2—7 детёнышей. Нек-рые виды П. участвуют в поддержании природных очагов чумы.

ПИЯ́ВКИ (Hirudinea), класс кольчатых червей. Дл. от неск. мм до 15 см, редко более. Произошли от малощетинковых червей. Тело обычно уплощённое, редко цилиндрическое, с двумя присосками (околоротовой и задней); состоит из головной лопасти, 33 колец (сомитов), кожные покровы к-рых в каждой группе П. разделены на 3—5 и более добавочных колец, и задней лопасти. Поверхность тела гладкая или с сосочками, с большим кол-вом желёз, у большинства окрашена в чёрный, коричневый, зеленоватый и др. цвета. Нервная и мышечная системы хорошо развиты. Число глаз на переднем конце тела от 1 до 5 пар. Передвигаются посредством попеременного прикрепления присосками к субстрату, многие способны плавать. Вторичная полость тела (целом) редуцирована (её остатки превратились в густую сеть кровеносных лакун). Газообмен кожный, нек-рые рыбьи П. имеют боковые дыхат. пузырьки. Большинство П. сосут кровь и тканевые жидкости разл. животных, некоторые — хищники. Кровососущие П. имеют хобот или челюсти с зубчиками и желудок с отростками для накопления высосанной крови. Слюнные железы этих П. выделяют белковое вещество гирудин, препятствующее свёртыванию крови. Хищные П. заглатывают жертву по частям или целиком. П.— гермафродиты, размножение половое, оплодотворение внутреннее. Яйца откладывают в коконах. 2 подкласса: древние П. (Archihirudinea) и настоящие П. (Euhirudinea), 3 отр., 5 сем., ок. 400 видов, в пресных водоёмах (большинство), морях и влажной почве (гл. обр. в тропиках и субтропиках); в СССР — св. 80 видов. Служат пищей мн. животных, могут быть промежуточными, резервуарными и дефинитивными хозяевами разл. паразитов. Нек-рые кровососущие П. причиняют большой вред рыбам, птицам, млекопитающим и человеку. Медицинская П. используется при лечении ряда заболеваний и служит объектом лабораторных экспериментов.

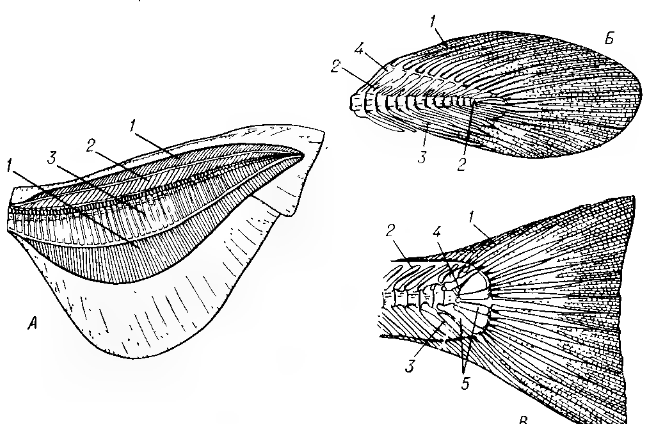
● Лукин Е. И., Пиявки пресных и солоноватых водоемов, Л., 1976 (Фауна СССР. Пиявки, т. 1, Нов. сер. № 109).

ПЛА́ВАТЕЛЬНЫЙ ПУЗЫ́РЬ (vesica natatoria), непарный или парный орган рыб; развивается как вырост передней части кишечника. Выполняет гидростатич., у нек-рых рыб — дыхат. и звукоиздающую функции, а также роль резонатора и преобразователя звуковых волн. У нек-рых рыб П. п. связан с кишечником, у других — полностью изолирован и регулирование содержания газов в нём осуществляется посредством т. н. овала, или красного тела (густое сплетение кровеносных сосудов на внутр. стенке). У нек-рых рыб П. п. соединён с внутр. ухом слепыми выростами, у других — при помощи Веберова аппарата. П. п. заполнен газами, соотношение к-рых может меняться (газовый состав отличен от состава атм. воздуха). Отсутствует у мн. костистых рыб, ведущих придонный образ жизни, и у хорошо плавающих рыб, совершающих быстрые перемещения по вертикали.

ПЛА́ВАЮЩИЕ (Impennes), надотряд веерохвостых птиц. Единств. отряд — *пингвинообразные*.

ПЛАВНИКИ́ (pterigiae, pinnae), органы движения или регуляции положения тела водных животных. Среди беспозвоночных П. есть у пелагич. форм нек-рых моллюсков (видоизменённая нога или складка кожи), щетинкочелюстных. У бесчерепных и личинок рыб непарный П. образован складкой, идущей вдоль спины и загибающейся на брюшную сторону. У взрослых рыб из складки формируются отд. плавники. Полагают, что в филогенезе непарные П. развились из непрерывной кожной складки. Скелет П. образуют хрящевые или костные лучи (радиалии), к-рые поддерживают лучи кожной лопасти П.— эластотрихии, тонкие эластоидиновые нити (у хрящевых) или костные лучи — лепидотрихии (у лучепёрых рыб). Радиалии укреплены на остистых и гемальных отростках позвонков. Форма хвостового П. связана с типом локомоции. Различают 4 типа хвостовых П. Протоцеркальный, или первичносимметричный, П. имеется только у личинок рыб. Гетероцеркальный П. с увеличенной верх. лопастью, в к-рую продолжается хвостовой отдел позвоночника, характерен для хрящевых и осетровых рыб. Появление плават. пузыря у высших рыб способствовало развитию внешнесимметричного — гомоцеркального (костистые рыбы) или дифицеркального, вторичносимметричного (двоякодышащие, многопёрые) хвостового П. Непарные П., лишённые скелета, имеются у личинок земноводных, у хвостатых земноводных и некоторых др. вторичноводных животных. У ихтиозавров форма хвостового П. обратно-гетероцеркальная (конец позвоночника отгибается вниз в увеличенную нижнюю лопасть П.), что связано с ныряниеи. У китообразных и сирен хвостовые П. равнолопастные, но расположены в горизонтальной плоскости, т. к. при возвращении в воду животные сохранили свойственную всем млекопитающим способность изгибать при движении туловище в вертикальной плоскости.

Парные П. (грудные и брюшные) развиты у рыб. У хрящевых рыб они горизонтальные и служат несущими поверхностями и рулями глубины; у большинства высших рыб располагаются в б. или м. вертикальной плоскости и служат рулями поворотов, у нек-рых придонных рыб (многопёрые, кистепёрые, двоякодышащие) имеют мясистое основание и служат органами опоры. Редко парные П. используются как органы активного плавания (скаты), передвижения по дну (тригглы), по поверхности суши. Илистые прыгуны, напр., с помощью грудных П. могут взбираться на деревья, летучие рыбы — планировать в воздухе. Парные П. вторичноводных животных обычно наз. ластами.



Хвостовой плавник рыб: *А* — гетероцеркальный хвост акуловых и осетровых рыб; *Б* — дифицеркальный хвост многопёра; *В* — гомоцеркальный хвост костистых рыб; *1* — кожные лучи (эластотрихии или лепидотрихии); *2* — невральные отростки; *3* — гемальные отростки; *4* — радиалии; *5* — гипуралии.

ПЛА́ВТЫ (Naucoridae), семейство клопов. Ок. 200 видов, распространены широко в пресных водоёмах, держатся на дне. Питаются мелкими водными животными, нападают на моллюсков и мелких рыб. В СССР — П. обыкновенный [*Ilyocoris* (*Naucoris*)*cimicoides*], дл. 12—15 мм, и 8 видов рода *Aphelocheirus*, к-рые живут в ручьях и реках, обычно на быстрине; последние дышат, в отличие от

др. водных клопов, растворённым в воде кислородом; их нередко относят к отд. семейству.

ПЛАВУНЦЫ (Dytiscidae), семейство жуков подотр. плотоядных. Дл. от 1,5 до 50 мм. Тело овальное, с острыми боками, обтекаемое, задние ноги плавательные, передние — хватательные. Ок. 2500 видов, распространены широко; в СССР — св. 270 видов. Жуки и личинки живут в пресных водоёмах, но дышат атм. воздухом. Могут перелетать из одного водоёма в другой. Окукливание в почве у берегов. Хищники, поедают водных беспозвоночных, в т. ч. личинок комаров, крупные виды нападают на мальков (принося вред рыбоводству) и головастиков. У личинок челюсти приспособлены для высасывания жидкой пищи. В СССР повсеместно встречается крупный (дл. 30—35 мм) П. окаймлённый (*Dytiscus marginalis*), может жить в аквариуме. См. рис. 11 в табл. 28.

● Зайцев Ф. А., Плавунцовые и вертячки, М.— Л., 1953 (Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, т. 4, Нов. сер. № 58).

ПЛАВУНЧИКИ (Haliplidae), семейство жуков подотр. плотоядных. Близки к плавунцам. Дл. 2—5 мм. Ок. 140 видов, распространены широко; в СССР — св. 30 видов. Жуки и личинки обитают в пресных водоёмах, личинки дышат растворённым в воде кислородом, питаются водорослями, нек-рые — мелкими беспозвоночными. Широко распространён водяной П. (*Haliplus fluviatilis*), дл. 2—3 мм, обитающий в слабопроточных или чистых стоячих водах. См. рис. 3 в табл. 28.

ПЛАВУНЧИКИ (*Phalaropus*), род ржанковых. Дл. 16—20 см. Пальцы с округлыми плавательными лопастями. Кормясь, плавают кругами, не погружаясь в воду. Самки летом окрашены ярче самцов, несущих все заботы о потомстве. 3 вида. Круглоносый П. (*P. lobatus*) и плосконосый П. (*P. fulicarius*) распространены циркумполярно в тундре и лесотундре. На зимовку в тропики плосконосый П. летит только вдоль мор. побережий, тогда как круглоносый П. пересекает материки.

ПЛАЗМА (от греч. plásma, букв.— вылепленное, оформленное), жидкая или гелеобразная часть биол. структур — крови, лимфы, клеток (цитоплазма) и др.

ПЛАЗМА КРОВИ, жидкая часть крови (кровь без её форменных элементов). Коллоидный раствор белков, включающий, в отличие от сыворотки крови, фибриноген. В П. к. находятся форменные элементы крови. Из П. к. готовят леч. препараты (сухая П. к., альбумин, фибриноген, гамма-глобулины). Подробнее см. *Кровь*.

ПЛАЗМАГЕНЫ (от *плазма* и *ген*), гены, расположенные в ДНК органоидов цитоплазмы (митохондриях, хлоропластах) и др. внеядерных элементов.

ПЛАЗМАЛОГЕНЫ, группа фосфолипидов, близких по строению к лецитинам и кефалинам. Содержатся во всех органах и тканях животного организма. У человека П. составляют примерно 22% суммарного содержания фосфолипидов. Богаты П. головной и спинной мозг, сердечная мышца и т. д. Важнейшие представители П.— фосфатидальэтаноламин и фосфатидальхолин, фосфатидалевая к-та, фосфатидальсерин, фосфатидальинозит, кардиолипин.

ПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ, плазмоциты, Унны клетки, свободные клетки соединительной, в т. ч. кроветворной, ткани, обеспечивающие т. н. гуморальный иммунитет в организме позвоночных (выработку циркулирующих в крови антител). Прародителями П. к. служат стволовые кроветворные клетки костного мозга, к-рые дают начало малым лимфоцитам (Т- и В-лимфоцитам). У птиц В-лимфоциты образуются в фабрициевой сумке, у млекопитающих, возможно, они образуются в фолликулах лимфатич. узлов. В норм. крови П. к. встречаются в небольшом кол-ве. При попадании в организм антигена В-клетки превращаются сначала в плазмобласты, к-рые в результате ряда последоват. делений дают (на 5-й день после антигенной стимуляции) колонию зрелых П. к. (крупные клетки с эксцентрично расположенным ядром и развитой гранулярной эндоплазматич. сетью). Цитоплазма П. к. богата рибосомами, активно вырабатывающими антитела. П. к. строго специфичны по отношению к определённым антигенам — каждая клетка синтезирует только один тип антител. П. к. особенно многочисленны в слизистых оболочках дыхат. путей и желудочно-кишечного тракта. См. также *Иммунитет*.

ПЛАЗМИДЫ, внехромосомные факторы наследственности, генетич. элементы, способные стабильно существовать в клетке в автономном, не связанном с хромосомами, состоянии. Термин «П.» предложен Дж. Ледербергом и др. в 1952. П., способную объединяться с хромосомой, наз. *эписомой*. К П. относят генетич. аппарат клеточных органоидов (митохондрий, пластид), а также группы сцепления, не являющиеся жизненно важными для содержащих их клеток. Из последних наиб. изучены бактериальные П. — *фертильности фактор* (F-фактор), колициногенные факторы (Col-факторы), факторы устойчивости к лекарств. веществам (R-факторы), профаги и многие др. П. часто придают содержащим их клеткам новые свойства. Напр., F-фактор, нек-рые Col- и R-факторы сообщают клеткам способность к передаче генов при конъюгации, Col-факторы продуцируют бактериоцины, R-факторы делают клетку устойчивой к сульфаниламидным препаратам или антибиотикам. Многие П. представляют собой кольцевые двуцепочечные молекулы ДНК с мол. м. 10^6—10^8. Они широко распространены в живых клетках (в т. ч. высших организмов) и интенсивно используются в генетич. исследованиях (особенно в *генетической инженерии* в качестве осн. компонентов разнообразных мол. переносчиков чужеродной ДНК). Не меньшую актуальность представляют поиски путей преодоления определяемой П. устойчивости бактерий к лекарств. препаратам.

● Мейнелл Г., Бактериальные плазмиды, пер. с англ., М., 1976.

ПЛАЗМИН, фибринолизин, фермент класса гидролаз из группы сериновых протеаз; важнейший компонент фибринолитич. системы крови. Гликопротеид, мол. м. ок. 85 000. Белковая часть молекулы из двух соединённых дисульфидной связью полипептидных цепей — тяжёлой (мол. м. ок. 60 000) и лёгкой (мол. м. ок. 25 000), в к-рой локализован активный центр П. Катализирует расщепление фибрина, приводящее к растворению кровяных сгустков. В плазме крови присутствует гл. обр. в виде неактивного предшественника — плазминогена или в виде комплекса с ингибитором (антиплазмином).

ПЛАЗМИНОГЕН, профибринолизин, сложный белок (гликопротеид) плазмы крови, важнейший компонент фибринолитич. системы. Белковая часть молекулы П. человека представлена одной полипептидной цепью (790 аминокислотных остатков). Две формы П.— нативная (мол. м. 84 000—91 000, на N-конце глутаминовая к-та) и протеолизированная (мол. м. 82 000—83 000, на N-конце лизин). П.— неактивный предшественник фермента плазмина. Активаторы П.— протеазы, присутствующие в крови, моче, слюне, сперме и др. жидкостях, в тканях (в т. ч. в стенках сосудов), а также продуцируемые микроорганизмами. При ферментативной активации П. гидролизуется и образуется плазмин, растворяющий фибриновые сгустки. Содержание в плазме здорового человека ок. 20 мг%.

ПЛАЗМОДЕСМЫ (от *плазма* и греч. desmós — связь), цитоплазматич. нити, соединяющие протопласты соседних растит. клеток. Располагаются П. в канальцах, образующихся при делении клеток (в первичной перегородке остаются субмикроскопич. отверстия) и проходящих через первичную клеточную оболочку; в клетках с вторичной оболочкой они находятся лишь в замыкающих плёнках пор. Полость канальцев выстлана наруж. мембраной П.— плазмалеммой. Посредством П. осуществляется связь между протопластами (обеспечивают передачу раздражений и передвижение веществ от клетки к клетке). Поперечник П. от 18 до 68 (чаще 30—40) нм; число П. в разных клетках варьирует. Ср. *Десмосомы*.

ПЛАЗМОДИИ (*Plasmodium*), род паразитических простейших подотряда гемоспоридий. Возбудители малярии позвоночных животных и человека. Переносчики П.— насекомые, гл. обр. малярийные комары — анофелесы. В организм позвоночного при кровососании со слюной комара попадают спорозоиты П., внедряются в клетки паренхимы печени и вырастают в шизонтов. Последние размножаются там путём шизогонии, образуя множество мерозоитов, к-рые либо повторяют цикл бесполого размножения (шизогонии) в тканях, либо выходят в кровь и проникают в эритроциты, где снова претерпевают неск. циклов шизогонии (эритроциты при этом разрушаются). После неск. бесполых поколений в эритроцитах формируются гамонты. При кровососании они попадают в кишечный тракт комара, где формируются макро- и микрогаметы. При копуляции гамет образуются подвижные зиготы — оокинеты, к-рые проникают через стенку желудка комара и превращаются в ооцисты. В ооцисте П. образуется до 10 тыс. спорозоитов, затем она разрывается и спорозоиты выходят в полость тела комара, попадая с током гемолимфы в его слюнные железы. Всего известно св. 60 видов П. У человека паразитируют 4 вида: *P. vivax* (возбудитель трёхдневной малярии), *P. malariae* (четырёхдневной), *P. falciparum* (тропической) и *P. ovale*. Переносчики этих видов П.— комары рода *Anopheles*.

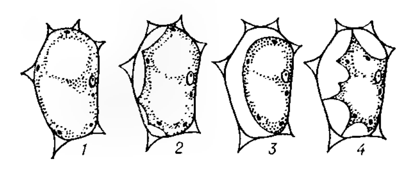
● Малярийные паразиты млекопитающих, Л., 1986 (в печати).

ПЛАЗМОДИЙ (от *плазма* и греч. éidos— форма, вид), вегетативное тело слизевиков, представленное многоядерной, лишённой оболочки протоплазмой, обычно сетчатой структуры. П. может быть в виде плёнок или выпуклым. Размеры от неск. $мм^2$ до 1—1,5 $м^2$. Образуется путём агрегации многочисл. миксамёб (агрегация происходит в результате хемотаксиса, вызываемого циклическим АМФ) или делением и разрастанием одной миксамёбы. Способен к амёбоидному передви-

жению с помощью псевдоподий. В фазе роста П. сапротрофных слизевиков обладает отрицат. фототаксисом и положит. гидротаксисом (заползает в тёмные и сырые места — под кору, мох и т. д.). Зрелый П. преобразуется в орган спороношения — эталий.

Жизненный цикл малярийного паразита (выше черты — в комаре, ниже — в позвоночном хозяине): *1, 2* — спорозоиты, проникающие в клетки печени человека; *3, 4* — шизогония (образование мерозоитов); *5* — проникновение мерозоитов в эритроцит; *6–9* — рост мерозоита и шизогония; *10* — выход мерозоитов из эритроцита (далее эритроцитарный цикл повторяется); *11, 12* — развитие макрогаметоцита; *11a, 12a* — развитие микрогаметоцита; *13* — макрогамета; *14* — микрогаметоцит; *15* — образование микрогамет; *16* — копуляция гамет; *17* — зигота; *18* — оокинета; *19* — проникновение оокинеты через стенку желудка комара; *20* — превращение оокинеты в ооцисту; *21–23* — рост ооцисты с образованием спорозоитов; *24* — выход спорозоитов из ооцисты в гемолимфу комара; *25* — спорозоиты, проникшие в слюнные железы комара.

ПЛАЗМО́ЛИЗ (от *плазма* и *...лиз*), отделение пристеночного слоя цитоплазмы от твёрдой оболочки растит. клетки. П.— явление, обратное *тургору*. Происходит только в живых клетках вследствие сжатия протопласта под действием плазмолитика — раствора, гипертонического по



Основные формы плазмолиза (схема): *1* — начальная стадия; *2* — вогнутый; *3* — выпуклый (время перехода от вогнутого плазмолиза к выпуклому служит показателем вязкости цитоплазмы); *4* — судорожный (при быстром действии концентрированного плазмолитика и высокой степени вязкости цитоплазмы).

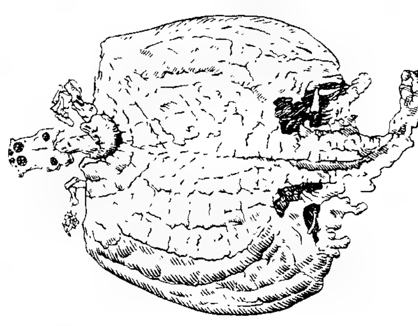
отношению к клеточному соку. При медленном П. клетки довольно долго могут оставаться живыми и, будучи перенесены в обычную воду, быстро восстанавливают состояние тургора. Длительный П. приводит клетки к гибели. Явление П. используется в экспериментальной цитологии и физиологии растений для определения осмотич. потенциала, вязкости цитоплазмы, изучения клеточной проницаемости и др.

ПЛАЗМО́Н, совокупность генов, расположенных в цитоплазматич. молекулах нуклеиновых к-т. Ср. *Геном, Хондриом*.

ПЛАЗМОПА́РА (*Plasmopara*), род оомицетов порядка пероноспоровых (Peronosporales). Паразиты разл. двудольных растений. Ок. 20 широко распространённых видов. П. виноградная (*P. viticola*) вызывает ложную мучнистую росу (переноспороз, или мильдью) винограда.

ПЛАКОДЕ́РМЫ, пластинокожие, панцирные рыбы (Placodermi), класс вымерших рыб. Известны из верхнего силура — позднего девона всех материков. Дл. до 6 м. Голова и передняя часть туловища покрыты костным панцирем из отд. пластин, скульптурированных бугорками и валиками. У большинства голова сочленяется с туловищем подвижно. Челюсти в виде заострённых костных пластин. По строению эндокрания, плавников, нервной и кровеносной систем П. близки к акуловым рыбам. Мор. и пресноводные формы; питались беспозвоночными, нек-рые — рыбами. 2 подкл.: артродиры и антиархи. Руководящие ископаемые девона.

ПЛАКОДО́НТЫ (Placodontia), отряд мор. пресмыкающихся подкл. синаптозавров. Известны со среднего триаса до ранней юры Евразии и Сев. Америки. Произошли, возможно, от котилозавров. Дл. до 2,5 м. Для П. характерны дюгонеили черепахообразное тело, у большинства покрытое панцирем, хорошо развитые уплощённые челюстные и нёбные зубы (отсюда назв.), способные раздавливать раковины моллюсков (осн. пища П.); сильные ластовидные конечности с укороченными фалангами. Более примитивные П., не имевшие панциря, обладали сильными долотовидными резцами (для отрывания прикреплённых раковин от субстрата). У нек-рых П., питавшихся, возможно, планктоном, редуцированные зубы замещались клювом. 5 сем., 8 родов. ок. 20 видов. Руководящие ископаемые триаса.



Скелет плакодонта *Henodus chelyops*.

ПЛАКО́ДЫ (от греч. pláx — плоскость, пластинка), зачатки нек-рых органов чувств и части ганглиев, закладывающиеся в виде утолщений эктодермального эпителия, у позвоночных и нек-рых беспозвоночных животных. У позвоночных из П. формируются органы обоняния, хрусталик глаза, внутр. ухо, слуховой ганглий, ганглии лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов; у круглоротых, рыб и ряда земноводных, кроме того,— органы боковой линии и жаберный аппарат.

ПЛАКО́ИДНАЯ ЧЕШУ́Я (от греч. pláx — плоскость, пластинка и éidos — вид, форма), характерна для хрящевых рыб. Закладывается в мезодерме на границе с эктодермой, развиваясь, прорывает эктодерму и в виде шипа выходит наружу. Состоит из базальной пластинки, шейки и коронки, или шипа, направленного вершиной назад. Внутри каждой чешуи имеется полость, заполненная пульпой, богатой кровеносными сосудами и нервами, или неск. пульповых каналов. П. ч. образована дентином в его разл. модификациях, её вершина (шип) покрыта более твёрдым эмалеподобным витродентином. В течение жизни животного П. ч. периодически сменяется. В эволюции позвоночных предшествует ганоидной и костной чешуям. Зубы позвоночных — производные П. ч. См. рис. при ст. *Чешуя*.

ПЛАКО́РНАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ (от греч. pláx — плоскость, равнина), естеств. зональная растительность плоских дренированных водораздельных равнин. Тер-

мин «П. р.» ввёл Г. Н. Высоцкий (1927). Развивается на суглинистых почвах и при глубоком залегании грунтовых вод. Для тайги, напр., П. р. являются хвойные леса из ели и лиственницы.

ПЛА́КУЛА (новолат. placula, от греч. plâx — плоскость, пластинка), 1) тип бластулы, характерный для зародышевого развития известковых губок, нек-рых червей, асцидий. Имеет вид двуслойной пластинки, образованной более или менее однородными клетками; между слоями — полость дробления. См. рис. при ст. *Бластула*. 2) Гипотетич. предок Metazoa, согласно гипотезе О. Бючли (1884). Двуслойный организм, развившийся в процессе эволюции из однослойной пластинки путём деления клеток в плоскости, параллельной поверхности. Предполагают, что, изгибаясь, двуслойная пластинка превратилась в двуслойный мешок, соответствующий гаструле. Ныне эта гипотеза считается недостаточно обоснованной.

«ПЛА́МЕННЫЕ» КЛЕ́ТКИ (cellulae flammeae), клетки с пучком ресничек и длинным отростком, замыкающие проксимальную часть канальца протонефридия. Центр. часть «П.» к., имеющая многочисл. звездчатые отростки, переходит в полость, в к-рую спускается пучок длинных ресничек или жгутиков, находящихся в непрерывном колебательном движении (напоминает колебание языка пламени — отсюда назв.). Канальцы, сливаясь, образуют более крупные ветви выделительной системы. «П.» к. наз. также циртоцитами.

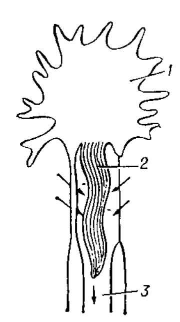
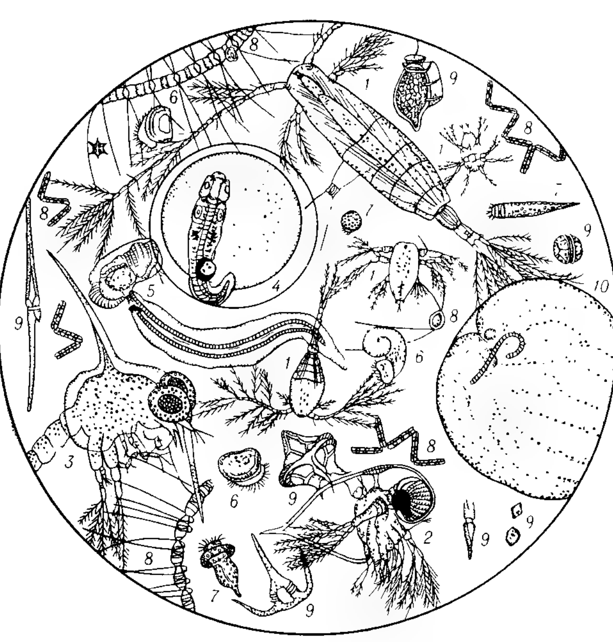


Схема строения «пламенной» клетки: *1* — звездчатая часть; *2* — реснички (мерцательное «пламя»); *3* — каналец; стрелки указывают направление тока жидкости.

ПЛАНА́РИИ, трёхветвистые (Tricladida), подотряд ресничных червей отр. Seriata (по др. системе, отр. класса ресничных червей). Дл. обычно неск. мм или см, макс.— до 60 см (у наземной П. *Bipalium javanum*). Ротовое отверстие на брюшной стороне, глотка складчатого типа. Кишка образует 3 гл. ветви (отсюда одно из назв.). Питаются мелкими беспозвоночными. П. подразделяют на 3 секции: морские (Maricola), пресноводные (Paludicola) и наземные (Terricola). Распространены повсеместно. Наиб. разнообразны пресноводные П. в умеренных широтах Сев. полушария (в оз. Байкал, напр., ок. 60 видов, среди к-рых много эндемичных). С П. проводились многочисл. исследования по физиологии, поведению беспозвоночных и эксперименты по изучению регенерации.

ПЛАНКТО́Н (от греч. planktós — блуждающий), совокупность организмов, населяющих толщу воды континентальных и мор. водоёмов и не способных противостоять переносу течениями. В состав П. входят фито-, бактерио- и зоопланктон. В пресных водах различают озёрный П. (лимнопланктон) и речной (потамопланктон). Фитопланктон населяет поверхностные воды при достаточной для фотосинтеза освещённости (в морях в осн. до глуб. 50—100 м); бактерио- и зоопланктон — всю толщу вод до макс. глубин. Мор. фитопланктон состоит в осн. из диатомовых водорослей, перидиней и кокколитофорид — из жгутиковых, пресноводный — из диатомовых, синезелёных (цианобактерий) и нек-рых групп зелёных водорослей. В пресноводном зоопланктоне наиб. многочисленны веслоногие и ветвистоусые рачки и коловратки; в морском доминируют разл. ракообразные, многочисл. простейшие, кишечнополостные крылоногие моллюски, оболочники, икра и личинки рыб, личинки мн. беспозвоночных, в т. ч. донных. Наиб. видовое разнообразие П.— в тропич. водах океана. Размеры планктонных организмов колеблются от неск. мкм до неск. м. По размерам в П. обычно различают наннопланктон (бактерии, самые мелкие одноклеточные водоросли), микропланктон (мн. водоросли, простейшие, коловратки, разл. личинки), мезопланктон (мн. рачки и др. животные, размером менее 1 см), макропланктон (мизиды, креветки, медузы и др. сравнительно крупные животные) и мегапланктон (немногие крупные животные, напр. гребневик венерин пояс дл. до 1,5 м, медуза *Cyanea* диам. до 2 м и др.). У мн. организмов П. выработались приспособления, облегчающие парение в воде: уменьшение удельной плотности тела (газовые и жировые включения, студенистые ткани, пористый скелет), увеличение его удельной поверхности (разл. выросты, уплощение тела). Биомасса П. варьирует в разных водоёмах, их частях и в разные сезоны. Биомасса фитопланктона обычно составляет от неск. мг до неск. г/м^3, зоопланктона — от десятков мг до 1 г/м^3 и более. С глубиной разнообразие и кол-во П. быстро убывает. Фитопланктон — осн. продуцент органич. вещества в водоёмах, за счёт к-рого существуют водные гетеротрофные животные и нек-рые бактерии. Роль последних в составе П. велика, поскольку они перерабатывают органич. детрит, за счёт к-рого существуют, и включают его вновь в пищ. цепь. Суммарная биомасса фитопланктона невелика по сравнению с биомассой зоопланктона (соответственно 1,5 и более 20 млрд. т), но из-за быстрого размножения его продукция в Мировом ок. составляет ок. 550 млрд. т (почти в 10 раз больше суммарной продукции всего животного населения океана). Обилие фитопланктона в разл. частях водоёмов зависит от содержания в поверхностном слое биогенных веществ (фосфаты, соединения азота и др.). Фитопланктон — пища мелких планктонных животных, к рыми питаются ещё более крупные. Поэтому в р-нах наибольшего развития фитопланктона обильны зоопланктон и нектон. Фитопланктон — начальное звено большинства пищ. цепей в водоёме. Развитие его зависит также от интенсивности освещения, поэтому в холодных и умеренных водах проявляется сезонность в развитии П. и колебания его биомассы. В тропиках состав и кол-во П. б. или м. постоянны в течение года. Обильное развитие фитопланктона (т. н. цветение воды) изменяет её цвет и прозрачность. При цветении нек-рых перидиней в воде скапливаются выделяемые ими токсич. вещества, вызывающие т. н. красные приливы и массовую гибель пелагич. животных. Мн. планктонные животные совершают регулярные вертикальные миграции (с амплитудой в сотни м, иногда св. 1 км), способствующие переносу пищ. ресурсов в глубины. Нек-рые организмы П. служат индикаторами степени загрязнённости водоёмов. Ряд видов — объекты промысла (креветки, мизиды, а также эвфаузиевые рачки — т. н. криль). Ср. *Бентос*, *Нейстон*, *Нектон*.



Планктон Чёрного моря: *1—3* — ракообразные и их личинки; *4* — икринка рыбы; *5* — аппендикулярия; *6* — личинки моллюсков; *7* — инфузории тинтинниды; *8* — диатомовые водоросли; *9* — перидинеи; *10* — ночесветка.

● Тихий океан, т. 7, кн. 1 — Планктон, М., 1967; Киселев И. А., Планктон морей и континентальных водоемов, т. 1, Л., 1969; Богоров В. Г., Планктон Мирового океана, М., 1974; Раймонт Дж., Планктон и продуктивность океана, пер. с англ., 2 изд., т. 1, М., 1983.

ПЛА́НУЛА (новолат. planula, от лат. planus — плоский), двуслойная пелагич. личинка мн. книдарий. Развивается из яйца или проходит стадию *паренхимулы*, от к-рой отличается эпителизацией энтодермы и наличием гастральной полости. Эктодерма представлена высокодифференцир. эпителиальными жгутиконосными клетками, среди к-рых имеются эпителиально-мускульные, нервные, стрекательные, особенно на переднем конце. Энтодерма ограничивает замкнутую полость кишки. П. плавает в толще воды, затем прикрепляется ко дну и превращается в полип. У трахимедуз и губуляриид проходит при этом стадию актинулы. См. рис. 4 при ст. *Личинка*.

ПЛАСТИ́ДЫ (греч. plástides — создающие, образующие, от plastós — вылепленный, оформленный), органоиды эукариотной растит. клетки. Хорошо различимы в световой микроскоп. Каждая П. ограничена двумя элементарными мембранами; для многих характерна б. или м. сложная система внутр. мембран, погружённых в матрикс, или строму. П. разнообразны по форме, размерам, строению, функции. По окраске различают П. зелёные — *хлоропласты*, жёлто-оранжевые и красные *хромопласты* и бесцветные — *лейкопласты*. П. связаны между собой единым происхождением в онтогенезе от пропластид меристематич. клеток. Возможны взаимные превращения П. Обычно в клетке встречается только один из указанных трёх типов. Совокупность всех П. клетки носит назв. пластидома.

ПЛАСТИНОЖА́БЕРНЫЕ РЫ́БЫ (Elasmobranchii), подкласс хрящевых рыб. Известны со среднего девона. Дл. от 15—20 см до 20 м, масса до 14 т. У П. р. впервые появляются тела позвонков и рёбра. Верхнечелюстной хрящ сочленён с черепом (амфигиостилия) или соединён с ним связками (десмостилия). Чешуя плакоидная, иногда кожа голая. Зубы покрыты эмалью, многочисленны, разной формы и размера; характерны серии сменяющих друг друга зубов. Жаберных крышек нет; 5—7 пар наруж. жаберных щелей. Жаберные лепестки в виде пластин, расположенных на межжаберных перегородках (отсюда назв.). Брызгальце — небольшое отверстие (рудимент жаберной щели) между челюстной и подъязычной дугами — обычно есть. Анальный и мочеполовой протоки сливаются в клоаку. 2 надотр.— акулы и скаты. По др. системе, П. р. образуют 4 надотр., 3 из них — акулы (Squalomorpha, Squatinomorpha, Galeomorpha). Ок. 130 родов и ок. 600 видов. Преим. мор. рыбы, разнообразны по экологии и образу жизни. Обитают во всех морях и океанах, в СССР — в Чёрном м., в северных и дальневост. морях.

ПЛАСТИНЧАТОУ́СЫЕ (Scarabaeidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. от 2 до 150 мм (у геркулеса). Усики коленчатые, обычно с пластинчатой, редко бокаловидной булавой, способной расправляться веерообразно. Голени передних ног (часто и передний край головы) приспособлены для рытья. Самцы нек-рых видов имеют рога и бугры на голове и переднеспинке. Личинки мясистые, белые, С образно изогнутые, с мощными челюстями, с 3 парами ног. По разным данным, от 15 до 20 тыс. видов, распространены широко, наиб. многочисленны в тропиках; в СССР— ок. 1000 видов. П. включают 2 экологич. группы — навозников и хрущей. Многие П. играют важную роль в круговороте веществ в природе, а также как естеств. санитары. Жук отшельник (*Osmoderma eremita*) —в Красной книге СССР. См. рис. 16, 20, 21, 24—29, 31, 32, 38 в табл. 28, рис. 34 в табл. 29.
● Медведев С. И., Пластинчатоусые, М.— Л., 1949 -64 (Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, т. 10, в. 1—5).

ПЛАСТИ́НЧАТЫЕ (Placozoa, или Mesenchymia), тип беспозвоночных надраздела фагоцителлообразных (Phagocytellozoa). Установлен в 1971. Крошечные (дл. неск. мм) мор. ползающие животные. Тело в виде тонкой пластинки, быстро меняет очертания, не имеет ни переднего, ни заднего полюса, ни настоящих тканей и органов. Слой клеток, прилегающий к субстрату, отличен от слоя клеток противоположной стороны тела. В паренхиме имеются веретеновидные сократит. клетки, там же созревают яйца. Размножение половое и бесполое (делением и почкованием). Дробление яйца полное и равномерное. 2 рода: трихоплаксы и *Treptoplax*.

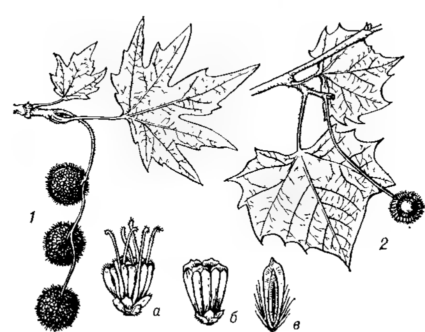
ПЛАСТО́М (от греч. plastós—вылепленный, оформленный), совокупность генов, расположенных в кольцевых молекулах ДНК пластид. В кооперации с генами ядра П. обеспечивает собственную редупликацию, а также транскрипцию и трансляцию в пластидах. П. кодирует все тРНК и рибосомные РНК, часть рибосомных белков пластид, белковых комплексов мембран (I и II фотосистемы хлоропластов, АТФазный комплекс). Осн. фермент хлоропластов — рибулозодифосфат-карбоксилаза — состоит из белка, наполовину закодированного в П. Структура рибосомных РНК пластид близка таковой у цианобактерий, к-рых считают вероятным предком хлоропластов в соответствии с гипотезой о симбиотич. происхождении растит. клетки. П. характеризуется множественностью числа копий ДНК на клетку и на пластиду. Это создаёт основу соматич. сегрегации мутаций П. У растений выработались механизмы ограничения вклада рекомбинации в изменчивость П.: материнская передача пластид, однородительское наследование П., что уравнивает темпы микроэволюц. изменчивости ядерного и пластомного генетич. материала. Наиб. детально изучены ядерно-пластомные взаимоотношения у энотеры, табака и хламидомонады.

Исследование П. позволяет целенаправленно вести селекцию высокоурожайных сортов культурных растений, обладающих высокой активностью фотосинтеза.

ПЛАСТРО́Н (франц. plastron, от итал. plastrone — нагрудник), 1) брюшной щит панциря черепах. Состоит из двух слоёв: внешний образован обычно 16 эпидермальными роговыми щитками, внутренний — 9 костными пластинками кожного происхождения (4 парные пластинки и 1 непарная, вклиненная между передней парой). Непарная пластинка гомологична надгрудиннику, передняя пара — ключицам, а остальные — брюшным рёбрам (т. н. гастралиям). См. также *Карапакс*.

2) У водных насекомых и паукообразных П.— слой воздуха вокруг тела с дыхальцами, удерживаемый несмачиваемыми волосками. Через П. кислород поступает из окружающей воды, обеспечивая пластронное возд. дыхание.

ПЛАТА́Н (*Platanus*), единств. род сем. платановых порядка гамамелисовых. Листопадные деревья. 7—10 видов, в Америке (от Мексики до Канады) и в Евразии (от Балканского п-ова и Вост. Средиземноморья до Индокитая). П. восточный, или чинара (*P. orientalis*),— декор. вид, культивируют его с античных времён, особенно в странах Ближнего и Ср. Востока и Балканского п-ова; в СССР — преим. в Закавказье, Ср. Азии и в Крыму. Реликтовый вид (в Красной книге СССР). Небольшие и, возможно, естеств. рощи этого вида сохранились в Закавказье и Ср. Азии. П. живут св. 2000 лет, выс. их до 50 м, диам. ствола до 5 м. П. западный (*P. occidentalis*), родом из Сев. Америки, в СССР в культуре гл. обр. на Ю. Украины и на Черноморском побережье Кавказа. П. гибридный, или кленолистный (*P.* × *hybrida*), возник в 17 в., в культуре как гибрид двух предыдущих видов, превосходит их морозостойкостью, легко размножается черенками; в СССР на С. доходит до Ю. Белоруссии. П. быстро растёт, особенно в раннем возрасте; древесина — декор. мебельный материал.



Платан (ветвь с плодами): *1* — восточный; *2* — западный (*а* — пестичный цветок, *б* — тычиночный цветок, *в* — плодик).

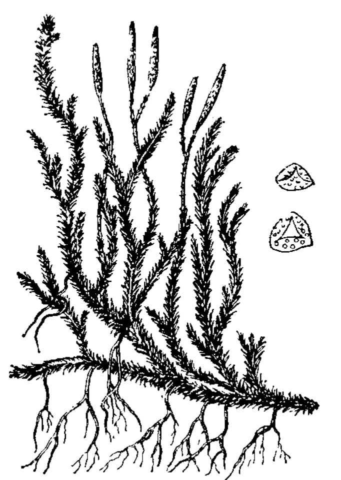
ПЛАТИБАЗА́ЛЬНЫЙ ЧЕ́РЕП (от греч. platýs — широкий и básis — основание), череп с широким основанием и широко раздвинутыми глазницами, между к-рыми продолжается мозговая полость. Трабекулярные хрящи (см. *Мозговой череп*) не срастаются. Свойствен круглоротым, акулам, скатам, двоякодышащим рыбам, карповым, совр. земноводным, амфисбенам, змеям и млекопитающим. У последних в связи с сильным развитием переднего мозга *тропибазальный череп*, свойств. их предкам, стал вторично платибазальным.

ПЛАТИКТЕНИ́ДЫ (Platyctenida), отряд гребневиков. Способны не только плавать, но и ползать по дну. Мелкие (до 10 см), уплощённые формы, по способу движения сходны с ресничными червями (поэтому ранее П. рассматривали как переходную группу между гребневиками и ресничными червями). Ок. 50 видов, в тропич. морях. Типичные представители: ктенопланы, целопланы.

ПЛАТИПЕЦИ́ЛИИ, пецилии (*Xiphophorus*), род рыб сем. пецилиевых. Дл. самцов (кроме меченосцев) до 4, самок — до 7 см. Тело короткое, с широким хвостовым плавником. Окраска желтовато-серая, с тёмными пятнами. Ок. 10 видов, в пресных водоёмах юж. части Сев. Америки. Всеядны. От исходных видов — зелёного меченосца (*X. helleri*) и пецилии (*X. maculatus*) — путём селекции выведены красные, чёрные и пёстрые меченосцы с разл. длиной ниж. части хвостового плавника, т. н. меча, за счёт чего общая дл. рыб возрастает до 10—12 см. П. широко разводят в аквариумах. Известно много цветных форм, а также вуалевые П. и др. породы, выведенные аквариумистами.

ПЛАУ́Н, ликоподиум (*Lycopodium*), род растений класса плауновых. Вечнозелёные многолетние травы, б. ч. с дихотомич. ветвлением. Листья очередные или в мутовках, от линейных до ланцетовидных. Спорофиллы в плотных стробилах. Ок. 10 видов, преим. в Сев. полушарии; иногда в род П. включают роды ликоподиелла (*Lycopodiella*), дифазиум (*Diphasium*), баранец; в этом случае П. объединяет 200—500 видов. В СССР — 5 видов, гл. обр. в хвойных лесах, горных и равнинных тундрах. Наиб. распространены П. годичный (*L. annotinum*) и П. булавовидный (*L. clavatum*). Размножение спорами и вегетативное — укоренением ветвей или выводковыми почками, клубеньками. Для нек-рых П. характерно образование куртин в виде «ведьминых колец». Споры прорастают через 3—8 лет

после высыпания. Гаметофит сапрофитный, с микоризой, развивается в течение 12 лет. П. ядовиты, сухие споры его (ликоподий) используют в аптечном деле и при фасонном литье металлов.



Плаун булавовидный: общий вид растения со стробилами; справа — споры.

ПЛАУНОВИ́ДНЫЕ, плаунообразные (Lycopodiophyta), отдел высших равно- или разноспоровых растений. Вечнозелёные многолетние травы, реже полукустарники. Листья б. ч. простые. Спорофиллы образуют на стебле спороносную зону, иногда собраны в стробилы; спорангии одиночные. Гаметофиты обоеполые или однополые, подземные или надземные, зелёные фотосинтезирующие или бесхлорофилльные, питающиеся с помощью микоризы или за счёт питат. веществ споры. Спермии с двумя или неск. жгутиками. П., происходящие, возможно, от псилофитовых,— одна из наиб. древних групп высших растений. Уже с силура известны как мелкие травянистые, так и древовидные формы. Последние достигли расцвета в карбоне и были представлены ныне вымершими лепидодендронами и сигилляриями, образовывавшими леса. Два совр. класса — плауновые и полушниковые.

ПЛАУ́НОВЫЕ, ликоподиопсиды (Lycopodiopsida), класс плауновидных. Наиб. примитивные высшие растения. Известны с девона. 2 вымерших порядка многолетних трав — астероксиловые (Asteroxylales) и протолепидодендровые (Protolepidodendrales) и 1 совр. порядок — плауновые, или плауны (Lycopodiales), включающий сем. плауновые (Lycopodiaceae), из к-рого иногда выделяют сем. баранцовые (Huperziaceae). 2 рода (по др. данным, 6), из них наиб. известен плаун. Современные П.— равноспоровые многолетние травы, без ризофоров и вторичного утолщения, с простыми цельными листьями, без язычка. Спорангии одиночные, расположены в пазухе или на внутр. стороне спорофиллов, к-рые либо не отличаются по форме от листьев и образуют на побегах спороносную зону, либо собраны в стробилы. Гаметофиты обоеполые, мясистые, подземные или полуподземные, сапрофитные или полусапрофитные.

ПЛАЦЕ́НТА (лат. placenta, от греч. placús — лепёшка), 1) детское место, орган, осуществляющий связь между организмом матери и зародышем в период внутриутробного развития у нек-рых беспозвоночных и мн. хордовых, в т. ч. почти у всех млекопитающих. У позвоночных через П. зародыш получает кислород, а также питат. вещества из крови матери, выделяя в неё продукты распада и двуокись углерода. П. выполняет и барьерную функцию, активно регулируя поступление разл. веществ в зародыш. В ней синтезируются гормоны (хорионические гонадотропин и соматомаммотропин, релаксин и др.), ацетилхолин и др. вещества, воздействующие на организм матери. У млекопитающих П. образуется путём соединения хориона со стенкой матки. На ранних стадиях развития зародыша по всей поверхности хориона образуются выросты — т. н. первичные, а затем вторичные ворсинки, к-рые, разрастаясь, внедряются в образующиеся углубления слизистой оболочки матки (крипты). Во вторичные ворсинки обычно врастают кровеносные сосуды желточного мешка или аллантоиса. В зависимости от этого различают желточную и аллантоидную П. Желточная П. образуется у некоторых живородящих рыб (акул), земноводных и пресмыкающихся (у последних образуется и аллантоидная П.), а также у большинства сумчатых. У высших млекопитающих сначала функционирует желточная П.; через нек-рое время она заменяется аллантоидной. У крота, кролика, лошади, верблюда и др. функционирует П. обоих типов. П. живородящих беспозвоночных (нек-рых онихофор, сальп, двукрылых) ни по строению, ни по происхождению не сравнима с П. позвоночных. У онихофор П. формируется посредством срастания желточного мешка со стенкой матки, у сальп — при участии клеток фолликулярного эпителия, к-рые перемешиваются с зачатками органов и играют роль посредника между ними и организмом матери.

В зависимости от расположения ворсинок на хорионе и крипт на слизистой оболочке матки у млекопитающих различают неск. типов строения П. У нек-рых сумчатых, свиней, тапиров, китообразных, верблюдов, лошадей, бегемотов, лемуров, мн. жвачных П. наз. неотпадающей, т. к. при родах ворсинки хориона выходят из углублений слизистой оболочки матки, не повреждая её, без кровотечения. Отторжение П. у всех хищных, грызунов, нек-рых насекомоядных, летучих мышей и приматов при родах сопровождается отпадением части слизистой оболочки матки и кровотечением, поэтому её наз. отпадающей. Структура тканей П. зависит от стадии развития зародыша.

2) У цветковых растений П., или семяноид,— место заложения и прикрепления семяпочек в завязи.

ПЛАЦЕНТА́РНЫЕ, высшие звери (Eutheria, или Placentalia), инфракласс живородящих млекопитающих. Произошли, по-видимому, от потомков пантотериев, обособившись в самостоят. группу в верхнем мелу. Имеется настоящая плацента. Выводковая сумка отсутствует. Детёныши рождаются б. или м. развитыми и способны сосать молоко. Зубная система гетеродонтная, имеет 2 генерации — молочную и постоянную. Головной мозг с хорошо развитым вторичным мозговым сводом — неопаллиумом, обе половины к-рого соединены мозолистым телом. 28 отр., в т. ч. 17—18 совр.: насекомоядные, шерстокрылы, рукокрылые, приматы, неполнозубые, панголины, зайцеобразные, грызуны, китообразные, хищные, ластоногие, трубкозубые, хоботные, даманы, сирены, мозоленогие (выделяют не всегда), непарнокопытные и парнокопытные; в СССР — ныне 9. Благодаря высокой организации расселились по всей суше и Мировому ок. Образ жизни наземный, подземный, древесный и водный. Животноядные, растительноядные и смешанно питающиеся формы.

ПЛАЦЕНТА́ЦИЯ, способ размещения плацент и семяпочек (семязачатков) на плодолистиках в завязях цветковых растений. Осн. типы П.— поверхностная, или ламинальная (плаценты и соотв. семяпочки расположены на свободной внутр. поверхности плодолистика), к-рая считается наиб. примитивной (напр., группа Helobia из порядка водокрасовых), и субмаргинальная, или сутуральная (плаценты и семяпочки расположены вдоль швов, по к-рым срастаются плодолистики). Способ П. соответствует определённому типу гинецея.

«ПЛАЧ» РАСТЕ́НИЙ, выделение пасоки из срезанного или повреждённого стебля под действием корневого давления. У древесных растений проявляется при весеннем сокодвижении (напр., выделение берёзового сока), у травянистых — в течение всей вегетации. Максимум «П.» р. наблюдается в полуденные, минимум — в предутренние часы, длится от неск. суток до неск. месяцев. По «П.» р. судят о физиол. активности корней.

ПЛАЩЕНО́СНАЯ Я́ЩЕРИЦА (*Chlamydosaurus kingi*), ящерица сем. агам. Единств. вид рода. Дл. до 80 см. Окраска тёмно-серая или жёлто-бурая. Шею окружает широкая кожистая складка в виде подвижного воротника — «плаща» (отсюда назв.), диам. до 15 см. Защищаясь, П. я. поднимает воротник, широко раскрывает рот, шипит, приседает на задних ногах, бьёт хвостом. Может бегать на одних задних ногах, держа хвост на весу. Распространена в Австралии. Живёт на деревьях, для добычи пищи (беспозвоночные, мелкие пресмыкающиеся и млекопитающие) и для размножения спускается на землю. См. рис. 11 в табл. 42.

ПЛЁВЕЛ (*Lolium*), род однолетних, дву- или многолетних растений сем. злаков. Многоцветковые, сжатые с боков колоски собраны в двурядный колос. Ок. 10 видов, в СССР 7—9. Широко распространены в Европе, Ср. и Юго-Зап. Азии и Сев. Африке. Мн. виды интродуцированы или занесены в др. внетропич. страны. Многолетние виды обитают преим. на лугах, лесных полянах, в посевах разл. культур. П. многолетний, или райграс пастбищный (*L. perenne*), и П. многоцветковый, или райграс многоукосный (*L. multiflorum*), введены в культуру как кормовые и газонные растения. П. опьяняющий (*L. temulentum*), П. расставленный (*L. remotum*), П. персидский (*L. persicum*) — сорняки разл. культур. В зерновках П. опьяняющего, засоряющего преим. хлебные злаки, развивается гриб *Stromantinia temulenta*, вырабатывающий ядовитый алкалоид темулин. Поэтому употребление хлеба и корма с их примесью вызывает отравление людей и домашних животных.

ПЛЁВРА (от греч. pleurá — ребро, бок, сторона), серозная оболочка, выстилающая часть общей полости тела наземных позвоночных, в к-рой заключены лёгкие (париетальный листок П.), и переходящая на лёгкие (висцеральный листок П.). Б. или м. полно изолированная плевральная полость имеется у крокодилов, нек-рых черепах, варанов, птиц. У млекопитающих плевральные (грудные) полости полностью отграничены диафрагмой от брюшной полости и в париетальном листке П.

различают диафрагмальную, рёберную и средостенную части; полость П. заполнена серозной жидкостью, уменьшающей трение между листками П. при дыхании.

ПЛЕВРОКО́КК (*Pleurococcus*), род хлорококковых водорослей. Клетки шаровидные, одиночные или соединены группами, редко образуют короткие нити. Протопласт лишён видимых вакуолей, хлоропласт один. Размножение делением клеток. Вероятно, 1—2 вида. Распространён повсеместно, образует зелёный налёт на деревьях, скалах и почве; фикобионт лишайников. Способен переносить полное высыхание без образования цист.

ПЛЕЗИА́НТРОПЫ (от греч. plēsíos — близкий и ánthrōpos — человек), устаревшее название вымерших человекообразных обезьян. Известны по многочисл. костным остаткам (фрагменты черепов, рёбра, позвонки), найденным в Юж. Африке (в известковой пещере близ Йоханнесбурга). Геол. возраст находок — ранний плейстоцен. Первоначально считались родом (*Plesianthropus*), впоследствии были объединены в 1 вид австралопитеков — *Australopithecus africanus*.

ПЛЕЗИОЗА́ВРЫ (Plesiosauria), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. завроптеригий. Известны со среднего триаса до позднего мела Евразии, Африки, Австралии, Америки, на терр. СССР — в Поволжье, Подмосковье, на Украине, в Приуралье, Сибири. Достигли расцвета в юре, вымерли позже всех др. форм завроптеригий. Будучи одной из важнейших групп хищных пресмыкающихся, П. играли важную роль в биоценозах морей юры и мела. По образу жизни П. несколько напоминали ластоногих. Дл. от 1,5 до 16 м. 3 надсем.: плиозавры, пистозавриды (Pistosauroidea), плезиозавриды (Plesiosauroidea). Плезиозавриды имели длинную шею, небольшую голову и сравнительно короткие конечности; были рыбоядными хищниками прибрежной зоны морей. Характерный представитель — эласмозавр (*Elasmosaurus*) с шеей из 76 позвонков. Руководящие ископаемые мор. отложений триаса и мела. Наиб. богатые коллекции П. (св. 20 полных скелетов) — в музеях Великобритании. См. рис. в табл. 5А.

ПЛЕЙОМОРФИ́ЗМ, плеоморфизм (от греч. pléiōn — более многочисленный и morphḗ — форма, вид), наличие в жизненном цикле одного вида гриба разл. типов бесполого спороношения, возникающих в определённой последовательности. Напр., у ржавчинного гриба *Puccinia graminis* сложный жизненный цикл включает неск. типов спороношений и смену хозяев. При незнании связи между отд. типами спороношения каждый из них можно принять за самостоят. вид гриба. При наличии П. для определения систематич. положения гриба осн. значение имеет тип полового спороношения. П. известен у аскомицетов, базидиальных и нек-рых несовершенных грибов.

ПЛЕЙОТРОПИ́Я (от греч. pléiōn — более многочисленный и trópos — поворот, направление), множественное действие гена, способность гена воздействовать на неск. признаков. Явление П. обусловлено тем, что генотип представляет собой систему генов, взаимодействующих на уровне продуктов реакций, контролируемых ими. Практически каждый ген контролирует определённый этап метаболизма, а многоэтапность и разветвлённость метаболич. путей в клетке приводит к тому, что нарушение метаболизма на одном этапе (мутация в одном гене) неизбежно сказывается на последующих этапах, а следовательно, и на неск. элементарных признаках. Причиной П. может быть также участие продукта (напр., фермента) одного гена в неск. биохимич. реакциях. Примером плейотропного действия гена у человека может служить рецессивная мутация в гене, контролирующем синтез полипептидной цепи в молекуле гемоглобина. Она вызывает замену одного аминокислотного остатка в полипептидной цепи, изменение морфологии эритроцитов (серповидность), нарушения в сердечно-сосудистой, нервной, пищеварит. и выделит. системах. Гомозиготность по этой мутации приводит к гибели человека (в детском возрасте).

ПЛЕЙОХА́ЗИЙ (от греч. pléiōn — более многочисленный и chásis — разделение), простое цимозное соцветие, на гл. оси к-рого ниже верхушечного цветка развивается более двух осей второго порядка, перерастающих главную и также заканчивающихся цветками, к-рые раскрываются позднее. Простой П. (от гл. оси отходят только оси второго порядка) характерен для нек-рых видов лютика, сложный П. (от каждой оси второго порядка, в свою очередь, отходит неск. осей третьего порядка) — для бузины, молочая и др. Часто П. неправильно наз. зонтиком, метёлкой или щитком.

ПЛЕЙРИ́ТЫ (от греч. pleurá — ребро, бок, сторона), парные боковые склериты туловищного сегмента членистоногих. У насекомых между П. и тергитами средне- и заднегруди прикрепляются крылья, а под ними на всех грудных сегментах — ноги.

ПЛЕЙСТО́Н (от греч. pléusis — плавание, pléō — плыву), совокупность водных, гл. обр. животных организмов, держащихся на поверхности воды или полупогружённых. Наиб. разнообразны представители морского П. Для мн. плейстонных организмов характерно образование газовых резервуаров (напр., сифонофора *Physalia*) или выделение пенистых поплавков (актиния *Minyas*, моллюск *Janthina* и др.), другие используют как опору плёнку поверхностного натяжения (напр., голожаберный моллюск *Glaucus*). Из растит. организмов к П. могут быть отнесены, напр., плавающие саргассовые водоросли.

ПЛЕЙСТОЦЕ́Н, плейстоценовая эпоха (от греч. pléistos — самый многочисленный, наибольший и kainós — новый), первая эпоха антропогенового периода. Следует за плиоценом, предшествует голоцену. Начало по абс. исчислению — 1,8 млн. лет, конец — ок. 10 000 лет назад, длительность ок. 1,8 млн. лет. В П. продолжается начавшееся в плиоцене похолодание (почти 90% времени климат П. был холоднее современного), происходят последние великие оледенения в Сев. полушарии, чередующиеся с межледниковьями (при макс. оледенении поверхность ледников превосходила совр. в 3 раза, в Сев. полушарии — в 13 раз). В периоды оледенений уровень Мирового ок. понижался, а в межледниковья повышался на 85—120 м. Растит. мир П. по систематич. составу близок к совр., но расположение зональной растительности существенно отличалось от нынешнего (особенно в период оледенений). Происходили значит. изменения фауны, преим. на родовом и видовом уровне. Появились мамонт, волосатый носорог, северный олень, пещерный медведь и др. арктич. формы. В конце П. область распространения арктич. фауны резко сократилась. В Юж. полушарии заметных изменений фауны не происходило; в нек-рых местах она изменялась под влиянием деятельности человека, но элементы теплолюбивой фауны П. существуют на Ю. и до сих пор. В П. происходит эволюция рода *Homo* — от архантропа до неоантропов. Одновременно со становлением физич. типа человека шло развитие материальной культуры каменного века палеолита, начиная от самой примитивной до высокоразвитой культуры позднего палеолита с его прекрасными образцами изобразит. иск-ва. См. *Геохронологическая шкала*.

ПЛЕКТЕНХИ́МА (от греч. plektós — сплетённый и énchyma — наполняющее, налитое, здесь — ткань), ложная ткань грибов, образованная сплетением гиф. Клетки П. образуются делением гиф только в одном направлении, в отличие от настоящей ткани высших растений, клетки к-рой делятся во всех направлениях. Из П. формируются плодовые тела и нек-рые вегетативные образования грибов (напр., склероции), предназначенные для перенесения неблагоприятных условий. Микобионт лишайников также может быть представлен в виде П.

ПЛЕКТОМИЦЕ́ТЫ (Plectomycetiidae), группа наиб. низкоорганизованных грибов подкл. эуаскомицетов. Плодовые тела — клейстотеции, реже перитеции с неупорядоченным расположением прототуникатных асков. Освобождение аскоспор всегда пассивное вследствие разрушения плодовых тел. 3 порядка: эуроциевые грибы, онигеновые (Onygenales), микроасковые (Microascales); ок. 140 родов, 250 видов. Распространены широко. Большинство — сапротрофы в почве и на разл. субстратах растит. происхождения; нек-рые — паразиты высших растений, животных и человека.

ПЛЕРОЦЕРКО́ИД (от греч. plḗrēs — полный, законченный и kérkos — хвост), личинка нек-рых ленточных червей. Развивается из *процеркоида* в полости тела 2-го промежуточного хозяина (рыбы). Дл. обычно до 80 см (у ремнеца *Ligula intestinalis*). Тело состоит из головки (сколекса), иногда ввёрнутой внутрь, и туловища — зачаточной стробилы будущего червя. Превращается во взрослого червя в случае попадания в кишечник окончат. хозяина (человек, собака, кошка, для ремнецов — водоплавающие птицы). См. рис. 12 при ст. *Личинка*.

ПЛЕ́СНЕВЫЕ ГРИБЫ́, микроскопич. грибы, образующие характерные налёты (плесени) на поверхности органич. субстратов (пищ. продукты, бумага, кожа, текстиль и др.). Принадлежат к разл. систематич. группам: зигомицетам (мукор), несовершенным грибам (аспергилл, пеницилл, триходерма и др.). Для П. г. характерен обильно развивающийся возд. мицелий. Вызывают порчу продуктов, разрушают мн. пром. материалы. Широко распространены в почве, разрушают органич. остатки и участвуют в их минерализации. Некоторые вызывают болезни растений. Используются для получения ферментов, органич. к-т, антибиотиков, витаминов.

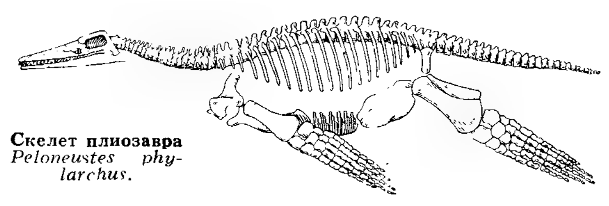
ПЛЕЧЕВО́Й ПО́ЯС, пояс передних конечностей (cingulum membri anterioris), часть скелета позвоночных, служащая для связи передних конечностей с туловищем. Первичный П. п. представлен хрящом и развивающимися в нём окостенениями и образует сочленение со скелетом свободной конечности; вторичный состоит из

покровных костей кожного происхождения и укрепляет первичный П. п., соединяя его с осевым скелетом и (у костных рыб) черепом. У рыб первичный П. п. образован спинным (лопаточным) и брюшным (коракоидным) отделами, а вторичный — парными ключицами, клейтрумами и 1—2 дополнит. костями, связывающими клейтрум с черепом. У костистых рыб первичный П. п. сильно редуцируется, вторичный же сильно развит. У наземных позвоночных с обособлением шеи П. п. утратил связь с черепом, клейтрум редуцировался. Помимо ключиц у нек-рых земноводных, пресмыкающихся, клоачных и млекопитающих во вторичном П. п. имеется ещё и непарная межключица, укрепляющая вентрально грудину и сочленяющаяся с обеими ключицами. Первичный П. п. у наземных позвоночных хорошо развит и представлен парными лопатками и 1—2 парами коракоидов. У пресмыкающихся и птиц коракоиды вентрально сочленены с грудиной, а последняя — через рёбра с позвоночником. Т. о., у них первичный П. п. непосредственно связан с осевым скелетом. У высших млекопитающих (сумчатые, плацентарные) первичный П. п. представлен лопатками (коракоиды редуцируются), а вторичный — ключицами, соединёнными одним концом с лопаткой, а вторым — друг с другом и с грудиной. У мн. плацентарных (напр., копытные, киты) ключицы редуцируются. См. рис. при ст. *Скелет*.

ПЛЕЧЕНО́ГИЕ, брахиоподы (Brachiopoda), класс беспозвоночных типа щупальцевых. Известны с начала кембрия, достигли расцвета в палеозое (господствовали в фауне бентоса). В мезозое они уступили место двустворчатым моллюскам. 2 класса: беззамковые (Ecardines, или Inarticulata), у к-рых отсутствует «замок» — особые выросты раковины, соединяющие её створки, с 2 ископаемыми и 3 ныне живущими отр., и замковые (Testicardines, или Articulata) с 8 ископаемыми и 2 совр. отр.; всего 280 совр. и ок. 10 тыс. ископаемых видов. Дл. совр. форм от неск. мм до 8 см. Тело заключено в известковую раковину, занимает лишь заднюю часть её; передняя часть, выстланная мантией, занята парой длинных выростов тела — «рук» лофофора со щупальцами, создающими постоянный приток воды, к-рый доставляет пищ. частицы и кислород. К субстрату прикрепляются стебельком или раковиной. Рот — у основания «рук». Кишечник петлеобразный, анус на правой стороне тела (у беззамковых П.) или слепо замкнут сзади (у замковых П.). Полость тела из 2 пар целомич. каналов лофофора и обширного туловищного целома. Кровеносная система с сердцем. Выделит. система — 1—2 пары целомодуктов. Нервная система из окологлоточного кольца и отходящих от него нервов. Мор. одиночные, преим. сидячие формы. Широко распространены на разл. глубинах. Большинство раздельнополы. Личинка замковых П. имеет головной, туловищный и стебельковый отделы; у беззамковых П. личинка по выходе из яйца уже заключена в раковину и напоминает взрослое животное. См. рис. 4 в табл. 32.

ПЛЕЧО́ (brachium), ближайший к туловищу отдел передней (у человека — верхней) конечности наземных позвоночных. Расположено между плечевым и локтевым суставами. Плечевая кость в суставах соединяется вверху с плечевым поясом, внизу — с костями предплечья; окружена продольно расположенными мышцами: спереди — двуглавой и плечевой, сзади — трёхглавой мышцей П. См. рис. при ст. *Скелет*.

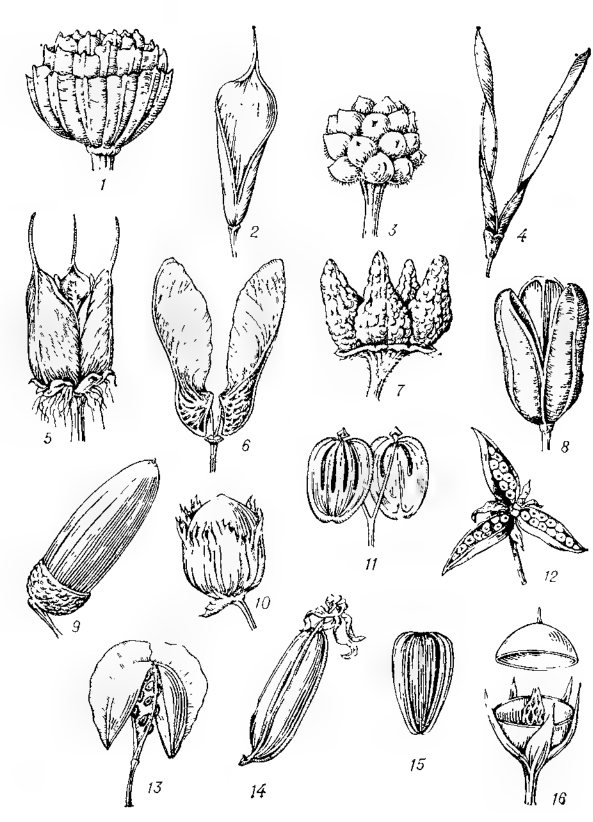
ПЛИОЗА́ВРЫ (Pliosauroidea), надсемейство пресмыкающихся подотр. плезиозавров. Многочисл. остатки известны из поздней юры и мела Америки и Европы, в СССР — Поволжья, Подмосковья, Приуралья. Дл. до 15 м. Для П. характерны крупная голова (дл. черепа до 4 м), недлинная шея (11—30 позвонков), сильные зубы. Большеголовые П. с длинными и мощными конечностями, приспособленными для быстрого и долгого плавания, были опаснейшими хищниками открытых морей. Представители сем. тринакромеров (Trinacromeriidae) хорошо ныряли, охотясь на глубине за крупными головоногими моллюсками. 5 семейств, более 20 родов. Руководящие ископаемые отложений мезозоя.


Скелет плиозавра *Peloneustes phylarchus.*

ПЛИОПИТЕ́КИ (*Pliopithecus*), род ископаемых человекообразных обезьян. Известны по фрагментам челюстей и зубам, обнаруженным в миоцене и нижнем плиоцене Зап. Европы, Азии, Африки (первая находка в 1937 в миоцене Франции). Предполагают, что П.— потомки проплиопитека и непосредств. предки совр. гиббонов.

ПЛИОЦЕ́Н, плиоценовая эпоха (от греч. pléiōn — более многочисленный и kainós — новый), вторая эпоха неогена. Следует за миоценом, предшествует плейстоцену. Начало по абс. исчислению 9 ± 3 млн. лет, конец — ок. 2 млн. лет назад, длительность ок. 7 млн. лет. В Сев. полушарии продолжалось постепенное изменение климата, становившегося более сухим и холодным. В конце П. возник Гренландский ледниковый щит и началось оледенение на континентах Сев. полушария. Расширилось оледенение Юж. полушария. Продолжались сильные изменения полузамкнутых бассейнов на Ю. СССР, начавшиеся ещё в миоцене. Растительность стала более холодостойкой, увеличилась площадь степных ассоциаций. До конца П. продолжала существовать *гиппарионовая фауна*, но постепенно её вытеснила новая, приспособленная к изменившимся условиям — появились настоящие лошади, слоны, эласмотерии, быки, бараны. В П. возникли австралопитековые, наиб. прогрессивные из к-рых на рубеже плейстоцена превратились в древнейших людей. См. *Геохронологическая шкала*.

ПЛОД (fetus), организм млекопитающих (кроме однопроходных) в период внутриутробного развития после закладки осн. органов и систем. В этот период происходит рост, увеличение объёма органов, прогрессивная дифференцировка их тканей, специализация функций, редуцируются нек-рые структуры (напр., первичная почка, аллантоис, желточный мешок). Обычно различают зародышевый, предплодный и плодный периоды развития, продолжительность к-рых варьирует у разл. животных. У сумчатых рождение происходит на стадии предплода, весь плодный период протекает в сумке матери. У мелких млекопитающих с короткой беременностью плодный период занимает неск. дней, у человека — с 9-й недели развития и до момента рождения. Возраст П. определяется по его длине (росту), массе, степени окостенения скелета, степени развития системы органов. См. также *Зародышевое развитие*.



Плоды. Апокарпные: *1* — многолистовка (купальница европейская); *2* — однолистовка (живокость полевая); *3* — многоорешек (чистяк весенний); *4* — боб (жёлтая акация); синкарпные: *5* — верхняя синкарпная коробочка (зверобой продырявленный); *6* — двукрылатка (клён татарский); *7* — ценобий (воробейник полевой); *8* — нижняя синкарпная коробочка (касатик сибирский); *9* — жёлудь (дуб черешчатый); *10* — орех (лещина обыкновенная); *11* — вислоплодник (борщевик сибирский), паракарпные: *12* — верхняя паракарпная коробочка (фиалка полевая); *13* — стручочек (ярутка полевая); *14* - нижняя паракарпная коробочка (ятрышник); *15* — семянка (подсолнечник); *16* — лизикарпная крыночка (очный цвет).

ПЛОД (fructus), орган размножения цветковых растений, развивающийся из цветка и заключающий семена. Функции П.— формирование, защита и распространение семян. Морфологич. основа П.— завязь (или завязи), но нередко в образовании П. участвуют и др. части цветка: околоцветник, цветоложе (земляника), гипантий (шиповник, яблоня), цветковые чешуи (злаки) и др. Разнообразие П. определяют их размеры, форма, окраска, консистенция околоплодника, способы вскрывания или распадения, разл. придатки (крыловидные, волосовидные, цепкие и т. п.). Структурные признаки плода чаще всего связаны со способом рассеивания семян. Различают П. сухие и сочные, многосемянные и односемянные. Сухие многосемянные вскрывающиеся — коробочка, листовка, боб, стручок; распадающиеся — вислоплодник, двукрылатка, членистый стручок; сухие односемянные — орех, жёлудь, зерновка, семянка. Сочные многосемянные — ягода, яблоко; односемянные — костянка. Совр. морфогенетич. классификации П. основаны на типе гинецея. Различают 2 осн. типа: апокарпный гинецей, образованный одним или мн. свободными, несросшимися плодолистиками, и ценокарпный, состоящий из 2 или неск. сросшихся плодолистиков. В ценокарпном гинецее выделяют 3 подтипа: синкарпный — дву- или многогнёздный с центрально угловой плацентацией, паракарпный — одногнёздный с постенной плацентацией и лизикарпный — также одногнёздный, но с центр. колончатой плацентой. Наиб. примитивным считают апокарпный П., а среди ценокарпных — синкарпный. Осн. тенденция эволюции гинецея и П.— уменьшение числа плодолистиков и семян. Апокарпные П., свойственные мн. магнолиевым, лютиковым, розовым и др., различаются по числу образующих их плодолистиков (и плодиков) и числу семян в каждом плодике. Многочисленные апокарпные П. с многосемянными плодиками — многолистовка (спиральная или циклическая); с односемянными — многоорешек и его разновидности (лютик, ветреница, гравилат, земляника), цинарродий (шиповник), многокостянка (малина). Одночленные многосемянные апокарпии — однолистовка (живокость), боб (сем. бобовых); односемянные — одноорешек, костянка (у некоторых розовых и др.). Ценокарпные плоды в соответствии с положением завязи могут быть верхними или нижними. Наиб. примитивным ценокарпным П. считают верх. синкарпную многолистовку (чернушка, канатник и др.). Во всех подтипах ценокарпных П. встречаются одноимённые конвергентные группы: верх. и ниж. коробочки, ягоды, костянки, но наряду с ними имеются и специализир. виды П., свойственные только одному подтипу. Среди верх. синкарпиев — геспередий, ценобий, двукрылатка, среди нижних — яблоко, гранат, вислоплодник, жёлудь. Специализир. паракарпные плоды — стручок, тыквина. Морфологич. эволюция П. шла в значит. степени сопряжённо с эволюцией разл. групп животных, питающихся плодами. Велико экономич. значение П.— ради них возделывается большинство культурных растений.

● Левина Р. Е., Плоды, Саратов, 1967; Плоды Земли, пер. с нем., М., 1979; Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А., Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод, Л., 1985 (в печати).

ПЛО́ДИК (fructiculus), часть многочленного апокарпного плода. В зависимости от типа плода (многолистовка у лютика, многоорешек — у земляники, многокостянка у малины) их П.— листовка, костяночка, орешек. Иногда П. неправильно наз. мелкие ценокарпные плоды или части распадающихся плодов.

ПЛОДОВИ́ТОСТЬ, эволюционно сложившаяся способность животных приносить свойств. каждому виду приплод, в норм. условиях компенсирующий естеств. смертность. У разных групп животных П. очень различна, особенно у видов с разными способами размножения. Животные с большой продолжительностью жизни и высокой степенью заботы о потомстве приносят в выводке 1—2 детёнышей (часто не каждый год); недолговечные животные (напр., мелкие грызуны) могут размножаться неск. раз в год, принося в помёте 10—15 детёнышей. Нек рые насекомые откладывают до неск. сотен тыс. и даже миллионов (нек-рые термиты) яиц, луна-рыба мечет сразу до 300 млн. икринок, совершенно не проявляя заботы о потомстве. П. как степень лёгкости и быстроты размножения меняется с возрастом, закономерно колеблется по сезонам (у видов с повторным размножением) и в разные годы в зависимости от степени обеспеченности животных пищей, а также от климатич. условий, плотности популяций и др. факторов. Повышение П. (величины приплода) с.-х. животных— одна из осн. проблем животноводства. При длительном близкородственном разведении П. снижается (иногда до полного бесплодия). Частичная или полная потеря П. у потомства часто наблюдается при отдалённой гибридизации.

ПЛОДО́ВОЕ ТЕ́ЛО, вместилище спороносных органов большинства сумчатых и базидиальных грибов, образованное сплетением мицелиальных гиф; обычно составляет видимую часть гриба. Служит для защиты спор и их распространения. П. т. аскомицетов — клейстотеции, перитеции и апотеции. У базидиальных грибов П. т. плёнчатые, распростёртые по субстрату, копытовидные (трутовики), булавовидные, коралловидные (рогатики), зонтиковидные, в виде шляпки на ножке (шляпочные), шаровидные или грушевидные (дождевики). У др. грибов различают гимнокарпные П. т.— с открытым гимением, гемиангиокарпные — полузакрытые, и ангиокарпные — полностью закрытые. Споры развиваются на поверхности П. т. (напр., на пластинках — у сыроежек, в трубочках у боровика) или внутри П. т. (напр., у дождевиков). Низшие грибы, нек-рые сумчатые (напр., дрожжи), нек-рые базидиальные (головнёвые, ржавчинные) и все несовершенные грибы П. т. не имеют. Форма, размеры, консистенция и окраска П. т.— систематич. признаки у грибов.

ПЛОДО́ВЫЕ МУ́ШКИ (Drosophilidae), сем. круглошовных короткоусых. Дл. 1—4 мм. Ок. 2000 видов. Распространены широко. В СССР — ок. 400 видов. Личинки обитают в разлагающихся грибах, фруктах, овощах и т. п. Мухи могут переносить возбудителей заболеваний растений. Дрозофилы — лабораторные животные.

ПЛОДОЖО́РКИ, общее название ряда видов бабочек в осн. сем. листовёрток, гусеницы к-рых развиваются в плодах растений (карпофаги). Большинство П. относится к трибе Laspeyresiini, в к-рой встречаются не только карпофаги, но и виды, живущие под корой деревьев, в побегах, на корнях травянистых растений и т. д. Обычны: яблонная (*Laspeyresia pomonella*), грушевая (*L. pyrivora*), сливовая (*Grapholitha funebrana*), восточная (*G. molesta*) — карантинный вредитель мн. розовых, а также гороховые, дубовые и др. П. Нек-рые П. относятся к трибе Cochylini. В прикладной энтомологии нередко П. наз. также отд. виды огнёвок, ведущих аналогичный образ жизни, а иногда и нек-рых др. бабочек. В таком понимании П. не систематическая группа, а своеобразная жизненная форма.

● Данилевский А. С., Кузнецов В. И., Листовертки Tortricidae. Триба плодожорки Laspeyresiini, Л., 1969 (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые, т. 5, в. 1. Нов. сер., № 98).

ПЛОДОЛИ́СТИК (carpellum), репродуктивная часть цветка, производящая семяпочки (семязачатки). П.— один или несколько — составляет жен. часть цветка— гинецей. Считают, что П. листового происхождения, но гомологичен не вегетативному листу, а *мегаспорофиллу*. Наиб. примитивные П. (у одного из видов дегенерии и у тасмании из сем. винтеровых) состоят из короткой ножки (гиноподий) и тонкой, сложенной вдоль ср. жилки пластинки, внутри к-рой между жилками сидят семяпочки. Края пластинки не полностью сомкнуты и покрыты железистыми волосками (рыльцевая часть), к-рые защищают вход в полость П. от насекомых, а также воспринимают пыльцу и способствуют своими выделениями её прорастанию. В процессе эволюции образуется типичное рыльце, локализованное в верх. части П., и столбик (стилодий), приподнимающий рыльце над завязью. Замкнутый П. или сросшиеся между собой неск. П. наз. пестиком.

ПЛО́ИДНОСТЬ (от греч. -plóos — -кратный и éidos — вид), число наборов хромосом, содержащихся в клетке или во всех клетках многоклеточного организма; характерно для всех особей данного вида. Организмы или клетки, имеющие 1 полный набор хромосом (миним. уровень П.), наз. гаплоидными ($n = 1$). Гаплоидны, как правило, половые клетки, и гаметофиты мхов, папоротников, макросферич. фораминиферы и др. Для большинства эукариот норм. уровень П. соматич. клеток равен 2 (диплоидность), однако для ряда видов характерен более высокий уровень П.— *полиплоидия*. Организмы, у к-рых вегетативная стадия жизненного цикла гаплоидная, а диплоидная стадия ограничена только зиготой, наз. гаплобионтами. Организмы, вегетативная стадия к-рых диплоидна, а гаплоидная стадия представлена только гаметами, наз. диплобионтами. Виды с гаплоидной и диплоидной вегетативной стадиями наз. гаплодиплобионтами. Смена уровня П. характерна для видов с половым процессом: слияние гамет одинаковой П. даёт зиготу, П. к-рой в 2 раза выше; при образовании гамет после мейоза П. снижается в 2 раза. Многоклеточные организмы могут иметь клетки разного уровня П. Напр., клетки эндосперма растений триплоидны при диплоидности клеток большинства остальных тканей. Увеличение уровня П. в норме встречается в клетках нек-рых органов человека (напр., в печени) и животных, а в двухъядерной клетке инфузорий имеется диплоидный микронуклеус и макронуклеус очень высокого уровня П.

ПЛО́СКИЕ ЧЕ́РВИ (Plathelminthes), тип низших червей. Тело двусторонне симметричное, удлинённое, часто уплощённое в спинно-брюшном направлении. Дл. от 0,2 мм до 18 м. Покровы тела у свободноживущих П. ч. образованы ресничным

эпителием, у паразитических — безъядерным слоем (тегументом) погружённого эпителия. Паразитические П. ч. обычно имеют органы прикрепления (присоски, присасыват. лопасти, клапаны, крючья), расположенные на переднем или заднем конце тела. Рот на брюшной стороне тела или спереди. Имеется б. или м. сложная глотка. Кишечник простой или разветвлённый, без анального отверстия; иногда кишечника нет. У примитивных бескишечных турбеллярий пища переваривается в пищеварит. паренхиме, а у ленточных червей (цестод) и нек рых других питат. вещества всасываются всей поверхностью тела. Органы выделения — протонефридии. Кровеносной и дыхат. систем нет. Нервная система состоит из головных ганглиев, кольцевых комиссур и парных продольных стволов, соединённых перемычками. К П. ч. относятся свободноживущие формы — классы ксенотурбеллид, ресничных червей и паразитические — классы аспидогастрей, трематод, моногеней, гирокотилид, амфилинид и цестод, всего ок. 12 500 видов. Гермафродиты со сложной половой системой, нек-рые раздельнополы. Для многих характерен сложный жизненный цикл. Среди П. ч. много опасных паразитов человека и животных.

ПЛОСКОТЕ́ЛКИ, 1) семейство (Cucujidae) жуков подотр. разноядных. Дл. обычно 1—6 мм, у тропич. видов до 30 мм. Тело сверху сильно уплощённое. Ок. 1100 видов, распространены широко; в СССР — ок. 80 видов. Жуки и личинки — обычно хищники, реже всеядны. Обитают под корой, в сухой древесине, реже в растит. опаде или муравейниках, поедают личинок др. насекомых. Нек-рые живут в муке, крупах, сухих фруктах. Повсеместно встречаются суринамский мукоед (*Oryzaephilus surinamensis*), дл. 2,5—3,5 мм, бурый, с зубцами по краям груди, и рыжий мукоед (*Laemophloeus ferrugineus*), дл. 1,5—2 мм. Рис. 30 в табл. 28. 2) Семейство (Tenuipalpidae) растительноядных клещей отр. акариформных подотр. тромбидиформных. Близки к *паутинным клещам*.

ПЛОТВЫ́ (*Rútilus*), род рыб сем. карповых. Пресноводные и полупроходные формы. Дл. до 72 см, масса от 200 г до 8 кг. Ок. 10 видов, в пресных и солоноватых водах Евразии и Сев. Америки. В СССР — 2 вида: обыкновенная П. (*R. rutilus*) с 2 подвидами (воблой и таранью) и вырезуб с подвидом кутум. Обыкновенная П. обитает в Европ. части СССР и в Сибири. Дл. обычно до 30 см, иногда более, масса 200—800 г. Стайная рыба. Образует жилые и полупроходные формы. Половая зрелость в 3—5 лет. Нерест в апреле — мае. Икру откладывает на растения. Плодовитость 2,5—100 тыс. икринок. Питается планктоном и бентосом. Объект местного промысла и спорт. лова. См. рис. 20 в табл. 33.

ПЛОТОЯ́ДНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ, питаются мясом теплокровных животных. Обладают специфич. набором пищеварит. ферментов. К П. ж. относятся крокодилы, мн. змеи, мн. хищные птицы и хищные млекопитающие. См. *Зоофаги*.

ПЛОТОЯ́ДНЫЕ ЖУКИ́ (Adephaga), подотряд жесткокрылых. Длинные тазики задних ног прикрывают почти весь первый брюшной сегмент, а расчленённая наруж. лопасть ниж. челюсти имеет вид щупика (поэтому щупиков как бы 3 пары). Преим. хищные формы, нек-рые виды вторично перешли к питанию растениями. До 10 сем., в т. ч. вертячки, жужелицы, плавунцы, плавунчики.

ПЛОЩИ́ЦА, лобковая вошь (*Phthirus pubis*), насекомое отр. вшей, специфич. паразит человека. Дл. 1—1,5 мм. Обитает в волосах лобка, подмышек, в бороде, бровях, ресницах; к волосам прикрепляется цепкими коготками. Ползает боком. Откладывает за жизнь до 50 яиц (гнид). Развивается 5—8 сут. См. рис. при ст. *Вши*.

ПЛУ́ТЕУС (от лат. pluteus — щит), свободноплавающая личинка мор. ежей (*эхиноплутеус*) и офиур (*офиоплутеус*).

ПЛЮМБА́ГОВЫЕ, свинчатковые, порядок (Plumbaginales) двудольных растений и его единств. семейство (Plumbaginaceae). Имеют, вероятно, общее происхождение с гвоздичными. Многолетние (редко однолетние) травы, полукустарники, кустарнички (иногда подушковидные), иногда кустарники и лианы. Листья очередные, часто цельные. Цветки обычно мелкие, обоеполые, в колосках, собранных в головчатые и метельчатые соцветия. Плод сухой, односемянный, б. ч. окружённый чашечкой. Семена с крупным зародышем и обычно с эндоспермом. У нек-рых родов (кермек, акантолимон, армерия и др.) диморфные пыльцевые зёрна и рыльца, а также гетеростилия, что обеспечивает перекрёстное опыление. Ок. 600 видов (ок. 20 родов), почти по всему земному шару, но гл. обр. в Средиземноморье, Зап., Ср. и Центр. Азии. В СССР ок. 170 видов (14 родов, в т. ч. кермек, акантолимон, армерия), гл. обр. в юж. р-нах; растут б. ч. по сухим горным склонам, часто на засолённых субстратах (галофиты). Мн. виды разводят как декоративные. Из П. иногда выделяют сем. кермековых (Limoniaceae).

Плюмбаговые: *1* — акантолимон прицветниковый (*Acantholimon bracteatum*), часть подушки и цветонос с соцветием; *2* — кермек обыкновенный (*Limonium vulgare*), *2а* — чашечка; *3* — армерия приморская (*Armeria maritima*), *3а* — часть соцветия, двухцветковый колосок; *4* — плюмбаго европейский (*Plumbago europea*), *4а* — цветок.

ПЛЮ́МУЛА (от лат. plumula — пёрышко), почечка, первая почка зародышевого побега в семени.

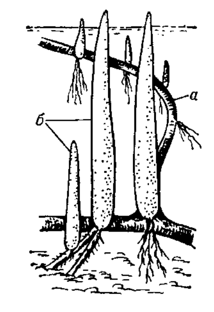
ПЛЮ́СНА (metatarsus), средний отдел стопы наземных позвоночных. Обычно состоит из удлинённых трубчатых косточек — метатарзалий, проксимально связанных с костями предплюсны, а дистально — с фалангами пальцев. Число метатарзалий соответствует числу пальцев. У хищных динозавров, птиц и копытных происходит удлинение П. со сращением метатарзалий (цевка птиц). См. рис. при ст. *Стопа*.

ПЛЮЩ (*Hedera*), род растений сем. аралиевых. Вечнозелёные древесные лианы с возд. корнями-присосками на стеблях. Листья цельные или 3—5-лопастные. Цветки мелкие, в шаровидных зонтиках, одиночных или собранных в метёлки. 15 видов (по др. данным, 6), в горно-лесных р нах Средиземноморья (до Кавказа), в Европе и в Юго Вост. Азии. В СССР 4—5 видов, на Ю. Европ. части и Кавказе; наиб. известны П. колхидский (*H. colchica*) и П. обыкновенный (*H. helix*). Растут в лесах, на каменистых местах, поднимаясь на значит. высоту по деревьям и нередко вызывая их гибель. Цветут осенью, опыляются в осн. мухами и осами. Осенние медоносы. Издавна используются для пристенного озеленения, как комнатные и оранжерейные растения. Реликт гирканской флоры П. Пастухова (*H. pastuchowii*) — в Красной книге СССР. См. рис. 1 при ст. *Аралиевые* и рис. 4 при ст. *Лианы*.

ПНЕВМАТОФО́Р (от греч. pnéuma, род. падеж pnéumatos — дыхание, воздух и phorós — несущий), орган гидростатич. равновесия (плават. пузырь) у сифонофор; удерживает колонию в верх. слоях воды. Обычно разделён на верх. воздухоносный отдел и ниж. железистый, клетки к-рого выделяют газ, близкий по составу к воздуху. При заполненном газом П. колония держится у поверхности воды, при сжатом П.— погружается глубже в воду. У нек-рых сифонофор П. выступает над поверхностью воды и служит парусом. См. рис. 1 при ст. *Сифонофоры*.

ПНЕВМАТОФО́РЫ, надземные дыхательные корни растений, растущие вверх (аэротропизм и отрицат. геотропизм). Служат для снабжения подземных органов кислородом у растений, обитающих на

заболоченных почвах и по мор. побережьям (в приливной полосе). Ива ломкая, напр., растущая на заболоченной почве, образует П. в виде торчащей вверх щётки красноватых корней. П. имеются у болотного кипариса (если он растёт на сухой почве, П. не образуются), жюссиеи корневой (*Jussieua repens*), соннерации белой (*Sonneratia alba*) и нек-рых др. деревьев, образующих мангры. П. наз. также крупные воздухоносные полости в талломе нек-рых плавающих водорослей (напр., фукуса).



Пневматофоры жюссиев корневой: *а* — стебель; *б* — пневматофоры.

ПНЕВМОКО́КК (от греч. pnéumōn — лёгкие и *кокки*) (*Streptococcus pneumoniae*), бактерия рода стрептококков. Клетки (диам. 0.5—1,25 мкм) часто парные, сферич. или овальные, неподвижны, грамположительны, аэробы, гетеротрофы, серологически неоднородны; мало устойчивы к воздействиям внеш. среды, обладают факторами патогенности — капсулой и др. Возбудитель крупозной пневмонии и др. воспалит. заболеваний органов дыхания.

ПОБЕ́Г (cormus), один из осн. органов высших растений, состоящий из оси — стебля — и отходящих от него листьев и почек (репродуктивный П. несёт и органы размножения — спорангии, стробилы, цветки). Система П. вместе с корневой системой составляет тело плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных и семенных растений. П. возникли как приспособление к наземному образу жизни в результате преобразования системы безлистных цилиндрич. органов — теломов— у риниофитов. П.— единый орган: листья и стебли формируются из общего массива меристемы (конуса нарастания П.) и обладают единой проводящей системой. Возникновение П. (т. е. листостебельности) — крупнейший ароморфоз в истории растит. мира на Земле. Благодаря плоской форме листьев резко возросла фотосинтезирующая поверхность; связанное с этим увеличение транспирации способствовало развитию настоящих корней как совершенных органов поглощения воды и минер. солей. Структурный элемент (метамер) П.— узел с отходящим от него листом (или мутовкой листьев) и нижележащее междоузлие, а также почка, у цветковых обычно расположенная в пазухе листа. Почка — зачаточный П. Метамеры, последовательно образуемые верхушкой (апексом) П., закономерно изменяются от его основания к верхушке (по длине и толщине междоузлий, размерам и формам листьев и почек).

У однолетних растений П. живут 1 сезон, у многолетних — наименее долговечны листья; стебли или их части, несущие почки возобновления, обеспечивают многолетнее существование особи. П., вырастающий из почки за 1 период роста (у растений, вегетац. цикл к-рых состоит из неск. периодов роста, разделённых короткими периодами покоя), наз. элементарным, а в течение года — годичным. В умеренном климате большинство древесных растений имеет лишь 1 прирост в год (элементарный П. совпадает с годичным), но у дуба, напр., нередко в середине лета наблюдается 2-й прирост — образование т. н. ивановых П. (годичный П. состоит из 2 элементарных). У видов цитруса, чайного куста, мн. тропич. деревьев от 3 до 7 элементарных П. в год. П. могут расти вертикально вверх (как исключение — вниз) — т. н. ортотропные, горизонтально или наклонно — плагиотропные, у нек-рых травянистых растений П. растут вначале горизонтально, затем изгибаются и переходят в ортотропное положение — анизотропные П.

Развитие П. многолетних трав обычно завершается, как и у однолетних, формированием соцветий и цветков. Однако после плодоношения их П. не отмирают полностью, базальные участки с почками возобновления сохраняются. Цикл развития такого монокарпического П. от раскрытия почки до плодоношения может длиться 1 вегетац. период (моноциклич. П.), 2 года (дициклич. П.), 3 и более лет (три- и полициклич. П.). Нередко П. или его части претерпевают глубокую специализацию и метаморфоз, напр. подземные П., выполняющие функции запасания, возобновления, вегетативного размножения, приобретают вид корневищ, луковиц, клубней и др.; листья или стебли надземных П., выполняющие функции защиты, преобразуются в колючки, функции лазания — в усики и т. д. К числу метаморфозов спороносного П. относят и образование цветка как органа семенного размножения. Многообразие типов П., определяющее жизненные формы растений, возникло в процессе длительной эволюции как приспособление к разнообразию условий их жизни, а у культурных растений — и под воздействием человека.

● Серебряков И. Г., Морфология вегетативных органов высших растений, М., 1952; Мейер К. И., Морфогенез высших растений, М., 1958.

ПОБЕГОВЬЮНЫ́, общее название неск. родов бабочек сем. листовёрток (ранее объединялись в род *Evetria*). Распространены в хвойных и смешанных лесах Евразии и особенно Сев. Америки; в СССР — ок. 20 видов. Гусеницы развиваются у большинства видов на сосне. Зимующий П. (*Rhyacionia buoliana*) и летний П. (*R. duplana*) повреждают побеги, вызывая их искривление (отсюда назв.), почковый П. (*Blastesthia turionana*) выедает почки, П.-смолёвщик (*Petrova resinella*) устраивает на веточках смоляные жилища, напоминающие галлы. Гусеницы нек-рых видов живут в шишках хвойных.

ПОВЕДЕ́НИЕ, способность животных изменять свои действия, реагировать на воздействие внутр. и внеш. факторов. П. включает процессы, при помощи к-рых животное ощущает внеш. мир и состояние своего тела и реагирует на них. П. рассматривают в разл. взаимосвязанных аспектах, важнейшими из к-рых являются экологические, эволюционные, физиологические и психологические.

П. одноклеточных организмов складывается в осн. из автоматич. перемещений в сторону раздражителя или от него (положит. и отрицат. тропизмы и таксисы), причём раздражителями могут быть сила тяжести, свет, химич. компоненты среды, темп-ра и т. п. Уже эти элементарные формы П. требуют механизмов прямой и обратной связи между рецепторами клетки и её двигат. системами (реснички, жгутики). В П. простейших обнаружены зачатки индивидуальной приспособляемости — привыкание к стимулу, способность выбора между пищ. и непищ. объектами и др.

У многоклеточных с повышением их организации всё более важное место в П. занимают индивидуально приобретённые компоненты, обусловленные разл. формами *обучения*. При этом генетически обусловленное (инстинктивное) П., специфичное для каждого вида, образует основу П. особи. Индивидуально приобретённые компоненты П. обеспечивают реализацию врождённой стратегии и создают возможность для импровизаций в случае неожиданных изменений во внеш. условиях. Накопление индивидуального опыта обеспечивает т. н. опережающее отражение действительности, получившее макс. развитие у высших позвоночных и проявляющееся в способности экстраполировать прежний опыт на новые ситуации. У человека в основе П. лежит уникальная способность к планированию будущих действий и использование языка (языковое П.) для фиксации долговрем. планов и для передачи их от поколения к поколению.

В индивидуальном П. условно выделяют повседневное П. (самосохранительное, пищевое, комфортное, исследовательское и др.), способствующее поддержанию жизнедеятельности, и сигнальное П., обеспечивающее общение особи с себе подобными (см. *Биокоммуникация*). Систему взаимодействий между особями в популяции принято наз. социальным П. Позитивные взаимодействия способствуют образованию группировок, важной (но далеко не единственной) функцией к-рых является обеспечение встречи половых партнёров и спаривания (половое П.). Если родители проявляют *заботу о потомстве* (родительское П.), образуется семейная группа или семья. Негативные взаимодействия (*агрессивное поведение*, *агонистическое поведение*) способствуют рассредоточению особей, а у видов, ведущих групповой образ жизни, ограничивают число особей в группе (см. *Иерархия*).

Разл. типы П. взаимообусловлены и тесно переплетаются друг с другом. Система целостного П. особи организована по иерархич. принципу: низшие уровни организации представлены элементарными действиями, высшие — сложными последовательностями (ансамблями) относительно простых действий. Реализация ансамбля П. определяется совместным влиянием на организм внутр. и внеш. факторов. Напр., общая схема движения конечностей при передвижении насекомых задаётся эндогенной программой генерации нервных импульсов, тогда как сигналы извне, поступающие через рецепторные системы, регулируют адекватность выполнения действий в данных конкретных условиях (преодоление препятствий, коррекция силы ветра и т. п.). Готовность особи к реализации тех или иных программ П. подчиняется эндогенным ритмам (см. *Биологические ритмы*).

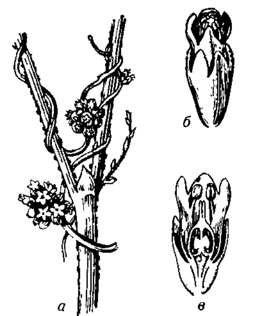
Стремление животного к выполнению той или иной поведенч. программы определяется психофизиол. механизмами мотиваций, имеющими сложную нейро-гормональную природу. Мотивация приводит к развитию целенаправленного (аппетентного) П., выражающегося в активном поиске соответствующего ей внеш. стимула (пища, гнездовой материал, половой партнёр и т. д.). Будучи найден, такой стимул играет роль пускового механизма (триггера), обеспечивающего выполнение заключит. поведенч. акта (питание,

гнездостроение, спаривание). При отсутствии искомого стимула возможна реакция «вхолостую» (напр., спаривание с неодушевлённым объектом, с особью др. вида и т. д.). Мн. сложные ансамбли П. разворачиваются во времени по типу цепных реакций. Выпадение того или иного звена цепи приводит к неадекватному П. Особи, не сумевшие приступить к размножению или утратившие потомство, пытаются отобрать детёнышей у др. родителей, а затем нередко бросают приёмыша, обрекая его на гибель (у пингвинов, чаек, нек-рых обезьян). Врождённые автоматизмы, преобладающие в раннем возрасте, в процессе онтогенеза обогащаются индивидуально приобретённым опытом, за счёт чего П. становится более гибким и приспособительным. У видов, не проявляющих заботы о потомстве, молодняк появляется с готовой на все случаи жизни программой П., к-рая может быть весьма сложной. Напр., у мн. одиночных ос самка находит определённый вид жертвы, парализует её, переносит в заранее выкопанную норку, откладывает яйцо на определённую точку тела жертвы и замуровывает норку. Ещё более сложны программы, свойственные нек-рым головоногим моллюскам, ракообразным, общественным насекомым. Напр., у самца нек-рых осьминогов одно из щупалец, захватив с собой запас спермы, заключённый в сперматофоре, отрывается от тела и уплывает на поиски самки; нек-рые крабы маскируют себя с помощью губки, к рую краб обрезает клешнями по размеру своего тела, переворачивает вогнутой стороной кверху, ложится спиной в это углубление, а затем переворачивается на ноги с губкой на спине. Эволюц. становление таких поведенч. адаптаций во многом ещё неясно.

П. животных служит предметом изучения мн. науч. направлений: нейрофизиологии, бихевиоризма, зоопсихологии, этологии, социобиологии, генетики поведения и др. С 70-х гг. 20 в. усиливается тенденция к синтезу разных подходов в стремлении создать общую теорию П.

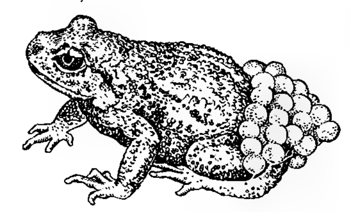
● Тинберген Н., Поведение животных, пер. с англ., М., 1969; Шовен Р., Поведение животных, пер. с франц., М., 1972; Хайнд Р., Поведение животных, пер. с англ., М., 1975; Крушинский Л. В., Биологические основы рассудочной деятельности, М., 1977; Кэндел Э. Р., Клеточные основы поведения, пер. с англ., М., 1980; Дьюсбери Д., Поведение животных. Сравнительные аспекты, пер. с англ., М., 1981; Меннинг О., Поведение животных, пер. с англ., М., 1982; Панов Е. Н., Поведение животных и этологическая структура популяций, М., 1983; Эрман Л., Парсонс П., Генетика поведения и эволюция, пер. с англ., М., 1984; Физиология поведения: общие закономерности, Л., 1986 (Руководство по физиологии).

ПОВИЛИ́КА, кускута (*Cuscuta*), единств. род растений сем. повиликовых (Cuscutaceae) порядка синюховых. Однолетние, иногда перезимовывающие травы, с листьями, редуцированными до мелких чешуек. Паразиты: нитевидные или шнуровидные стебли П. обвиваются вокруг растения-хозяина и образуют глубоко внедряющиеся в его ткани присоски (гаустории). Цветки мелкие, собраны в густые соцветия (головчатое, кисть, колос). Размножаются гл. обр. семенами (на одном растении от 3 до 30 тыс.). Ок. 170 видов, от тропиков до умеренных поясов; в СССР — св. 35 видов. Обычны П. полевая (*C. campestris*), П. льняная (*C. epilinum*), П. клеверная (*C. trifolii*, или *C. epithymum*) и др. П.— карантинный сорняк. Нарушая обмен веществ у растений-хозяев, П. задерживает их рост и развитие, нередко вызывает гибель.



Повилика: *а* — цветущее растение на хмеле; *б* — цветок; *в* — он же в продольном разрезе.

ПОВИТУ́ХИ, жабы-повитухи (*Alytes*), род бесхвостых земноводных сем. круглоязычных. Дл. до 5 см. Кожа бородавчатая, пепельно-серая, продольный ряд бородавок, идущий от глаза к бедру, иногда ярко-красный. 2 вида, в Зап. Европе. Обыкновенная П. (*A. obstetricans*) — в Ср. Европе и вост. части Пиренейского п-ова, иберийская П. (*A. cistetrnasii*) — в зап. части Испании и в Португалии. Обитают в холмистых и гористых местностях (в горах до 2400 м), часто встречаются в старых каменоломнях. Зарываются в почву, прокладывая нередко длинные ходы. Питаются беспозвоночными, насекомых ловят в воздухе, а не собирают на земле как др. жабы. Активны ночью. Спячка, откладка яиц и оплодотворение происходит на суше. Своеобразна забота о потомстве: самка вымётывает икру 2 слизистыми шнурами дл. до 1,5 м (в каждом до 50—75 яиц), к-рые самец наматывает себе на бёдра, как бы принимая их от самки (отсюда назв.), и носит на себе; к моменту вылупления личинок (через 3—7 нед.) самец уходит в водоём, где личинки выходят в воду и развиваются, иногда более 2 лет.


Самец обыкновенной повитухи с кладкой яиц.

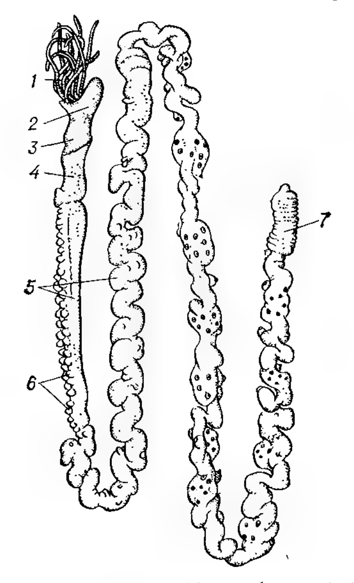
ПОВО́Й, калистегия (*Calystegia*), род корневищных многолетних вьющихся или полегающих трав сем. вьюнковых. Цветки одиночные, в пазухах листьев. Ок. 25 видов, гл. обр. в умеренном поясе обоих полушарий; в СССР — 5 видов. П. сольданеллевый (*C. soldanella*) — космополит мор. побережий. П. заборный (*C. sepium*) повсеместно встречается в зарослях кустарников; опыляется бабочками из сем. бражников. В Китае его корневище используется как овощ. Нек-рые виды П. разводят как декоративные.

ПОГАНКООБРА́ЗНЫЕ (Podicipediformes), отряд водных птиц. Дл. 22—60 см. Приспособлены к плаванию и нырянию: оперение плотное, хвост недоразвит, ноги сдвинуты к концу тела (на суше передвигаются с трудом), цевки и когти плоские, каждый палец имеет плавательные лопасти. Крылья относительно короткие, полёт быстрый, взлёт после разбега по воде. 1 сем., 4—6 родов, ок. 20 видов. Распространены повсеместно, кроме полярных областей и нек-рых океанич. о-вов. В СССР — 5 видов: чомга, серощёкая поганка (*Podiceps griseigena*) и др. Селятся гл. обр. на пресных озёрах. Из сев. частей ареала на зиму отлетают к Ю., часто зимуют в прибрежных водах Чёрного и Каспийского морей. Гнёзда на мелководье или плавучие. Моногамы. В кладке 2—8 яиц. Насиживают самка и самец. Птенцы выводкового типа; часто забираются на спину или под крылья родителей. Пища — мелкая рыба, водные беспозвоночные. Заглатывают собств. перья, дают их птенцам (комок из перьев в желудке, видимо, способствует пищеварению). Являются биол. индикатором степени загрязнения пресных водоёмов пестицидами и тяжёлыми металлами. 5 видов в Красной книге МСОП.

Черношейнвя поганка (*Podiceps nigricollis*); отдельно — лапа.

● Птицы СССР. История изучения. Гагары. Поганки. Трубконосые, М., 1982.

ПОГОНОФО́РЫ (Pogonophora), тип беспозвоночных животных. Установлен в сер. 20 в. (первый представитель описан в 1914). Тело нитевидное, дл. от неск. см до 1,5 м, заключено в длинную хитиновую трубку, открытую с обоих концов. Состоит из 4 отделов; первый несёт головную лопасть и щупальца; второй у большинства снабжён «уздечкой» (из пары кутикулярных килей) для опоры на край трубки; третий — длинный, с прикре-

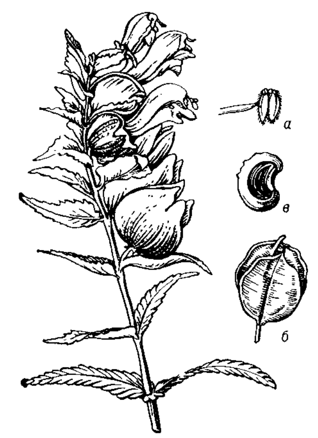


Самец погонофоры *Choanophorus indicus*: 1 — щупальца; 2 — головная лопасть; 3 — первый отдел тела; 4 — второй отдел тела; 5 — третий отдел тела; 6 — чувствительные папиллы; 7 — задний (щетинконосный) отдел тела.

пит. сосочками и пластинками; задний — щетинконосный, разделён внутр. перегородками на сегменты. Вторичная полость тела (целом) образуется энтероцельным способом. Пищеварит. система отсутствует (питание происходит гл. обр. за счёт органич. вещества, синтезируемого автотрофными серными бактериями, живущими в полости тела). Органы выделения — пеломодукты, открываются в целом первого сегмента. Дыхание осуществляется щупальцами. Кровеносная система замкнутая, с брюшным сердцем, имеющим перикард. Нервная система состоит из мозга (сгущение нервных сплетений) и продольного ствола, залегающих в кожном эпителии брюшной стороны. 2 класса: френуляты, или уздечковые (Frenulata), насчитывающие ок. 150 видов, и открытые в 1969 афренуляты, или безуздечковые (Afrenulata, или Vestimentifera), с 2 глубоководными видами. Раздельнополы. Из яйца выходит 4-сегментная личинка с 2 поясками ресничек и кишкой, к рая позднее рассасывается. П. — мор. донные животные, способные задним концом закапываться в грунт. Обитают обычно на больших глубинах (от 3 до 10 км). Ряд признаков сближает П. как с первичноротыми, так и с вторичноротыми.

ПОГО́НЫШИ (*Porzana*), род пастушковых. Дл. 16,5—28 см. Скрытные, преим. сумеречные птицы, обитатели болот и берегов водоёмов с густой растительностью. 12 видов, преим. в тропиках. В СССР — 6 видов: П. (*P. porzana*), П.-крошка (*P. pusilla*), малый П. (*P. parva*) и др. Иногда в род П. включают белокрылого П. (*P. exquisita*), относимого чаще к роду *Coturnicops*; внесён в Красную книгу СССР. Неск. близких родов сем. пастушковых также наз. П.

ПОГРЕМО́К (*Rhinanthus*), род однолетних трав сем. норичниковых. Цветки в колосовидных кистях на верхушках стебля и боковых ветвей, снабжены прицветными листьями. Семена немногочисленные, дисковидные, часто крылатые (плёнчатоокаймлённые), зрелые слегка гремят при колебании растения (отсюда назв.). Ок. 50 видов, преим. в умеренном

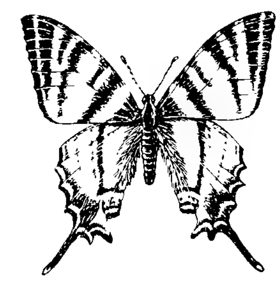


Погремок большой (*Rhinanthus major*): *а* — тычинки; *б* — плод; *в* — семя.

поясе Евразии и Сев. Америки; в СССР — ок. 25 видов. Размножаются семенами. Для П. характерен сезонный диморфизм. Большинство П. — паразиты; образуют гаустории, к-рыми присасываются к корням гл. обр. злаков. Если после прорастания П. не находит питающего хозяина, то он скоро погибает. П. снижают урожай и качество сена; нек-рые П. засоряют озимые посевы, особенно ржи. Ядовиты. П. эзельский (*R. osiliensis*), редкий эндемичный вид Эстонии, — в Красной книге СССР.

ПОДАКСО́НИИ (Podaxonia), 1) то же, что *щупальцевые*. 2) Все сидячие целомические (имеющие вторичную полость тела — целом) животные с брюшным стебельком, т. е. щупальцевые, сипункулиды и крыложаберные.

ПОДАЛИ́РИЙ (*Iphiclides podalirius*), бабочка сем. парусников. Крылья в размахе 62—72 мм. Распространён в Евразии (кроме С.) и Сев. Африке, в СССР — в ср. полосе и южнее, на В. — до Алтая. Лёт в мае — июне (на Ю. 2-е поколение в июле — августе). Гусеницы питаются листьями розовых (вред в молодых плодовых садах обычно невелик), встречаются и на дубе. Зимуют куколки. В Красной книге СССР.



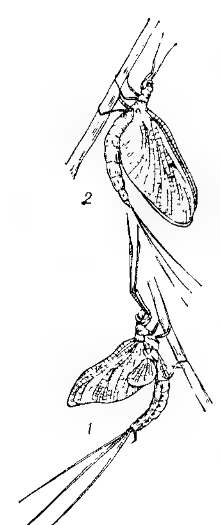
ПОДБЕ́Л, андромеда (*Andromeda*), род растений сем. вересковых. Вечнозелёные кустарнички выс. 6—40 см с кожистыми ланцетовидными, завёрнутыми вниз листьями, снизу матово-белыми от воскового налёта (отсюда назв.). Цветки розовые, кувшинчатые, на длинных цветоножках, собранные в кисть. Плод — коробочка. 2 вида (или 1 вид с подвидами), в умеренном и арктич. поясах Сев. полушария. В СССР — П. многолистный (*A. polifolia*), в тундре и лесной зоне на сфагновых болотах. Цветёт ранней весной; размножается преим. корневищами. Листья содержат ядовитый гликозид, опасный для овец и коз.

ПОДБЕРЁЗОВИК, берёзовик (*Leccinum scabrum*), гриб сем. болетовых. Шляпка диам. 10—15 см, выпуклая, от беловатой до тёмно-серой и почти чёрной. Поверхность слегка клейкая, гладкая или слабо опушённая. Гименофор трубчатый, беловатый, у зрелых плодовых тел выпуклый. Ножка дл. 8—15 см, толщиной 2—4 см, белая, с продольными белыми или тёмными чешуйками. Мякоть белая, крепкая, на изломе розовеет. В Сев. полушарии, преимущественно в берёзовых лесах с июня по сентябрь. Съедобен.

ПОДВИ́Д (subspecies), таксономич. категория животных и растений. П. — совокупность географически (реже экологически или геохронологически) обособленных популяций вида, в к-рых большинство (75%) особей отличаются одним или несколькими (обычно морфол.) признаками от особей др. популяций того же вида. Лат. назв. П. образуют добавлением третьего слова (подвидового эпитета) к назв. вида. Рус. назв. П. состоит из 2 слов. Напр., один из П. обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) — среднеазиатская лисица, обозначается как *Vulpes vulpes flavescens*. П. — низшая таксономич. категория, к к-рой применяются положения Междунар. кодекса зоол. номенклатуры. Междунар. кодекс ботан. номенклатуры признаёт и инфраподвидовые (ниже подвида) категории, напр. *вариетет*, *форма* и др.

ПОДГРУ́ЗДКИ, группа агариковых грибов рода сыроежка. Распространены в лесах Евразии, Сев. Америки, в СССР — Европ. части, Сибири. Наиб. известен П. белый, или сухарь, сухой груздь (*Russula delica*); шляпка диам. 5—8 см, выпуклая, затем воронковидная, с волнистым или прямым слабо пушистым краем, белая, иногда с буровато-жёлтыми пятнами. Ножка дл. 2—3,5 см, толщиной 1—2 см, книзу слабо суженная, плотная. У П. чёрного, или чернушки (*R. adusta*), шляпка диам. 5—15 см, у молодого гриба выпуклая, светлая, затем широковоронковидная, тёмная. Ножка дл. 3—4 см, толщиной 2,5—3 см, ровная, плотная, одного цвета со шляпкой. Оба вида съедобны, употребляются для засола.

ПОДЁНКИ (Ephemeroptera), отряд насекомых. Один из древнейших, известен с карбона. Наиб. примитивные из крылатых насекомых. Дл. 2—40 мм. Передние крылья крупнее задних, у нек-рых задние отсутствуют. На конце брюшка 3 хвостовые нити. Ротовые органы у взрослых редуцированы (они не питаются), кишечник превращён в возд. пузырь. П. свойствен мягкий парящий полёт. Св. 2000 видов, распространены широко, в СССР — св. 200 видов. Заселяют берега водоёмов. Живут взрослые П. до неск. суток, нек-рые 1 день. Превращение неполное. Характерны 2 крылатые формы — неполовозрелая (субимаго) и половозрелая (имаго), разделённые линькой (что не известно для др. групп насекомых). После спаривания самец погибает, самка откладывает яйца (неск. тыс.) в воду. Есть живородящие. Личинки — хищники или детритофаги; развитие до 3 лет (до 25 линек); служат пищей для рыб, особенно в сев. реках. Щитовидная П. (*Prosopistoma foliacium*) — в Красной книге СССР.



Обыкновенная подёнка (*Ephemera vulgata*): *1* — субимаго; *2* — имаго.

ПОДЖЕЛУ́ДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА́ (pancreas), орган экзокринной и эндокринной секреции позвоночных; участвует в пищеварении и регуляции углеводного, липидного и белкового обмена. У большинства позвоночных расположена в брыжейке 12-перстной кишки, в непосредств. близости от желудка (отсюда назв.). Экзокринная часть П. ж. представлена ацинозными (зимогенными) клетками, вырабатывающими панкреатический (поджелудочный) сок, поступающий по выводному протоку в 12-перстную кишку и обеспечивающий переваривание белков, жиров и углеводов. Среди ацинозной ткани расположены группы эндокринных клеток (*Лангерганса островки*), вырабатывающие и выделяющие в кровь белковые гор-

моны (инсулин, глюкагон, соматостатин, панкреатич. полипептид). В П. ж. ряда позвоночных описаны клетки-химеры, секретирующие и пищеварит. ферменты, и гормоны. У низших позвоночных (круглоротых) экзокринные и эндокринные клетки пространственно обособлены. Объединение эндо- и экзокринных элементов в железистый орган происходит у рыб. У беспозвоночных (ракообразных, моллюсков и нек-рых др.) в эпителии стенок кишечника обнаружены клетки, вырабатывающие вещества белковой природы, к-рые иммунологически сходны с гормонами П. ж.

Деятельность П. ж. регулируется нейрогуморальными механизмами. На П. ж. оказывают влияние гормоны пищеварит. тракта — секретин, гастрин, холецистокинин, а также гормоны щитовидной и паращитовидной желёз, гипофиза, надпочечников. Существует тесная функц. связь между П. ж. и др. органами пищеварит. системы. У человека длина П. ж. 15—25, толщина 2—3 см (в области головки 3—9 см), масса 70—80 г.

● Эволюционная эндокринология поджелудочной железы, Л., 1977.

ПОДКА́МЕНЩИКИ, бычки-подкаменщики (*Cottus*), род рыб сем. керчаковых (Cottidae) отр. скорпенообразных. Дл. 10 -12 см. 2 спинных плавника (1-й меньше 2-го). Голова без гребней, со скрытым в коже предкрышечным шипом. Ок. 30 видов, в пресных водах Евразии и Сев. Америки, реже в предустьевых участках моря. В СССР — 7 видов, повсеместно, кроме рек Кавказа. Донные рыбы. Обыкновенный П. (*C. gobio*) широко распространён по всей Евразии, часто встречается в небольших речках и ручьях; нерест весной и в нач. лета, неск. десятков икринок самка откладывает на поверхность камней, самец охраняет кладку. Питаются личинками насекомых, молодью рыб. См. рис. 7 в табл. 36.

ПОДКОВОНО́СЫ (Rhinolophidae), семейство летучих мышей. На конце морды голые кожистые образования сложной формы («подкова», «седло» и «ланцет»), участвующие в формировании направленности эхолокационных сигналов, испускаемых через ноздри. 2 рода, ок. 65 видов. Распространены в тропич. и сев. умеренном поясах Вост. полушария. В СССР 6 видов рода П. (Rhinolophus), в т. ч. большой П. (*R. ferrumequinum*) и малый П. (*R. hipposideros*), на Ю.-З. Европ. части СССР, на Кавказе и в Ср. Азии. Типичные обитатели пещер, реже построек человека. Обладают способностью в широких пределах менять темп-ру тела (гетеротермны); П. умеренного климата впадают в зимнюю спячку. Кормятся невысоко над землёй, полёт медленный, но манёвренный. Питаются насекомыми, в значит. степени ночными бабочками. 2 вида в Красной книге СССР.

Большой подковонос.

ПОДКО́ЖНАЯ МУСКУЛАТУ́РА, б. или м. обособленный слой преим. туловищной париетальной и частью висцеральной мускулатуры наземных позвоночных, тесно связанный с кожей. П. м. слабо развита у земноводных и пресмыкающихся (кроме змей), у большинства млекопитающих образует сплошной чехол, охватывающий почти всё туловище и шею. Обеспечивает движение кожи, сворачивание тела у ежей и броненосцев, поднятие игл дикобразов и т. п. У приматов туловищная часть П. м. исчезает. У млекопитающих в лицевой части развивается П. м. висцерального происхождения, к-рая образует платизму (подкожную мышцу шеи) и мимич. мускулатуру.

ПОДКО́РНИКИ (Aradidae), семейство клопов. Дл. 3—11 мм (у П., обитающих в СССР). Ок. 1000 видов, распространены широко, в СССР — ок. 80 видов. Большинство обитает на коре и под корой деревьев (отсюда назв.); питаются соком грибов-трутовиков или флоэмы. В СССР молодым соснам вредит сосновый клоп (*Aradus cinnamomeus*), дл. 3,5 -5 мм. См. рис. 9 в табл. 30 Б.

ПОДЛА́ДАННИК (*Cytinus*), род многолетних травянистых паразитных растений сем. раффлезиевых. 6 видов, в Средиземноморье, М. Азии, Юж. Африке и на Мадагаскаре. В Евразии поселяются преим. на корнях растений сем. ладанниковых. В СССР 1 вид, в Пицундской роще — П. красный (*C. ruber*) с мясистыми стеблями, выс. до 10 см и карминно-красными чешуями; 5—10 цветков от желтоватых до розово-красных, в кисти. Находится на грани исчезновения, в Красной книге СССР.

ПОДМАРЕ́ННИК (*Galium*), род растений сем. мареновых. Травы, редко полукустарнички. Ок. 400 видов, гл. обр. в Сев. полушарии; в СССР — ок. 100 видов. Широко распространён П. настоящий (*G. verum*), ярко-жёлтые цветки к-рого с медовым запахом собраны в густые метельчатые соцветия; на лугах, в степях и листв. лесах. Красильное растение. П. мягкий (*G. mollugo*) часто встречается в светлых сосновых лесах, по межам, вдоль дорог; используется в тибетской медицине. Многие П.— медоносы.

ПОДОКА́РП, ногоплодник (*Podocarpus*), род растений сем. подокарповых. Б. ч. двудомные деревья (иногда выс. до 80 м) или кустарники. Листья от крупных (дл. до 20—35 см) до мелких, чешуевидных. Стробилы б. ч. одиночные. Семенная чешуя (эпиматий) при созревании семени нередко становится мясистой (красной или синей), отчего семя напоминает плод-костянку покрытосеменных. Ок. 100 видов (самый крупный род среди хвойных), преим. в Юж. полушарии (ареал рода совпадает с ареалом сем.); растут б. ч. в горах. Древесину П. используют как строит. материал, для изготовления мебели, поделок. Мн. виды разводят как декоративные, в СССР — в ботан. садах и дендропарках Черномор. побережья Кавказа и Юж. берега Крыма П. Наги (*P. nagi*), П. крупнолистный (*P. macrophyllus*) и др. См. рис. 4 в табл. 13.

ПОДОКА́РПОВЫЕ, порядок (Podocarpales) и семейство (Podocarpaceae) хвойных растений. Вероятно, имеют общее происхождение с араукариевыми. Б. ч. вечнозелёные деревья и кустарники (среди последних единств. из хвойных паразит — *Parasitaxus ustus*). Листья б. ч. очередные, от широколанцетных и линейных до игловидных и чешуевидных. Типичной для хвойных шишки обычно нет. Мегастробилы состоят из 1, реже 2 обращённых семязачатков, окружённых сильно видоизменённой семенной чешуёй — эпиматием. Жен. гаметофит обычно с хорошо развитой оболочкой мегаспоры. Зародыш с 2 семядолями. В единств. совр. сем. П. 6 родов — подокарп, филлокладус (*Phyllocladus*), дакридиум (*Dacrydium*) и др.; ок. 140 видов. Распространены преим. в тропич. поясе, встречаются в Гималаях, Юж. Китае и Японии. Растут б. ч. в горах, где являются важным компонентом лесов. П. дают ценную древесину; мн. виды используют как декор. растения.

ПОДО́РЛИКИ, крикуны, два вида сравнительно небольших птиц рода орлов. Дл. 61—73 см. Распространены в лесной зоне Евразии; в СССР большой П. (*Aquila clanga*) — от зап. границ до Приморья, малый П. (*A. pomarina*) — на З. Русской равнины и на Кавказе. Придерживаются смешанных и листв. лесов и речных долин. Гнёзда на деревьях. Истребляют грызунов.

ПОДОРО́ЖНИК (*Plantago*), род растений сем. подорожниковых порядка норичниковых. Травы, обычно с прикорневой розеткой листьев, иногда — полукустарники. Цветки в колосьях, иногда головчатых. Плод — двугнёздная коробочка. Ок. 260 видов, почти повсеместно; в СССР — ок. 40 видов. Растут преим. около построек, по лугам, вдоль дорог (отсюда назв.). Семена неск. видов П. (т. н. блошное семя) используют в медицине, текст. и бум. пром-сти. Листья П. большого (*P. major*) — лекарственное средство.

ПОДОРО́ЖНИКИ (*Calcarius*), род птиц сем. овсянковых. Дл. 14—16 см. Коготь заднего пальца удлинённый, слабоизогнутый. 3 вида: 1 — кругополярно в тундрах, 2— в тундре и прериях Сев. Америки. В СССР 1 вид — лапландский П. (*C. lapponicus*), обитает в тундре, а также в альп. поясе гор, на Сев. Урале, Таймыре и Камчатке. Зимой откочёвывает в степную зону.

ПОДОСИ́НОВИК, осиновик, красноголовник (*Leccinum aurantiacum*), гриб сем. болетовых. Шляпка диам. 4—20 (редко до 30) см, оранжевая, оранжево-красная, буровато-красная (есть формы с белой шляпкой), полушаровидная, сухая, по краю с узкой полоской кожицы, подогнутой вниз и прилегающей к гименофору. Ножка дл. 6—20 см, толщиной 2—3,5 см, книзу утолщённая, белая, волокнистая, у молодого гриба с белыми, позднее буреющими чешуйками. Мякоть белая, плотная, на изломе синеющая, затем сереющая. Распространён в Сев. полушарии. Растёт в лесах с осиной, берёзой, реже с дубом, сосной, елью с июня по сентябрь. Съедобен.

ПОДОСТЕ́МОВЫЕ, порядок (Podostemales) двудольных растений и единств. его семейство (Podostemaceae). Близки к порядку камнеломковых, особенно к сем. толстянковых. Погружённые в воду травы, похожие внешне на мхи, лишайники или водоросли. От нитевидного или листовидного образования, т. н. слоевища, или таллуса, отходят вторичные побеги — вегетативные и репродуктивные. Листья цельные или многораздельные, от неск. мм до 1 м. Цветки мелкие, обоеполые, одиночные или в малоцветковом соцветии. Околоцветник простой или вместо него имеется покрывало. Гинецей синкарпный; завязь верхняя, плод — коробочка. Семена без эндосперма, с ослизняющейся обо-

Подостемовые. Инверсодикрея прозрачная (*Inversodicraea pellucida*): *а* — общий вид растения («слоевище» с репродуктивными побегами); *б* — репродуктивный побег с покрывалом и зигоморфным цветком.

лочкой. Ок. 130 видов (45 родов), в тропич. и умеренных (Китай, Япония, Юж. Африка, Сев. Америка) поясах. П. живут в текущих водах (водопадах, бурных горных реках и т. п.), прочно прикрепляясь «слоевищем» к подводным камням и скалам. При понижениях уровня воды цветки оказываются на поверхности и опыляются ветром, иногда происходит самоопыление. Семена разносятся водой и птицами.

ПОДОТЕ́КА (от греч. pús, род. падеж podós — нога и théke — хранилище, вместилище), разращение эпителиального покрова на ногах у птиц, представленное щитками и чешуйками обычно на голени, цевке и верх. стороне пальцев; на ниж. стороне пальцев — обычно мелкими чешуйками, а у рыбоядных форм и хищных птиц — острыми шипиками, к-рые помогают удерживать добычу. У тетеревиных по бокам пальцев к зиме развиваются роговые бахромки, облегчающие удержание на обледеневших ветвях и, возможно, ходьбу по снегу. У мн. птиц участки П. цевки сливаются в сплошную пластинку («шину»), защищающую ногу от повреждений. Характер и расположение отд. частей П.— систематич. признак.

ПОДОЦИ́ТЫ (от греч. pús, род. падеж podós — нога и ...*цит*), эпителиальные клетки выделит. органов. Состоят из перикариона и лучеобразно отходящих отростков, к-рые обычно образуют множество концевых ножек (педицелл), соприкасающихся с базальной мембраной. Между тесно переплетёнными ножками соседних П. остаются узкие щели фильтрац. пространства. Щелевые мембраны являются дополнит. препятствием для фильтрации крупных молекул. П. находятся в тех участках выделит. органов, где происходит ультрафильтрация: выстилают пищеводное сплетение у многощетинковых червей, придатки жаберных сердец у головоногих моллюсков, выделит. органы у членистоногих, почечные (мальпигиевы) тельца у позвоночных. Способны к *пиноцитозу*.

ПОДСНЕ́ЖНИК, г а л а н т у с (*Galanthus*), род многолетних травянистых растений сем. амариллисовых. Листьев б. ч. два. Цветонос обычно с 1 поникающим белым цветком. 18 видов, в Зап. Европе, на Кавказе, в М. Азии и Иране; в предгорных и горных лесах или на высокогорных лугах. В СССР — 12 видов, гл. обр. на Кавказе. П. белоснежный (*G. nivalis*), П. складчатый (*G. plicatus*) и др. разводят как ранневесенние декор. растения. 4 вида в Красной книге СССР.

П. часто наз. растения, цветущие ранней весной, т. е. неоднородную в систематич. отношении группу (пролеска сибирская, перелеска благородная, ветреница дубравная и др.).

ПОДСО́ЛНЕЧНИК (*Helianthus*), род трав, полукустарников и кустарников сем. сложноцветных. Ок. 50 (по др. данным, меньше или значительно больше) видов, преим. в Сев. и Юж. Америке. Характерен видовой полиморфизм. Возделываются 2 вида — П. масличный (*H. annuus*) и топинамбур. П. масличный — однолетнее степное растение. Корневая система стержневая, глуб. 2—3,5 (и более) м, что обеспечивает П. засухо- и ветроустойчивость. В одном соцветии (корзинке) до 1000 цветков. Краевые (язычковые) цветки — бесполые, срединные — обоеполые, иногда пестичные. Цветение в пределах соцветия акропетальное, растянутое на 7—15 сут. Резко выражена протандрия. П. свойствен гелиотропизм — поворот раскрытых и обращённых к солнцу соцветий вслед за его перемещением по небосклону (частный случай фототропизма). Масличная культура. Дикорастущий П. в нач. 16 в. был завезён испанцами из Сев. Америки в Европу, где его стали выращивать как декор., а позднее и огородное (семена) растение. В России П. с кон. 17 в., но лишь в сер. 19 в. из его семян стали получать масло. Селекция масличных сортов П. началась в России. Используют П. и как силосную культуру. Медонос.

Продольный разрез корзинки подсолнечника (вверху — часть корзинки): *а* — расширенная ось соцветия (общее цветоложе); *б* — листочки обёртки; *в* — краевые ложноязычковые цветки; *г* — срединные трубчатые цветки.

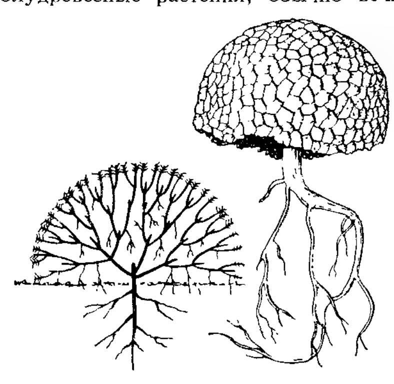
● Подсолнечник, М., 1975.

ПОДСО́ЛНЕЧНИКОВАЯ ОГНЁВКА, п о д с о л н е ч н и к о в а я м о л ь, м е т л и ц а (*Homoeosoma nebulella*), бабочка сем. узкокрылых огнёвок. Крылья в размахе 20—27 мм. В Европе и зап. половине Азии (кроме С.). Вылет начинается ранним летом (сильно растянут), активны в сумерках. Яйца откладывают по одному на соцветия сложноцветных, в т. ч. подсолнечника. Гусеницы зимуют последнем возрасте, окукливание весной. На подсолнечнике гусеницы первых двух возрастов питаются пыльцой, цветками, а начиная с 3-го возраста — ядрами семянок, краями обёртки и мякотью донца корзинок, к-рые при дождевой погоде загнивают. Почти не повреждаются П. о. выведенные сов. селекционерами устойчивые (панцирные) сорта подсолнечника. См. рис. 13 в табл. 27.

ПОДУ́СТЫ (*Chondrostoma*), род пресноводных рыб сем. карповых. Дл. до 40 см, масса до 1,6 кг. Рот в виде поперечной щели. Ниж. челюсть обложена хрящом и приострена. Брюшина (перитонеум) — чёрная. 10 видов, в реках Европы (кроме Скандинавского и Апеннинского п-овов и Передней Азии). В СССР 4 вида, в т. ч. обыкновенный П. (*C. nasus*), в быстротекущих реках бассейнов Чёрного и Каспийского морей, на В. до р. Урал. Половая зрелость в 4—5 лет. Нерест в апреле—мае, на каменистом грунте. Плодовитость 1,5—12 тыс. икринок. Молодь питается зоопланктоном, взрослые — детритом, водорослями и икрой др. видов рыб. Объект спорт. лова. См. рис. 24 в табл. 33.

ПОДУ́ШЕЧНИЦЫ, несколько родов (*Pulvinaria* и др.) насекомых сем. Coccidae из группы щитовок. Тело самок удлинённое или округлое. Сегментация тела почти полностью отсутствует. В период яйцекладки самки большинства видов образуют белый яйцевой мешок, к-рый находится либо под телом П., выступая из-под брюшка, либо полностью окружает самку. В СССР св. 100 видов, на надземных частях (виноградную лозу повреждает *P. vitis*) и корнях растений, ряд видов — в муравейниках.

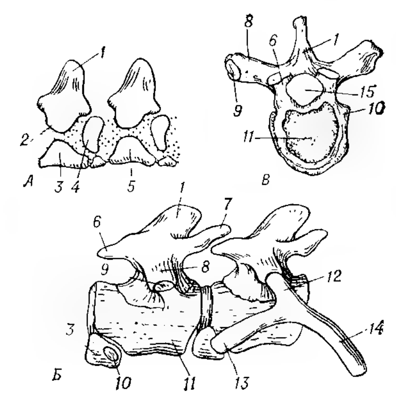
ПОДУШКОВИ́ДНЫЕ РАСТЕ́НИЯ, многолетние травянистые, реже древесные или полудревесные растения, обычно вечнозелёные, с укороченными, обильно ветвящимися и тесно расположенными побегами (без явно выраженного гл. ствола). Рост побегов в длину крайне ограничен, что приводит к образованию общей, как бы подстриженной, поверхности — подушки. П. р. распространены в зонах с крайне неблагоприятными климатич. или почвенными условиями, на освещённых открытых местообитаниях — в тундрах, высокогорьях, холодных пустынях (напр., на Памире), на океанич. побережьях (антарктич. о-ва). Высота П. р. от неск. см (мак полярный, виды *Eritrichium* и др.) до 1 м при диам. неск. м (напр., *Pycnophyllum* в Андах). Жизненная форма по Раункиеру — *хамефиты*.



Подушковидное растение азорелла (*Azorella*) **и схема его образования.**

ПОДЪЯЗЫ́ЧНЫЙ НЕРВ (nervus hypoglossus), XII пара черепномозговых нервов. Образуется у амниот в результате слияния ветвей спинномозговых нервов.

ПОЗВОНКИ (vertebrae), костные или хрящевые (у акуловых рыб) элементы, составляющие позвоночник. В филогенезе и онтогенезе прослеживается множественное формирование П., идущее разл. путями у позвоночных разных групп. У круглоротых (миноги) развиваются 2 пары верх. дуг, а у рыб до 2 пар верх. и 2 пар ниж. дуг. Из оснований дуг развиваются элементы тела П.: из верх. дуг —



А — схема двух позвонков стегоцефалов; *Б* — два грудных позвонка примитивного пресмыкающегося; *В* — грудной позвонок человека (вид сверху). *1* — верхняя дуга и остистый отросток; *2* — эпицентр; *3* — гипоцентр; *4* — верхний плевроцентр; *5* — нижний плевроцентр; *6* — передний суставной отросток (у человека верхний); *7* — задний суставной отросток (у человека нижний); *8* — поперечный отросток; *9* — фасетка для бугорка ребра; *10* — фасетка для головки ребра; *11* — тело позвонка (нижний плевроцентр); *12* — бугорок ребра; *13* — головка ребра; *14* — ребро; *15* — спинномозговой канал.

эпицентр и верх. плевроцентр, из нижних — гипоцентр и ниж. плевроцентр. В эволюции позвоночных наиб. постоянным элементом П. является гипоцентр и верх. плевроцентр. У большинства рыб эпицентры и гипоцентры срастаются в кольцо, а плевроцентры редуцируются. У большинства пресмыкающихся, у всех птиц и млекопитающих П. образованы верх. плевроцентрами, а гипоцентры, как правило, редуцируются. Типичные П. состоят из тела и дорсальной дуги, к-рая срастается с ним, замыкая спинномозговой канал. Дуга несёт непарный остистый отросток, а у наземных позвоночных и лежащие у его основания парные передние и задние суставные отростки и парный же поперечный отросток с фасеткой для сочленения с бугорком ребра. Фасетка для головки ребра занимает обычно межпозвонковое положение, будучи первично связанной с гипоцентрами. У рыб поперечные отростки отходят от тела П. и сращены с рёбрами. Хвостовые П. несут также нижние (гемальные) дуги, охватывающие хвостовые артерии и вену и несущие ниж. остистый отросток.

У рыб, нек-рых земноводных и нек-рых пресмыкающихся П. амфицельные (двояковогнутые); у большинства земноводных и пресмыкающихся П. процельные (вогнутые спереди) или реже опистоцельные (вогнутые сзади), что допускает большую подвижность позвоночника; у птиц в шее гетероцельные (седлообразные) П. с максимумом движений во всех направлениях, кроме вращения; у млекопитающих между П. расположены межпозвонковые хрящи, и тела П. становятся платицельными (плоскими). П. каждого отдела позвоночника различаются между собой. Особо специализированы 2 передних шейных позвонка — атлант и эпистрофей. В ряде отделов позвоночника смежные П. могут срастаться (см. *Крестец*, *Копчик*, *Уростиль*, *Пигостиль*).

ПОЗВОНО́ЧНИК, позвоночный столб (columna vertebralis), основная часть осевого скелета позвоночных животных. В филогенезе П. замещает хорду низших позвоночных. В онтогенезе развитие тел позвонков, из к-рых слагается П., также ведёт к сокращению хорды, имеющейся у зародышей, а затем к её частичному или полному вытеснению. П. служит органом опоры и движения, важной его функцией является защита спинного мозга. У рыб 2 отдела П. — туловищный, обычно несущий мощные рёбра, и хвостовой. У наземных позвоночных П. дифференцируется на шейный отдел (очень подвижный у амниот), грудной — с хорошо развитыми рёбрами, большинство к-рых, соединяясь с грудиной, образуют грудную клетку (исключая земноводных), поясничный (относительно подвижный, рёбра его редуцированы и сращены с поперечными отростками позвонков), крестцовый отдел, позвонки к-рого соединены с тазом (могут срастаться в крестец), и хвостовой, как правило очень подвижный отдел П., однако с утратой локомоторных функций (бесхвостые земноводные, нек-рые млекопитающие) подвижность теряется, а сами хвостовые позвонки могут редуцироваться. У человека П. состоит из 5 отделов: шейного — 7 позвонков, грудного — 12, поясничного — 5, крестцового — 5 позвонков, сросшихся между собой в одну кость (крестец), и копчикового — чаще всего одна кость, образованная сращением 3—4 позвонков.

● Борхвард В. Г., Морфогенез и эволюция осевого скелета (Теория скелетного сегмента), Л., 1982.

ПОЗВОНО́ЧНЫЕ, черепные (Vertebrata, Craniata), подтип животных типа хордовых. Известны с ордовика — нижнего силура. Предки П.— низшие хордовые (оболочники, бесчерепные) — жили в море, впоследствии нек-рые заходили в пресные воды. Собственно П. возникли в пресных водах и прошли здесь первые этапы эволюции. Благодаря развитой двигат. системе, водные П. (гл. обр. рыбы) широко расселились по водоёмам и проникли в море. Обитание в водоёмах, особенно с недостатком кислорода, подготовило их выход на сушу в девоне. Первыми наземными П. были, вероятно, ихтиостеги, произошедшие от древних кистепёрых рыб и давшие начало земноводным. Пресмыкающиеся, доминировавшие в мезозое, дали начало млекопитающим (в триасе) и птицам (в юре).

Эволюц. процесс у всех П. сопровождался развитием одного осн. плана строения. Первичный осевой скелет — хорда — постепенно, в процессе эволюции заменился позвоночником (отсюда назв.), состоящим из ряда подвижно сочленённых хрящевых (у нек-рых рыб) или костных (у прочих П.) позвонков. Образовалась гибкая, но прочная опора для мощной мускулатуры, необходимой в текучих водах. Для столь интенсивной работы двигат. системы потребовалось совершенствование процессов дыхания, питания, кровообращения и выделения, а также органов чувств и ЦНС. Особенно необходимо это стало после выхода П. на сушу и перехода от движения в воде к перемещению по суше с помощью членистых (рычажных) конечностей. Усложнилась пищеварит. система, в её разл. отделах возник своеобразный «конвейер» пищеварит. ферментов, последовательно обрабатывающих пищу. Мощное мускульное сердце П. состоит из неск. основных (предсердия, желудочки) и дополнит. (венозный синус, артериальный конус) отделов. Кровеносная система замкнутая. Органами дыхания водных П. (бесчелюстных, рыб) служат жабры. У наземных П. возникли новые органы дыхания — парные лёгкие. При переходе к жизни в пресных водах у предков П. образовались новые органы выделения и осморегуляции — туловищные, или мезонефрические, почки, обеспечивающие удаление избытка воды, в больших кол-вах проникающей в тело рыб через проницаемые покровы, и выделение мочи разл. концентрации. Мезонефрические почки сменились у наземных П. тазовыми, или метанефрическими, почками, способными максимально экономить воду при выведении из организма продуктов метаболизма. По сравнению с беспозвоночными у П. усложнилась гормональная регуляция метаболизма, обеспечиваемая системой эндокринных желёз. Нервная система состоит из головного и спинного мозга и периферич. узлов (ганглиев). В отличие от беспозвоночных у П. она имеет сложное трубчатое строение. Повышение подвижности и активности, усложнение поведения вызвали совершенствование строения и функций органов чувств. Нек-рым П. (электрические рыбы) свойственна электрическая и магнитная чувствительность. Обычно П. раздельнополые, половые железы парные, однако у рыб встречается гермафродитизм. Низшие П. (анамнии) — круглоротые, рыбы, земноводные,— как правило, яйцекладущие. Живорождение встречается во всех группах, исключая круглоротых и птиц; у млекопитающих — это осн. форма размножения. Высшим П. (амниотам) — пресмыкающимся, птицам и млекопитающим — свойственна забота о потомстве; в меньшей степени (охрана кладок и молоди) она выражена у отд. низших П.

Обычно совр. П. относят к 7 классам: круглоротые, хрящевые рыбы, костные рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие. Круглоротых, как бесчелюстных, противопоставляют всем остальным П.— челюстноротым, анамний — амниотам. По числу видов (40—45 тыс.) П. значительно уступают беспозвоночным, но более разнообразны по приспособит. типам и жизненным формам. Это объясняется не только общим высоким уровнем развития и сложностью организации П., но и большой лабильностью в приспособлении к самым различным условиям обитания — от дна Мирового ок. до высокогорий и безводных пустынь.

Важную роль играют П. в биосферных процессах, обычно завершая трофические цепи в биоценозах. Для человека значение П. велико и разнообразно: среди П. — домашние и мн. промысловые животные. Нек-рые П.— носители возбудителей инфекц. болезней.

● Шмальгаузен И. И., Происхождение наземных позвоночных, М., 1964; Жизнь животных, т. 4—6, М., 1969—71; 2 изд., т. 4—5—, М., 1983—85—; Наумов С. П., Зоология позвоночных, 3 изд., М., 1973; Romer A., Vertebrate paleontholоgy, 3 ed., Chi.—L., 1971; Romer A. S., Parsons T. S., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 5 Aufl., Hamb., 1983.

ПОЙКИЛОСМОТИ́ЧЕСКИЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от греч. poikilos — различный, переменчивый и ōsmós — толчок, давление), водные, гл. обр. морские, организмы, не отличающиеся по концентрации осмотически активных веществ в жидкостях внутр. среды и в клетках от окружающей воды (простейшие, кольчатые черви, моллюски, иглокожие и др.). Стеногалинные П. ж. не выдерживают существ. изменения солёности среды обитания (нек-рые головоногие моллюски, иглокожие и др.). Уэвригалинных

П. ж. внутр. осмотич. давление может меняться в значит. пределах в соответствии с изменением солёности внеш. среды (напр., у многощетинковых червей, мидий). При этом используются разл. адаптационные механизмы. Напр., при снижении солёности концентрация аминокислот и нек-рых электролитов, особенно натрия и хлора, в их клетках уменьшается, при увеличении солёности — содержание аминокислот и электролитов повышается. Это обеспечивает относит. стабильность трансмембранных ионных градиентов, клеточную осморегуляцию и поддержание объёма клеток, т. к. вследствие возрастания внутриклеточной концентрации растворённых веществ из них не уходит вода. Пойкилосмотич. тип адаптации позволил животным заселять подвергающиеся колебаниям солёности литоральные зоны и эстуарии. Он создал предпосылки для возникновения пресноводных форм, от к-рых в дальнейшем произошли наземные животные. Ср. *Гомойосмотические животные*.

ПОЙКИЛОТЕ́РМНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от греч. poikílos — различный, переменчивый и thérme — тепло), холоднокровные животные, животные с непостоянной внутр. темп-рой тела, меняющейся в зависимости от темп-ры внеш. среды. К П. ж. относятся все беспозвоночные, а из позвоночных — рыбы, земноводные и пресмыкающиеся. Темп-ра тела П. ж. обычно всего на 1—2 °С выше темп-ры окружающей среды или равна ей. У многих из них темп-ра повышается под влиянием поглощения солнечного тепла (змеи, ящерицы) или мышечной работы (летающие насекомые, быстро плавающие рыбы). При повышении или понижении темп-ры внеш. среды за пределы оптимальных П. ж. впадают в оцепенение или гибнут. Отсутствие совершенных терморегуляц. механизмов у П. ж. обусловлено относительно слабым развитием нервной системы, низким уровнем обмена веществ (примерно в 20—30 раз ниже, чем у *гомойотермных животных*), а также отсутствием замкнутой системы кровообращения (беспозвоночные) или несовершенством её регуляции. См. также *Терморегуляция*.

ПОКО́Й РАСТЕ́НИЙ, физиологическое состояние, при к-ром резко снижаются скорость роста и интенсивность обмена веществ; выражается в задержке прорастания семян, клубней, луковиц и распускания почек. П. р.— приспособление для переживания неблагоприятных внеш. условий в определённые периоды жизненного цикла или сезона года. В период покоя повышается способность растения выносить без повреждения засуху, высокие или низкие темп-ры и пр. Различают глубокий П. р., при к-ром рост не возобновляется даже при оптимальных внеш. условиях (вызван внутр. факторами — повышением содержания в тканях ингибиторов роста), и вынужденный (вызван внеш. факторами), к-рый прекращается с наступлением благоприятных условий. Древесные растения осенью впадают в глубокий покой, к-рый в конце зимы, задолго до распускания почек, сменяется вынужденным П. р. В тропич. и субтропич. поясах с выраженным засушливым периодом вегетация растений прерывается летним покоем.

ПОКОЛЕ́НИЕ, генерация, группа особей в популяции с одинаковой степенью родства по отношению к общим предкам (напр., у человека — родители, дети и внуки — 3 последовательных П.) или одновременно развивающихся в течение сезона, напр. П., или генерация, насекомых. Применительно к виду или популяции в зависимости от числа П. в году говорят: о двойной, тройной генерации, если в сезон развивается 2 или 3 поколения, одногодовой,— если развивается одно П., двухгодовой, трёхгодовой, многогодовой,— если продолжительность развития одного П. растягивается на соответствующий ряд лет. Продолжительность жизни П. соответствует среднему репродуктивному возрасту, характерному для данной совокупности особей каждого вида в данных климатич. условиях, и колеблется в широких пределах: у ряда простейших неск. часов, у мн. многоклеточных животных — неск. десятков лет, у нек-рых деревьев (секвойя, тисс) — до неск. тысяч лет.

ПОКРОВИ́ТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРА́СКА И ФО́РМА, защитная окраска и форма животных, окраска и форма животных, делающие их обладателей менее заметными в местах их обитания; средства пассивной защиты от хищников. П. о. и ф. сочетаются с определённым поведением животного, т. е. с этологич. адаптацией. Обычно животное находится на фоне, соответствующем его окраске, и принимает определённую позу (мн. бабочки располагаются на коре дерева так, что тёмные пятна на их крыльях совпадают с тёмными отметинами на коре, выпь, гнездящаяся в камышах, в момент опасности вытягивает тело параллельно стеблям камыша). П. о. и ф. особенно важны для защиты организмов на ранних этапах онтогенеза (яйца, личинки, птенцы), а также для малоподвижных животных или животных, находящихся в покое в неблагоприятное время суток. Велика роль П. о. и ф. в изменяющихся условиях среды. У мн. животных наследственно обусловлена возможность быстрой смены окраски при переходе на др. фон (хамелеоны, камбалы, агамы). В умеренных широтах у мн. млекопитающих и птиц происходит сезонная смена П. о. и ф. При изменении условий существования П. о. и ф. теряют защитное свойство. Различают 3 типа П. о. и ф.: *маскировку*, *демонстрацию* и *мимикрию*. Они возникают в результате взаимодействия разных видов в биогеоценозе на фоне определённых условий среды. Т. о., П. о. и ф.— биоценотич. адаптации, выработанные в результате сопряжённой эволюции жертв и хищников. См. табл. 50, 51.

● Котт Х., Приспособительная окраска животных, пер. с англ., М., 1950.

ПОКРО́ВНЫЕ ТКА́НИ, ткани растений, расположенные на границе с внеш. средой. Состоят из плотно сомкнутых клеток. Первичная покровная ткань (эпидерма, или эпидермис) развивается на листьях и молодых стеблях. Толстые наруж. стенки её клеток покрыты кутикулой, защищающей растение от нагревания и излишнего испарения. Наличие в ней устьиц обусловливает её участие в газообмене и транспирации. В корнях первичной П. т. служит экзодерма, дифференцирующаяся из наруж. слоёв клеток первичной коры. На стеблях и корнях голосеменных и двудольных растений первичные П. т. сменяются вторичной тканью — пробкой — производной феллогена (пробкового камбия). Она состоит из клеток с опробковевшими (суберинизированными) оболочками, непроницаемыми для жидких и газообразных веществ. Пробка развивается также близ мест повреждений, вокруг очагов некроза (раневая пробка), внутри коры древесных растений, отделяя живые слои луба от наружных, мёртвых, входящих в состав корки.

ПОКСВИ́РУСЫ (Poxviridae), семейство самых крупных ДНК-содержащих вирусов. Вирионы (размер 300 × 240 × 100 нм) состоят из ДНК-содержащей сердцевины и латеральных тел, окружённых мембраной. Содержат единств. двухцепочечную молекулу ДНК (мол. м. 160—200 млн.). Размножаются в цитоплазме клеток насекомых, птиц, млекопитающих. П. подавляют синтезы клеточных ДНК, РНК и белков. Нек-рые П. передаются членистоногими. Вызывают генерализов. инфекции у животных и человека, нередко с везикуло-пустулёзной сыпью. К П. относится опаснейший вирус натуральной оспы человека.

ПОЛ, совокупность взаимно контрастирующих генеративных и связанных с ними признаков особей одного вида. Особи с противоположными признаками либо могут непосредственно сливаться друг с другом (нек-рые одноклеточные водоросли), либо продуцируют гаметы разных типов, способные к слиянию друг с другом (подавляющее большинство растений и животных) для обеспечения процесса генетич. рекомбинации. Существующие в живой природе структуры, механизмы и процессы, связанные с П., чрезвычайно разнообразны и сложны. У прокариот дифференциация признаков П. начинается с появления клонов определённой половой валентности (т. е. с разл. половой потенцией особей), между разными вариантами к-рых только и возможна генетич. рекомбинация при *конъюгации*. У эукариот при половом размножении обычно вырабатываются гаметы. У мн. водорослей (желтозелёных, зелёных, бурых) и простейших (напр., у споровиков) в процессе эволюции имеет место прогрессивная специализация гамет и полового процесса от *изогамии* через анизогамию к *оогамии*, происходящая параллельно и независимо в разных крупных таксонах. Так, у споровиков наблюдается переход от изогамии (*Monocystis*) к анизогамии (*Urospora*) и далее к оогамии (*Stylorhynchus*). У харовых и красных водорослей, грибов, сосудистых растений, многоклеточных животных закрепилась оогамия. Однако у красных водорослей и лабульбениевых грибов, в отличие от всех др. эукариот, муж. гаметы (спермации) неподвижны.

При изогамии внутри вида может существовать не два, а более клонов с разной половой валентностью и т. о. возможны разные сочетания изогамет особей этих клонов. Так, у хламидомонад существует 6—8 «полов», при этом в пределах вида производится по 3—4 типа «женских» и «мужских» гамет. Успешное образование зиготы возможно не только при слиянии любой муж. и жен. гамет, но и при слиянии муж. или жен. гамет разной валентности друг с другом (явление «относительной сексуальности»). Наряду с копуляцией гамет (гаметогонией) у эукариот имеют место и др. формы обмена генетич. информацией. Так, у хлебной плесени (*Mucor mucedo*) сливаются многоядерные родительские клетки (гаметангии), образующиеся соответственно на «минус» и «плюс» гаплоидных мицелиях (зигогамия, гаметангиогония, или гаметангиогамия); у базидиомицетов наблюдается псевдогамия (соматогамия) — слияние не половых, а соматич. гаплоидных мицелиев с разной половой валентностью; у инфузорий при конъюгации микронуклеус претерпевает два последовательных деления мейоза с образованием 4 ядер, из к-рых

3 дегенерируют (параллелизм с оогенезом), а 4-е делится вновь на 2, из к-рых одно — стационарное («женское») остаётся, а второе — миграционное («мужское») переходит в др. конъюгирующую особь. Процессу конъюгации аналогичен обмен гаметами при перекрёстном размножении у организмов-гермафродитов. У большинства сосудистых растений и мн. групп животных муж. и жен. гаметы производятся одной особью (см. *Гермафродитизм*).

У растений переходным от однодомности к раздельнополости является состояние «трёхдомности», при к-ром пестичные, тычиночные и обоеполые (гермафродитные) цветки расположены на разных экземплярах (напр., у нек-рых гвоздичных). Для части двудомных растений характерна частичная раздельнополость, при этом разные особи продуцируют либо обоеполые и пестичные цветки (напр., у нек-рых лютиков, лапчаток), либо обоеполые и тычиночные цветки (напр., у мяты). Настоящая раздельнополость наблюдается у тех двудомных растений, у к-рых разные особи продуцируют либо пестичные, либо тычиночные цветки (напр., у хмеля, конопли, тополя; такие виды составляют ок. 5%). Высший этап развития раздельнополости у растений — формирование половых хромосом, типа XX и XY — наблюдается у немногих двудомных (элодея, дрёма, нек-рые мхи).

У животных при гермафродитизме разные гаметы могут производиться разными половыми железами одной особи (яичники, семенники) и реже (у большинства брюхоногих моллюсков и при аномальном размножении у земноводных) — одной и той же половой железой. В разных филетич. линиях животных (круглые черви, двустворчатые и головоногие моллюски, членистоногие, позвоночные) в процессе эволюции возникла раздельнополость, при к-рой каждая особь продуцирует гаметы лишь одного типа. У раздельнополых организмов определение П. может осуществляться до слияния гамет (прогамно), в момент слияния (сингамно) и после их слияния (эпигамно). П р о г а м н о е определение П. имеет место, напр., у виноградной и др. филлоксер, у к-рых в конце лета одни самки откладывают жен. яйца, другие — мужские. Наиб. обычно с и н г а м н о е определение П., при к-ром в разных филетич. линиях независимо возникают хромосомные механизмы определения П. (генотипич. определение П.). В разных группах животных гетерогаметны разные П. (см. *Половые хромосомы*). Муж. гетерогаметность (типа XY и её варианты: XO, XY_1Y_2 и др.) свойственна мн. паукообразным, большинству отрядов насекомых, млекопитающим; реже встречающаяся жен. (типа ZW и ZO) — бабочкам, ручейникам, птицам. В ряду позвоночных формирование половых хромосом наблюдается в процессе эволюции значительно позже раздельнополости. Половые хромосомы лишь в виде исключения встречаются у рыб и земноводных. У пресмыкающихся существуют варианты муж. и жен. гетерогаметности. При э п и г а м н о м определении П. формирование признаков П. в онтогенезе происходит под влиянием внеш. факторов (фенотипич. определение П.). Так, у бонеллии дл. самки до 7 см, её хобота — до 1 м, самца — 1—3 мм. При выращивании личинок поодиночке все они превращаются в самок, если же личинок выращивать в присутствии самок или в среде, содержащей экстракт их тканей, то все личинки превращаются в самцов.

Хромосомный механизм определения П. обеспечивает в норме соотношение полов, близкое 1:1. Нарушение баланса набора аутосом и половых хромосом ведёт к нарушению развития признаков П. Так, у дрозофил сочетание триплоидного набора аутосом с диплоидным набором одной из половых хромосом (3A + XX, 3A + YY) приводит к появлению интерсексов (см. *Интерсексуальность*). Для видов с массовой гибелью особей (напр., коловраток, галлиц) характерно чередование унисексуального партеногенетич. и бисексуального полового поколений. У леммингов обнаружены самки двух типов, одни из них рождают только самок, другие — особей обоих полов. У закавказской слепушонки (*Ellobius lutescens*) половые хромосомы самцов и самок одинаковы (XO), фактор определения П. связан с одной из аутосом. В итоге самцы и самки продуцируют гаметы с 8 и 9 хромосомами, комбинации 8 + 8 и 9 + 9 летальны, 8 + 9 даёт самцов, 9 + 8 — самок; в данном случае отклонение от обычного хромосомного определения П. служит механизмом поддержания невысокого для грызунов уровня рождаемости. См. также *Половое размножение*, *Партеногенез*, *Андрогенез*, *Гиногенез*, *Педогенез*, *Апомиксис*.

Регуляция П. Методы искусств. регуляции соотношения полов позволяют получать у нек-рых видов до 100% особей одного П. (работы Б. Л. Астаурова и В. А. Струнникова на тутовом шелкопряде), что уже имеет большое хоз. значение в шелководстве и перспективно для др. отраслей с. х-ва. Искусств. изменение соотношения полов достигается путём отбраковки на ранних стадиях развития особей одного из П. по сцепленным с П. признакам, напр. по окраске яиц у тутового шелкопряда, оперения цыплят у кур. Под действием искусственно объединённых в генотипе одного самца двух неаллельных сцепленных с П. леталей у тутового шелкопряда при скрещивании таких самцов с обычными самками погибают все яйца с жен. зародышами и развиваются особи одного муж. пола. Модификация этого способа позволяет получать, наоборот, особей только жен. пола. Ряд способов управления П. основан на искусств. сочетании во всех зиготах только XX- или только XY-хромосом. Так, у гетерогаметных самок шелкопряда (XY) при амейотич. партеногенезе возникают только самки (XY), а при мейотич.— самцы (XX). Андрогенетич. развитие осеменённых яиц, протекающие на основе двух муж. ядер с X-хромосомами (ядро яйцеклетки не участвует), приводит к возникновению потомства исключительно мужского П. (XX). Полиплоидия приводит к резкому изменению соотношения П. в пользу П., несущего непарную определяющую П. хромосому — Y. При обратном превращении партеногенетич. тетраплоидной формы в диплоидную у тутового шелкопряда в пронуклеус избирательно выходит Y-хромосома и все потомки оказываются самками. Иногда возможно фенотипич. переопределение П. посредством пересадки половых гонад одного П. другому или введением в организм половых гормонов противоположного П. В редких случаях особи с фенотипич. переопределением П. продуцируют гаметы, противоположные генотипич. полу.

● А с т а у р о в Б. Л., Генетика пола, в кн.: Актуальные вопросы современной генетики, М., 1966.

ПОЛЕВИ́ЦА (*Agrostis*), род многолетних, реже однолетних растений сем. злаков. Ок. 150 видов, в умеренном и холодном поясах, гл. обр. в Сев. полушарии, и в горных р-нах тропиков; в СССР — ок. 30 видов. Растут по лугам, полянам, кустарникам, берегам водоёмов. П. гигантская (*A. gigantea*) — кормовое растение естеств. сенокосов и пастбищ. Низкорослые виды — П. собачья (*A. canina*), П. побегообразующая (*A. stolonifera*), П. тонкая (*A. tenuis*) и др.— преим. пастбищные, нек-рые виды П.— декор. растения.

ПОЛЁВКИ (Microtinae), подсемейство хомяковых, нек-рые зоологи выделяют П. в отд. семейство. Дл. тела в среднем 10—12 см, у нек-рых до 36 см, хвоста — ок. половины дл. тела. Постоянно растут не только резцы, но и коренные зубы.

Передние лапки полёвок: *А* — лесного лемминга (*Myopus schisticolor*); *Б* — рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*); *В* — копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*), зимой; *Г* — алтайского цокора (*Myospalax myospalax*). *К* — коготь 1-го пальца.

Св. 40 родов, в т. ч. ок. половины современных. В СССР 12 родов: лемминги (4 рода), слепушонки, лесные полёвки (*Clethrionomys*), серые полёвки (*Microtus*), ондатра, водяные полёвки (единств. вид) и др.; 43 вида. Населяют материки и мн. о-ва Сев. полушария к югу до Сев. Африки, сев. части Индии, Японские, Курильские и Командорские о-ва, сев. часть Мексики. Большинство П. живёт колониями. Активны круглый год. Питаются гл. обр. надземными частями растений, нек-рые делают запасы. Размножаются весь тёплый период года, часть видов, возможно, и зимой. Численность может резко колебаться. Многие П. — природные носители возбудителей туляремии, лептоспироза и нек-рых др. заболеваний; могут повреждать с. х. культуры. Нек-рые (ондатра, водяная полёвка) — объект пушного промысла. 1 вид и 1 подвид в Красной книге МСОП. См. рис. 13—17 при ст. *Грызуны*.

● Г р о м о в И. М., П о л я к о в И. Я., Полевки (Microtinae), Л., 1977 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, в. 8. Нов. серия, № 116); М а л ы г и н В. М., Систематика обыкновенных полевок, М., 1983.

ПОЛИ... (от греч. polýs — многочисленный, обширный), часть сложных слов, указывающая на множество, разнообразный состав чего-либо (напр., *полифагия*).

ПОЛИА́НДРИЯ (от *поли...* и греч. anér, род. падеж andrós — мужчина, муж), форма половых отношений, при к-рой одна самка на протяжении сезона размножения спаривается с неск. самцами. П. встречается в разл. группах беспозвоночных (морские звёзды, ракообразные) и позвоночных (рыбы, птицы, млекопитающие). У многих видов придонных рыб самка последовательно нерестится в гнёзда нескольких самцов. У птиц П. известна в 6 отрядах. Наиб.

распространены разные варианты **последовательной** П. [трёхперстки и нек-рые кулики-плавунчики, белохвостый песочник (*Calidris temminckii*), хрустан (*Charadrius morinellus*), цветной бекас (*Rostratula bengalensis*) и др.], при к-рой самка откладывает до 4 кладок, насиживаемых разными самцами. При **одновременной** П. 3—4 самца живут на территории одной самки, насиживая её кладки. У нанду и тинаму каждый самец насиживает яйца, отложенные в его гнездо неск. самками, а каждая самка несётся в гнёзда неск. самцов (**полигинно-полиандрическая система**). При **кооперативной** П. группа из самки и неск. самцов имеет одно общее гнездо [водяная курочка (*Gallinula chloropus*), галапагосский сарыч (*Buteo galapagoensis*)]. Иногда при П. наблюдается морфологич. реверсия полового диморфизма (самки ярче и крупнее самцов) и реверсия заботы о потомстве (только самец строит гнездо, насиживает яйца и заботится о выводке). При П. конкуренция за самку отсутствует.

В **цитогенетике** П. означает присутствие неск. муж. пронуклеусов в яйцеклетке в результате полиспермии. Ср. *Полигиния*.

ПОЛИГА́МИЯ (от *поли*... и ...*гамия*), у **животных** — система брачных отношений, при к-рых одна особь (обычно самец) за сезон размножения спаривается более чем с одним представителем противоположного пола. См. *Полиандрия*, *Полигиния*, *Промискуитет*. У **растений** П., или многодомность,— образование на одном и том же растении (или на разных растениях одного и того же вида) и обоеполых, и однополых цветков. См. также *Многодомные растения*.

ПОЛИГЕНИ́ЗМ (от *поли*... и греч. génos — род, происхождение), система взглядов, согласно к-рой различия между расами человека настолько велики, что они являются разными биол. видами, возникшими независимо друг от друга. Недостаточная изученность рас человека была одной из причин ошибочных представлений П., напр., о малоплодовитости или стерильности нек-рых межрасовых браков. В 19 и нач. 20 вв. представления о П. использовались реакционными учёными для обоснования расистских теорий (напр., в США, особенно в период Гражданской войны 1861—65). Несостоятельность П. доказывается сходством рас совр. человечества по комплексу важнейших признаков (строение руки, стопы, головного мозга и др.) и неограничь возможностями смешения рас между собой. Ср. *Моногенизм*. См. также *Расы*.

ПОЛИГЕ́НЫ, тип генов, ответственных за существование количественной (непрерывной) генотипич. изменчивости и взаимодействующих, как правило, по типу кумулятивной *полимерии*. Кроме П. выделяли и олигогены (главные гены), к-рые в отличие от П. обеспечивают качеств. (прерывистую) изменчивость, поэтому их относительно легко идентифицировать при гибридологич. анализе. Олигогены и П. отличаются и по локализации в разл. районах хромосом: П. расположены в гетерохроматиновых участках, тогда как олигогены — в эухроматиновых. На совр. уровне развития генетики деление генов на П. и олигогены условно и относительно, поскольку на мол. уровне все гены контролируют дискретные (качественно самостоятельные) структуры и функции, т. е. ведут себя как олигогены, а локализация в эу- или гетерохроматине не может служить основой разделения генов на две категории. Термин «П.» следует отличать от термина «полимерные гены», обозначающего группу генов, взаимодействующих по типу полимерии, в частности некумулятивной.

ПОЛИГИНИ́Я (от *поли*... и греч. gyné — женщина, жена), форма половых отношений, при к-рой за один сезон размножения самец в норме спаривается с неск. самками. При **территориальной** П. индивидуальные участки неск. самок расположены в границах территории, охраняемой самцом. Эта форма П. известна у нек-рых видов придонных рыб (напр., у тиляпий). Среди птиц она характерна для мн. колониальных птенцовых видов (ткачики, американские иволги). Самец или не принимает участия в заботе о потомстве, или помогает нек рым своим самкам в выкармливании молодняка. Среди млекопитающих она наблюдается у нек-рых рукокрылых, грызунов (сурки), низших приматов. При **гаремной** П. самец собирает около себя группу самок (гарем), распадающуюся сразу после их оплодотворения. У мн. ластоногих наблюдается территориально-гаремная форма П. В отличие от них у нек-рых куриных и мн. копытных самец не имеет постоянной охраняемой территории и широко перемещается вместе со своим гаремом. **Облигатная** П. имеет место у тех видов млекопитающих, к-рые постоянно живут группировками, включающими неск. самок и лишь одного самца (викунья, зебра, кашалот, нек-рые мартышки и др.). У мн. полигинных видов птиц и млекопитающих заметно выражен половой диморфизм — самцы крупнее самок и имеют более яркую окраску. У общественных насекомых под П. понимают присутствие в семье неск. размножающихся самок.

В **цитогенетике** П. означает соединение одного муж. и двух или более жен. пронуклеусов в яйцеклетке. Ср. *Полиандрия*.

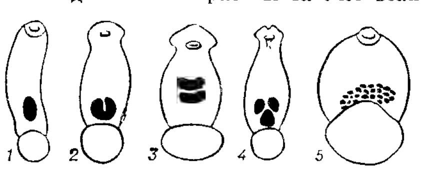
ПОЛИКАРПИ́ЧЕСКИЕ РАСТЕ́НИЯ (от *поли*... и греч. karpós — плод), многократно цветут и плодоносят в течение жизни; большинство многолетних цветковых растений. Ср. *Монокарпические растения*.

ПОЛИЛЕЦИТА́ЛЬНЫЕ Я́ЙЦА (от *поли*... и греч. lékithos — желток), яйца, содержащие очень большое кол-во желтка, к-рый заполняет почти всё яйцо. По типу распределения желтка относятся к телолецитальным яйцам, а по типу дробления — к меробластическим. П. я. имеют головоногие моллюски, хрящевые и костистые рыбы, безногие земноводные, пресмыкающиеся, птицы, низшие млекопитающие.

ПОЛИМАСТИГИ́НЫ, **многожгутиковые** (Polymastigina), сборная группа паразитических жгутиконосцев. Включает 3 отр.: трихомонадиды, оксимонадиды и гипермастигиды.

ПОЛИМЕРА́ЗЫ, ферменты, катализирующие образование макромолекул из низкомолекулярных веществ. Важнейшие из П.— нуклеотидилтрансферазы, катализирующие синтез нуклеиновых к-т из нуклеозидтрифосфатов при использовании в качестве матрицы ДНК или РНК. Под действием П. нуклеозидтрифосфаты переносятся к концу синтезируемой цепи нуклеиновой к-ты и происходит удлинение цепи на одну нуклеотидную единицу, сопровождающееся высвобождением молекулы пирофосфата. К П. относятся ДНК-зависимая РНК-полимераза, осуществляющая транскрипцию ДНК, ДНК-зависимая ДНК полимераза, катализирующая репликацию ДНК, РНК-зависимая ДНК-полимераза (обратная транскриптаза, обнаруженная в онкогенных и неонкогенных вирусах) и РНК-зависимая РНК полимераза (РНК-репликаза, осуществляющая синтез РНК в клетках, инфицированных РНК-содержащими вирусами).

ПОЛИМЕРИЗА́ЦИЯ органов (или органелл у простейших), процесс увеличения в филогенезе числа равноценных гомологичных образований в организме. Принцип П. выдвинут в 1929 В. А. Догелем. П. обеспечивает множественность элементов данной биол. системы, повышая надёжность её работы за счёт взаимозаменяемых компонентов. При П. происходит нек-рая децентрализация и дезинтеграция организма. П. наиб. характерна для простейших (П. ядер, жгутиков, сократительных вакуолей и др. структур, напр. у полимастигин). П. происходит также в процессе эволюции многоклеточных животных, напр. увеличение числа жаберных щелей у бесчерепных, органов половой системы у ленточных червей. П. структур происходит, напр., при увеличении числа фаланг в кисти нек-рых китообразных. Процесс П. характерен для мн. групп растений (увеличение числа лепестков или тычинок в цветке). П. создаёт резервы гомологич. структур в организме, к-рые могут быть использованы в процессе дальнейшей дифференциации. В этом случае П. может сменяться *олигомеризацией* гомологич. структур.



Морфологический ряд полимеризации семенников путём их фрагментации у моногенетических сосальщиков семейства Monocotylidae: 1 — *Heterocotyle*; 2 — *Empruthotrema*; 3 - *Dionchus*; 4 — *Monocotyle*; 5 — *Calicocotyle*.

ПОЛИМЕРИ́Я (от греч. polyméreia — многосложность), один из типов взаимодействия генов, при к-ром степень развития одного и того же признака обусловлена влиянием ряда т. н. полимерных генов (проявляющихся сходным образом). П. открыта в 1909 Н. Г. Нильсоном-Эле. П. широко распространена в природе. По типу П. наследуются важные хозяйственно полезные признаки: высота растений, длина вегетац. периода, количество белка в зерне, содержание витаминов в плодах, скорость протекания биохимич. реакций, скорость роста и масса животных, яйценоскость кур и т. д. Условно различают некумулятивную и кумулятивную П. Некумулятивная П. характеризуется тем, что для полной выраженности признака достаточно доминантного аллеля одного из полимерных генов (олигогена). При кумулятивной П. степень выраженности признака зависит от числа доминантных аллелей как одного и того же, так и разных полимерных генов. Количеств. признаки наследуются по типу кумулятивной П. В основе П. на биохимич. уровне может лежать существование неск. независимых путей

биосинтеза, влияющих на развитие признака.

● Фолконер Д. С., Введение в генетику количественных признаков, пер. с англ., М., 1985.

ПОЛИМОРФИ́ЗМ (от греч. polýmorphos — многообразный), наличие в пределах одного вида резко отличных по облику особей, не имеющих переходных форм. Если таких форм две, явление наз. диморфизмом (частный случай *половой диморфизм*). П. в пределах генетически однородной популяции известен для колоний мн. гидроидов, у к-рых на одном столоне могут развиваться гидранты разного строения (напр., трофозоиды, дактилозоиды и акантозоиды — у полипов Podocoryne). Имеющие совершенно различный облик полипы и медузы одного вида — пример П., связанного с *чередованием поколений*. Такого же типа П. ржавчинных грибов, у к-рых плодовые тела и споры, развивающиеся на разных хозяевах, резко отличны по облику и по физиол. особенностям. Такой П., как и многообразие личиночных форм одного вида, напр. у дигенетических сосальщиков, наз. плейоморфозом. П. у раздельнополых животных — наличие особей разного облика в пределах хотя бы одного пола (напр., у тлей самки, а у нек-рых кокцид самцы, бывают крылатые и бескрылые). Для обществ. насекомых характерен П., связанный с разделением функций разных особей в семье или колонии (матка и рабочие особи у медоносных пчёл). К такому же роду П. можно отнести сезонный П., а также связанные с плотностью популяции различия в окраске, пропорциях тела и в поведении у саранчовых (фазовая изменчивость) и гусениц нек-рых бабочек.

В генетике под П. понимают устойчивое поддержание в популяции двух и более генотипич. классов особей, имеющих чёткие фенотипич. различия, что обусловлено гетерогенностью условий среды и отражает приспособительную дифференциацию генотипич. структуры популяции. Поддержание П. достигается посредством разл. генетич. механизмов: путём облигатной гетерогаметности особей одного пола (половой диморфизм), за счёт адаптивного преимущества гетерозигот (балансированный П.) и др.

ПОЛИНУКЛЕОТИ́ДЫ (от *поли*... и *нуклеотиды*), природные или синтетич. биополимеры, состоящие из остатков мн. нуклеотидов (мононуклеотидов). Природные П.— *нуклеиновые кислоты*.

ПОЛИОМАВИ́РУСЫ (*Polyomavirus*), род ДНК-содержащих сферических вирусов сем. паповавирусов. Диам. вирусных частиц 45 нм. Мол. м. ДНК — 3 млн. Могут переноситься членистоногими. Онкогенны.

ПОЛИПЕПТИ́ДЫ, полимеры, построенные из остатков аминокислот (от 6—10 до неск. десятков). Условная граница между П. и белками лежит в области мол. м. 6000 (ниже неё — П., выше — белки). Биосинтез белков на рибосомах осуществляется в виде полипептидных цепей («один ген — одна полипептидная цепь»). Белок может состоять из неск. полипептидных цепей, каждая из к-рых синтезируется отдельно, и лишь затем они соединяются вместе (как, напр., у гемоглобина). Мн. антибиотики, гормоны, токсины — П. Осуществлён химич. синтез многих П. См. также *Белки*, *Пептиды*.

ПОЛИПЛОИДИ́Я (от греч. polýploos — многократный и éidos — вид), эуплоидия, наследств. изменение, заключающееся в кратном увеличении числа наборов хромосом в клетках организма. Наиб. часто встречается у растений и простейших, а из многоклеточных животных — у дождевых червей. Возникает в результате нарушения расхождения хромосом в митозе или мейозе под действием высокой или низкой темп-ры, ионизирующих излучений, химич. веществ (как в природе, так и в эксперименте). При П. наблюдаются отклонения от диплоидного числа хромосом в соматич. клетках и от гаплоидного — в половых; могут возникать клетки, в к-рых каждая хромосома представлена трижды (3n — триплоиды), четырежды (4n — тетраплоиды), пять раз (5n — пентаплоиды) и т. д. Различают автополиплоидию (кратное увеличение числа наборов хромосом одного вида), характерную, как правило, для видов с вегетативным способом размножения (автополиплоиды стерильны в связи с нарушением конъюгации гомологичных хромосом в процессе мейоза), и аллополиплоидию (изменение числа наборов хромосом на основе межвидовой гибридизации), при к-рой обычно происходит удвоение числа хромосом у бесплодного диплоидного гибрида, и он становится в результате этого плодовитым. П. имеет важное значение в эволюции культурных и дикорастущих растений (полагают, что около трети всех видов растений возникли за счёт П.), а также нек-рых групп животных (преим. партеногенетических). Полиплоиды часто характеризуются крупными размерами, повышенным содержанием ряда веществ, устойчивостью к неблагоприятным факторам внеш. среды и др. хозяйственно полезными признаками. Они представляют важный источник изменчивости и м. б. использованы как исходный материал для селекции (на основе П. созданы высокоурожайные сорта с. х. растений, устойчивые к болезням). В широком смысле под термином «П.» понимают как кратное (эуплоидия), так и некратное (анеуплоидия) изменение числа хромосом в клетках организма.

● Бреславец Л. П., Полиплоидия в природе и опыте, М., 1963; Астауров Б. Л., Партеногенез, андрогенез и полиплоидия, М., 1977.

ПОЛИПО́ДИУМ, многоножка (*Polypodium*), род папоротниковидных сем. полиподиевых (Polypodiaceae). Травянистые эпифитные или наземные папоротники с толстыми чешуйчатыми корневищами, от к-рых рядами отходят перистые или перистонадрезанные листья. Сорусы округлые или эллиптические, без индузия, расположенные на ниж. стороне сегментов пластинки. 75 видов, в тропич., субтропич. и умеренных поясах; в СССР 5—6 видов. Обитают в лесах на стволах и ветвях деревьев, на скалах и камнях, изредка на почве. В умеренном и субтропич. поясах Евразии и в Сев. Америке широко распространён П. обыкновенный (*P. vulgare*). Его сладкие и сочные корневища, содержащие гликозиды, сапонины, яблочную к-ту, используются в нар. медицине. Мн. виды П. разводят как декоративные.

ПОЛИ́ПЫ (от греч. polýpus, букв. — многоногий), одиночные или колониальные особи книдарий. Размеры от неск. мм до неск. м (редко). Преим. мор. организмы (кроме гидр и близких к ним форм), ведущие обычно прикреплённый образ жизни. Тело обычно цилиндрическое. На верх. стороне тела — рот, окружённый щупальцами; ниж. сторона (основание) служит «подошвой», прикрепляющей П. к субстрату (у одиночных форм), или соединена с телом (столоном) колонии. Многие П. имеют твёрдый наруж. или внутр. скелет, органический или известковый. Движения П. обычно ограничены вытягиванием и сокращением тела и щупалец, нек-рые одиночные П. (гидры, актинии) могут медленно передвигаться по субстрату. У метагенетич. (см. *Чередование поколений*) форм книдарий (у гидроидных, кроме гидр, и сцифоидных) П. представляют собой бесполое поколение, т. к. способны к размножению только почкованием или поперечным делением и образуют либо подобных себе П., либо медуз. У гомогенетич. форм (гидры, коралловые полипы) П. способны размножаться также половым путём с образованием из яиц личинок — планул, превращающихся в П. Половые железы П., имеющиеся только у гомогенетич. форм книдарий, располагаются в эктодерме (у гидр) или в энтодерме (у коралловых П.). Половые продукты выходят наружу через разрывы стенок гонад. У нек-рых актиний все стадии развития проходят в кишечной полости материнского организма, и молодые особи выводятся наружу через рот.

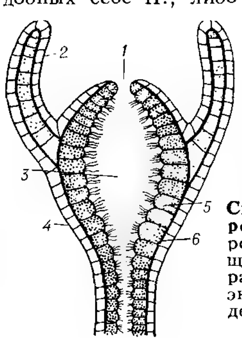


Схема строения гидроидного полипа: *1* — ротовое отверстие; *2* — щупальце; *3* — гастральная полость; *4* — эктодерма; *5* — энтодерма; *6* — мезоглея.

ПОЛИСАПРО́БЫ (от *поли*..., греч. saprós — гнилой и bíos — жизнь), организмы, обитающие в очень бедных кислородом или в бескислородных водах, содержащих значит. кол-во органич. веществ, угольной к-ты, сероводорода, метана, а в илах — сульфида железа. Среди П. преобладают редуценты — бактерии (сотни тыс.— миллионы в 1 мл) и их потребители. К облигатным П. относятся бактерии *Zooglea ramigera* и *Beggiatoa alba*, жгутиконосец *Oicomonas mutabilis*, инфузории *Paramecium putrinum* и *Vorticella microstoma*; к факультативным П.— бактерия *Sphaerotilus natans*, зелёная водоросль *Polytoma uvella*, малощетинковый червь трубочник обыкновенный (*Tubifex tubifex*) и др. П. разлагают органич. вещества и осуществляют биол. очистку сточных вод.

ПОЛИСАХАРИ́ДЫ, гликаны, высокомолекулярные углеводы, молекулы к-рых построены из моносахаридных остатков, связанных гликозидными связями и образующих линейные или разветвлённые цепи. Мол. м. от неск. тыс. до неск. млн. В состав простейших П. входят остатки только одного моносахарида (гомополисахариды), более сложные П. (гетерополисахариды) состоят из остатков двух или более моносахаридов и м. б. построены из регулярно повторяющихся олигосахаридных блоков. Кроме обычных гексоз и пентоз встречаются дезоксисахара, аминосахара (глюкозамин, галактозамин), уроновые к-ты. Часть гидроксильных групп нек-рых П. ацилирована остатками уксусной, серной, фосфорной и др. к-т. Углеводные цепи П. могут быть ковалентно связаны с пеп-

тидными цепями с образованием гликопротеидов.

Свойства и биол. функции П. чрезвычайно разнообразны. Нек-рые линейные регулярные гомополисахариды (целлюлоза, хитин, ксиланы, маннаны) не растворяются в воде вследствие прочной межмолекулярной ассоциации. Более сложные П. склонны к образованию гелей (агар, альгиновые к-ты, пектины), а мн. разветвлённые П. хорошо растворимы в воде (гликоген, декстраны). Кислотный или ферментативный гидролиз П. приводит к полному или частичному расщеплению гликозидных связей и образованию соответственно моно- или олигосахаридов. Крахмал, гликоген, ламинарин, инулин, нек-рые растительные слизи — энергетич. резерв клеток. Целлюлоза и гемицеллюлозы клеточной стенки растений, хитин беспозвоночных и грибов, пептидогликан прокариот, мукополисахариды соединит. ткани животных — опорные П. Камеди растений, капсульные П. микроорганизмов, гиалуроновая к-та и гепарин у животных выполняют защитные функции. Липополисахариды бактерий и разнообразные гликопротеиды поверхности животных клеток обеспечивают специфичность межклеточного взаимодействия и иммунологич. реакций.

Биосинтез П. заключается в последовательном переносе моносахаридных остатков из соотв. нуклеозиддифосфатсахаров с помощью специфич. гликозилтрансфераз либо непосредственно на растущую полисахаридную цепь, либо путём предварит. сборки олигосахаридного повторяющегося звена на т. н. липидном переносчике (фосфате полиизопреноидного спирта) с последующим транспортом через мембрану и полимеризацией под действием специфич. полимеразы. Разветвлённые П. типа амилопектина или гликогена образуются путём ферментативной перестройки растущих линейных участков молекул типа амилозы. Многие П. получают из природного сырья и используют в пищ. (крахмал, пектины) или химич. (целлюлоза и её производные) пром-сти и в медицине (агар, гепарин, декстраны).

ПОЛИСПЕРМИ́Я (от *поли*. . . и *сперма*), у животных — проникновение в яйцо при оплодотворении до неск. десятков сперматозоидов. Различают физиол. и патологич. П. Физиологическая П. известна у членистоногих (насекомые, паукообразные) и хордовых (акуловые рыбы, хвостатые земноводные, пресмыкающиеся и птицы). В цитоплазме яйца головки всех сперматозоидов преобразуются в муж. пронуклеусы. Один из них соединяется с жен. пронуклеусом, образуя ядро зиготы, а остальные дегенерируют (иногда после неск. митотич. делений). Патологическая П. наблюдается у физиологически моноспермных животных в условиях, когда механизмы, защищающие яйцо от проникновения сверхчисленных сперматозоидов, оказываются недостаточно эффективными, напр. при слишком высокой концентрации сперматозоидов или плохом физиол. состоянии яиц. Все проникшие в яйцо сперматозоиды включаются в развитие, что обычно вызывает глубокие его нарушения и гибель зародыша. У растений П.— оплодотворение яйцеклетки и вторичного ядра зародышевого мешка несколькими спермиями (обычно двумя), независимо от их дальнейшей судьбы.

ПОЛИ́СТИХУМ, многорядник (*Polystichum*), род папоротниковидных сем. асплениевых (Aspleniaceae). Травянистые растения с короткими восходящими (редко ползучими) чешуйчатыми корневищами. Листья б. ч. перистые или дваждыперистые, сегменты нередко с колючими зубцами. Сорусы располагаются на боковых жилках и прикрыты щитовидным, иногда опадающим индузием. 135 (по др. данным, до 200) видов, в умеренных поясах обоих полушарий и в горах тропиков; в СССР — 10 видов. Растут в тенистых лесах, на скалах и открытых склонах, в горах — до альпийского пояса. Размножаются корневищами или выводковыми почками, расположенными на стержне листьев. Разводятся как декор. растения в открытом грунте и оранжереях. Нередко П. с др. родами выделяют в сем. аспидиевых (Aspidiaceae).

ПОЛИТЕНИ́Я (от *поли*. . . и лат. taenia — повязка, лента), образование в ядре соматич. клеток нек-рых двукрылых, простейших и растений гигантских многонитчатых (политенных) хромосом, превышающих по размерам в сотни раз обычные. За счёт многократной репликации исходной хромосомы без последующего её расхождения число хромонем (иногда св. 1000) и кол-во ДНК увеличиваются, что и приводит к увеличению диаметра и длины хромосом. П. впервые описана Э. Бальбиани в 1881. Благодаря неравномерной спирализации в политенных хромосомах образуются диски (тёмные поперечные полосы), выявляемые при окраске хромосом. Число, размер и характер расположения дисков специфичны для вида. П. используют для построения карт хромосом, обнаружения хромосомных перестроек; сравнение цитологич. карт политенных хромосом позволяет определять видовую принадлежность особей разных популяций и способствует пониманию процессов микроэволюции и видообразования.

ПОЛИ́ТРИХУМ (*Polytrichum*), род бриевых мхов. Многолетние крупные мхи с горизонтальным первичным безлистным стеблем — ризомом и с прямостоячими вторичными густооблиственными стеблями наиб. сложного среди мхов строения. Коробочки призматические до кубических, с шейкой. Ок. 100 видов, по всему земному шару, в СССР более 10 видов. Растут в горах, лесах, на болотах и в тундре. Наиб. известен П. обыкновенный, или кукушкин лён (*P. commune*), распространённый в заболоченных таёжных лесах-долгомошниках. Растёт крупными подушкообразными дернинами. Стебель выс. до 40—50 см, густо покрыт высоковлагалищными листьями с ассимиляц. пластиночками на верх. стороне листа. Обильно спороносит. Коробочка на длинной ножке, сверху закрыта легко опадающим колпачком с тонкими, направленными вниз волосками, к-рые напоминают льняную пряжу (отсюда второе назв.). Благодаря образованию густой дернины и строению листьев, П. обыкновенный способствует поверхностному накоплению влаги и заболачиванию местообитаний. См. рис. 7 в табл. 11.

ПОЛИФАГИ́Я (от *поли*. . . и . . .*фагия*), многоядность, использование животными (полифагами) разл. растит. и животной пищи. Так, гусеницы лугового мотылька (*Pyrausta sticticalis*) питаются примерно на 160 видах растений; рыжие лесные муравьи (*Formica rufa*) поедают сотни видов насекомых и др. беспозвоночных, а также нек-рые растения. Многоядны лягушки, ящерицы, малоспециализир. хищные птицы — канюки, коршуны. П. обычно связана с определёнными анатомич., физиол. и биохимич. адаптациями пищеварит. системы (состав пищеварит. ферментов у полифагов значительно шире, чем у стенофагов). Крайняя степень П.— эврифагия. Биол. преимущество П. в том, что она обеспечивает существование животных в умеренных и высоких широтах с неустойчивыми запасами отд. видов кормов. Обычна в биоценозах с бедным видовым составом. Слабая сторона П.— менее эффективное использование отд. видов пищи. П. может переходить в стенофагию (монофагию) при адаптации животных к одному или немногим видам пищи. Ср. *Монофагия*, *Олигофагия*.

ПОЛИФИЛИ́Я (от *поли*. . . и греч. phýlon — племя, род), происхождение данной группы организмов от неск. предковых групп, не связанных близким родством. П. осуществляется путём *конвергенции* и противопоставляется *монофилии*, как эволюц. принципу, основанному на *дивергенции*. С позиций филогенетич. систематики установление полифилетич. происхождения данного таксона требует его разделения на соотв. число монофилетич. групп. Напр., была доказана П. зайцеобразных и грызунов, прежде объединявшихся в один отр., а ныне выделенных в два самостоят. отряда. Иногда термином «П.» обозначают пересечение таксономич. границы между предковой и дочерней группами организмов неск. родственными филетич. линиями, эволюционировавшими параллельно (см. *Параллелизм*), что в действительности является особым случаем монофилетич. эволюции, наз. иногда парафилией.

ПОЛИХРО́ННЫЕ ФЛО́РЫ (от *поли*. . . и греч. chrónos — время), устойчивые во времени и наиб. широко распространённые в пространстве флоры геол. прошлого. Термином «П. ф.» иногда обозначают также крупнейшие этапы развития растит. мира Земли (талассофит, палеофит, мезофит, кайнофит). Более ограниченные регионально флоры нередко наз. геофлорами.

ПОЛИЦЕНТРИ́ЗМ (от *поли*. . . и лат. centrum — средоточие, центр), теория, согласно к-рой существовало неск. центров (областей) происхождения человека совр. вида (неоантропа) от более ранних гоминид (палеоантропов и архантропов). Основателем П. считается амер. антрополог Ф. Вейденрейх, выделивший 4 центра происхождения неоантропа и его рас. Против П. свидетельствует отсутствие достаточно значит. морфологич. соответствия между ископаемыми формами людей и совр. расами, живущими на этой же территории, и большое сходство рас совр. человека между собой по многим не связанным друг с другом признакам. П. противостоит теории *моноцентризма*.

● Алексеев В. П., Географические очаги формирования человеческих рас, М., 1985.

ПОЛИЭМБРИОНИ́Я (от *поли*. . . и *эмбрион*), у животных — развитие неск. зародышей (близнецов) из одной зиготы. Все эти однояйцевые близнецы всегда одного пола. Различают специфич. П. (свойственную данному виду) и спорадич. (случайную). Специфическая П. свойственна нек-рым мшанкам, паразитич. перепончатокрылым насекомым, из млекопитающих — броненосцам. Напр., у наездников из рода *Litomastix* из одной зиготы образуется до 3000 личинок; у броненосца *Dasypus hybridus* из

одного яйца развивается 7—9 зародышей, лежащих каждый в собств. амнионе, но имеющих общий хорион. Спорадическая П. встречается у всех животных, особенно часто у нек-рых гидроидных полипов и дождевых червей. У позвоночных она возникает путём разделения зародыша на неск. частей обычно до или в начале гаструляции. У человека в случае спорадич. П. рождается неск. (2—5) генетически однородных близнецов одного пола. В эксперименте П. получена у мн. видов животных.

У растений П.— образование неск. зародышей в одном семени. При истинной П. неск. зародышей развиваются в одном зародышевом мешке из одной зиготы в результате неправильного её деления (напр., у нек-рых тюльпанов) или вследствие расщепления предзародыша либо его верхушечной клетки (напр., у кувшинки). При ложной П. зародыши образуются либо в результате развития в семяпочке неск. зародышевых мешков (земляника, пиретрум и др.), либо благодаря развитию не одной из 4 мегаспор, как обычно, а нескольких (напр., у лилии, манжетки), либо благодаря развитию дополнит. апоспорических (из вегетативных клеток) зародышевых мешков наряду с нормальным (напр., у ястребинки, полыни). Добавочные зародыши могут возникать без оплодотворения из клеток нуцеллуса или интегументов.

● Поддубная-Арнольди В. А., Общая эмбриология покрытосеменных растений, М., 1964.

ПОЛЛИНА́РИЙ (от лат. pollen, род. падеж pollinis — тонкая мука, пыльца), спец. образование, приспособленное для переноса больших масс пыльцы насекомыми или птицами на рыльце цветка. Состоит из поллиния, ножки и прилипальца (подушечки), к-рым П. приклеивается к опылителю.

ПОЛЛИ́НИЙ (от лат. pollen, род. падеж pollinis — тонкая мука, пыльца), пыльцевые зёрна одной половины пыльника (теки), склеенные в общую массу особым веществом — висцином; часть поллинария. При прорастании на рыльце П. образует большое число пыльцевых трубок, что является приспособлением для надёжного обеспечения оплодотворения. П. характерны для ластовневых и орхидных.

ПОЛОВО́Е РАЗМНОЖЕ́НИЕ, различные формы размножения организмов, при которых новый организм развивается обычно из зиготы, образующейся в результате слияния жен. и муж. половых клеток — гамет. При П. р. образуются гаметы с перекомбинированными (см. *Рекомбинация*) родительскими хромосомами. Слияние при *оплодотворении* генетически разл. гамет приводит к возникновению неидентичных особей, т. е. увеличению изменчивости потомства, что создаёт благоприятные условия для естеств. отбора. Возникновение П. р. в процессе эволюции сопряжено с дифференцировкой гамет и развитием у организмов совокупности половых признаков — *пола*, обеспечивающего половой процесс. П. р. свойственно всем эукариотам, однако преобладает оно у животных и высших растений; *конъюгация* у инфузорий и нек-рых бактерий по генетич. значению близка к П. р., т. к. сопровождается обменом наследственным материалом. Эволюционно позже возникла редуцированная форма П. р.— *партеногенез*. Наряду с раздельнополыми формами есть мн. группы животных, к-рым свойствен *гермафродитизм*. В зависимости от формы, относит. величины и подвижности гамет разного пола различают след. виды полового процесса: *изогамию, гетерогамию, оогамию*. Ср. *Бесполое размножение, Вегетативное размножение*.

● Смит Дж. М., Эволюция полового размножения, пер. с англ., М., 1980.

ПОЛОВО́Е СОЗРЕВА́НИЕ, пубертатный период (от лат. pubertas, род. падеж pubertatis — возмужалость, половая зрелость), период в индивидуальном развитии животных и человека, в течение к-рого организм становится способным к половому размножению, т. е. достигает половозрелости. По завершении П. с. наступает репродуктивный период. Прослеживается связь между размерами тела, продолжительностью жизни и временем наступления П. с. У недолго живущих мелких видов П. с. наступает раньше. Так, у коловраток П. с. наступает на 4—5-е сут (живут 30—35 сут), у мелких рыб (гамбузии) на 1-м году жизни, у крупных рыб, живущих десятки лет,— на 5—15-м году и позднее. Большинство птиц становится половозрелым на 1-м или на 2-м году жизни. Опоссумы, кроты и нек-рые др. насекомоядные, летучие мыши, зайцы, дикобразы (продолжительность жизни ок. 10 лет) достигают П. с. в возрасте ок. 1 года; ленивцы, муравьеды, панголины, ластоногие, живущие до 15—30 лет,— на 2—5-м году жизни. В то же время у волчьих при такой же продолжительности жизни первый гон наступает уже на 6—8-м мес. У мн. крупных хищников (пантера, тигр, леопард, лев), живущих до 30 лет и более, П. с. наступает на 3—5-м году жизни, у усатых китов и кашалотов (живут до 45—50 лет) — на 4—6-м году, у слонов (живут до 60—70 лет) — на 12—20-м году. Низшие обезьяны достигают половозрелости на 2—4-м году жизни, человекообразные — на 8—10-м. Самки большинства видов животных становятся половозрелыми раньше самцов. В отличие от остальных животных, период П. с. у приматов растянут на много месяцев, а у человека на неск. лет. Первые половые циклы женщин проходят без овуляций, без менструаций. Человек достигает П. с. до окончания роста и развития, что встречается также у мн. животных. П. с. у человека протекает с 8—9 до 16—17 лет у женщин и с 10—11 до 19—20 у мужчин.

ПОЛОВО́Й ДИМОРФИ́ЗМ (от греч. di-, в сложных словах — вдвое, дважды, и morphḗ — форма), различия признаков муж. и жен. особей раздельнополых видов; частный случай полиморфизма. Возникновение П. д. связано с действием полового отбора. У многоклеточных животных П. д. полностью развивается к периоду половой зрелости и связан гл. обр. с различиями в строении половых органов, а также с различием *вторичных половых признаков*. Различают постоянный и сезонный П. д. Постоянный — мало зависит или не зависит от сезонных условий. Он характерен для мн. беспозвоночных (особенно червей, членистоногих) и позвоночных; напр., у одних животных самцы значительно мельче самок, у других, наоборот, они крупнее. У самцов признаки П. д. бывают связаны с приспособлениями для удержания самки при копуляции (напр., присоски на передних ногах жука-плавунца), у самок — с откладыванием яиц, выкармливанием детёнышей (напр., яйцеклад у мн. насекомых, млечные железы у млекопитающих). Нередко самцы окрашены ярче самок (мн. бабочки, птицы и др.), что связано с покровительств. окраской и меньшей подвижностью самок, чаще осуществляющих заботу о потомстве. Проявлением П. д. являются и такие вторичные половые признаки, как «рога» жуков-оленей, бивни самцов нарвала и слона, рога самцов мн. оленей и др., представляющие оружие для «турнирных боёв» за самку. Сезонный П. д., или брачный наряд, проявляющийся только в период размножения, известен у мн. рыб (напр., яркая расцветка самца у гольяна) и земноводных (напр., развитие гребня и яркой расцветки у самца тритона).

У человека П. д., кроме различий в строении половых органов, выражается в более мощном развитии у мужчин скелета и мускулатуры, волосяного покрова на лице и ряде др. признаков, у женщин — в развитии грудных желёз, бо́льшей ширине бёдер и др.

У цветковых растений постоянный П. д. наиб. ярко выражен у двудомных, напр. конопли, у к-рой муж. особи (посконь) отличаются от жен. (матерка) меньшей длиной стебля, менее густой листвой, бо́льшим выходом волокна. У ряда двудомных растений (ивы, эвкоммии и др.) П. д. выражен только в разл. строении муж. и жен. цветков.

ПОЛОВО́Й ОТБО́Р, форма естеств. отбора у ряда групп животных, основанная на соперничестве особей одного пола (чаще мужского) за спаривание с особями др. пола. В результате П. о. или при его участии у мн. видов животных в процессе эволюции возникли и развились *вторичные половые признаки*. Особи одного вида с более резко выраженными вторичными половыми признаками (напр., у самцов — яркое оперение, мощные рога, клыки) легче привлекают особей др. пола, что ведёт к их преим. размножению. Концепция П. о., выдвинутая Ч. Дарвином (1859, 1871) в связи с интерпретацией фактов *полового диморфизма*, объясняет происхождение мн. признаков, к-рые биологами, отвергающими эту концепцию, считаются бесполезными или даже вредными и для особи, и для вида (напр., сильная разветвлённость рогов у оленей, ослабляющая их значение как органов защиты или нападения, длинный тяжёлый хвост у самцов нек-рых птиц во время брачного периода). «Борьба» между самцами не ставит вопрос о выживаемости, о борьбе за условия, необходимые для жизни (пища, жизненное пространство и т. д.). «Побеждённые», как правило, выживают и могут быть даже более долговечными, чем победители, а в последующий сезон спаривания могут оказаться «победителями». П. о. отсутствует в большинстве типов животных и у всех растений; как фактор филогенетич. развития он действует только на высших этапах развития разл. групп животных, гл. обр. у птиц и млекопитающих, в связи с развитием нервной системы и её сигнальной деятельности.

● Дарвин Ч., Происхождение человека и половой отбор, пер. с англ., Соч., т. 5, М., 1953.

ПОЛОВО́Й ФА́КТОР (устар. термин), группа генов трансмиссивной плазмиды, придающая бактериальной клетке свойства донора (муж. клетка) в процессе конъюгации. См. *Фертильности фактор*.

ПОЛОВО́Й ХРОМАТИ́Н, участки хроматина, определяющие различие интерфазных ядер у особей разных полов, связанные с особенностями структуры или функционирования половых хромосом. Различают Y-П. х. (Y-хроматин) и X-

П. х. (Х-хроматин). Y-хроматин — структурный гетерохроматин Y-хромосомы человека, выявляющийся в интерфазном ядре с помощью флюорохромов в ультрафиолетовом свете. Х-хроматин, или тельце Барра,— интенсивно красящаяся основными красителями структура (0,7—1,2 мкм), находящаяся в ядрах разных типов клеток самок, образован в норме одной из двух половых хромосом гомогаметного пола. Эта хромосома спирализована и вследствие этого неактивна. При наличии большего числа Х-хромосом такой инактивации подвергаются все, кроме одной Х-хромосомы. Поэтому кол-во телец П. х. на единицу меньше числа Х-хромосом и служит диагностич. признаком при определении их кол-ва. Подобный механизм образования П. х. имеется у большинства млекопитающих.

ПОЛОВО́Й ЦИКЛ, периодически повторяющиеся у половозрелых самок высших многоклеточных животных морфофизиологич. процессы, связанные с размножением. У особей, размножающихся в течение всего года, они повторяются многократно и непрерывно (полициклические животные). Полицикличность характерна также для многих видов, размножающихся сезонно и имеющих в течение активного периода размножения неск. П. ц. (напр., гонадотрофич. циклы у кровососущих комаров). У нек-рых животных, обитающих гл. обр. в умеренных и средних широтах, в единственный репродуктивный период года бывает только один П. ц. (моноциклические животные). Продолжительность и характер циклов широко варьируют у разл. видов, а также у особей одного вида. Наиб. простой П. ц. (у большинства беспозвоночных, у рыб, земноводных и пресмыкающихся) состоит только из фолликулярной стадии, в течение к-рой происходит рост и созревание яиц и выведение их во внеш. среду (икрометание у рыб и земноводных, откладывание яиц у пресмыкающихся). У птиц П. ц. состоит из трёх стадий: фолликулярной (рост, созревание и овуляция яиц в яичниках), стадии насиживания снесённых яиц и стадии вскармливания птенцов.

Полный П. ц. свойствен плацентарным млекопитающим и включает четыре стадии. На фолликулярной стадии в яичниках растут фолликулы, к-рые выделяют эстрогены, вызывающие у самки при наличии соотв. внеш. условий половое возбуждение (охоту) и сильный прилив крови к половым органам. По мере созревания фолликулов происходит их разрыв (овуляция) и образующиеся яйцеклетки поступают в яйцеводы, где может происходить оплодотворение, а затем в матку. После овуляции начинается лютеиновая стадия, или стадия жёлтого тела, в течение к-рой происходит превращение опустевших яйцевых фолликулов в жёлтые тела, выделяющие в кровь прогестерон. Под его действием тормозится развитие фолликулов и происходит увеличение стенок матки и молочных желёз. После оплодотворения и имплантации оплодотворённого яйца в стенку матки начинается стадия беременности, за к-рой следует стадия лактации. На протяжении двух последних стадий продолжают функционировать жёлтые тела. Если не наступает оплодотворения, то П. ц. (т. н. холостой) будет ограничен двумя первыми стадиями. Ритмической смене процессов в яичниках (овариальный цикл) соответствуют циклич. изменения, происходящие в матке и влагалище. В матке стадия покоя предшествует началу фолликулярной фазы в яичниках. На следующей за ней пролиферативной стадии происходит утолщение матки, набухание эпителия, выстилающего её полость, и т. д. После овуляции начинается секреторная стадия, в ходе к-рой под действием прогестерона матка становится готовой к имплантации зиготы. Стадия инволюции наступает в случае, когда не происходит оплодотворения, жёлтое тело деградирует и матка возвращается в состояние покоя. Циклические процессы во влагалище (*эстральный цикл*) также включают четыре стадии — предтечки (проэструс), течки (эструс) — соответствует концу фолликулярной фазы и овуляции, послетечки (метаэструс), синхронной лютеиновой фазе, и стадию покоя (диэструс). У большинства млекопитающих П. ц. эстральный, у приматов и человека — менструальный.

У самцов животных, размножающихся сезонно, с наступлением брачного периода в гонадах начинается рост и созревание семенных клеток, к-рые завершаются примерно одновременно с наступлением течки у самок. У полициклич. животных самцы имеют постоянную потенцию, реализующуюся в зависимости от готовности самки к спариванию.

П. ц. регулируются нервной и эндокринной системами. У позвоночных они протекают под действием половых гормонов, секреция к-рых управляется гонадотропными гормонами гипофиза по сигналам гипоталамуса (рилизинг-гормоны) под контролем ЦНС.

ПОЛОВЫ́Е ГОРМО́НЫ, биологически активные вещества, вырабатываемые в половых железах, надпочечниках и плаценте и регулирующие половую дифференцировку, развитие первичных и вторичных половых признаков, половое размножение и половое поведение, а также влияющие на обмен веществ. По химич. природе — стероиды или полипептиды. Биосинтез П. г. регулируется гонадотропными гормонами гипофиза по механизму обратной связи. Стероидные П. г. делят на муж.— андрогены, жен.— эстрогены и гестагены (осн. представитель — прогестерон). И муж., и жен. П. г. образуются у особей обоих полов, но в разл. соотношениях. Полипептидные П. г.— релаксин, а также ингибитор, секретируемый семенными канальцами семенников, а в незначит. кол-вах и фолликулами яичников,— подавляют продукцию фолликулостимулирующего гормона в клетках гипофиза. П. г. применяют в медицине. Гормональные вещества, регулирующие половое размножение, известны у мн. беспозвоночных и нек-рых растений.

● Hormonal control of reproduction, 2 ed., Camb., 1984.

ПОЛОВЫ́Е О́РГАНЫ, гениталии (organa genitalia), служат для полового размножения животных. К П. о. относятся половые железы, или гонады (семенники, яичники и гермафродитные железы), половые протоки (семяпроводы и яйцеводы), т. н. дополнит. и копулятивные органы (при внутр. осеменении). В гонадах созревают половые клетки — гаметы, к-рые обычно выводятся из организма через яйцеводы и семяпроводы (у нек-рых животных — через протоки органов выделения). К дополнит. органам относятся разл. железы, семенные сумки и семяприёмники.

У губок и нек-рых низших ресничных червей ещё нет локализованных гонад и половые клетки, рассеянные в паренхиме, выводятся через разрыв стенки тела или ротовое отверстие. Мн. плоские черви обладают сложной гермафродитной половой системой с разнообразными дополнит. и копулятивными органами. У кольчатых червей, водных членистоногих, онихофор, моллюсков, эхиурид, сипункулид, щупальцевых, щетинкочелюстных, погонофор и мн. вторичноротых гонады развиваются на стенках целома; половыми протоками служат целомодукты, не соединённые с гонадами.

Значит. усложнения в строении половой системы связаны с появлением гермафродитизма и внутр. оплодотворения (большинство плоских червей и нек-рые группы моллюсков), а также с переходом к наземной жизни (паукообразные, насекомые, высшие позвоночные). У мн. полихет и большинства позвоночных в процессе развития возникает связь П. о. с выделит. системой (к-рая берёт на себя функцию выделения половых продуктов), в результате чего у позвоночных развивается единая мочеполовая система. У самцов половые продукты выводятся из гонад в задний отдел пронефроса — опистонефрос — и далее в первичный мочеточник — вольфов канал, открывающийся в клоаку или в мочеполовой синус. У самок яйцеклетки сначала попадают в полость тела, а затем улавливаются открытым передним концом яйцевода — мюллерова канала, к-рый открывается позади в клоаку или в мочеполовой синус. У плацентарных млекопитающих средние отделы яйцеводов образуют матку, а задние — влагалище.

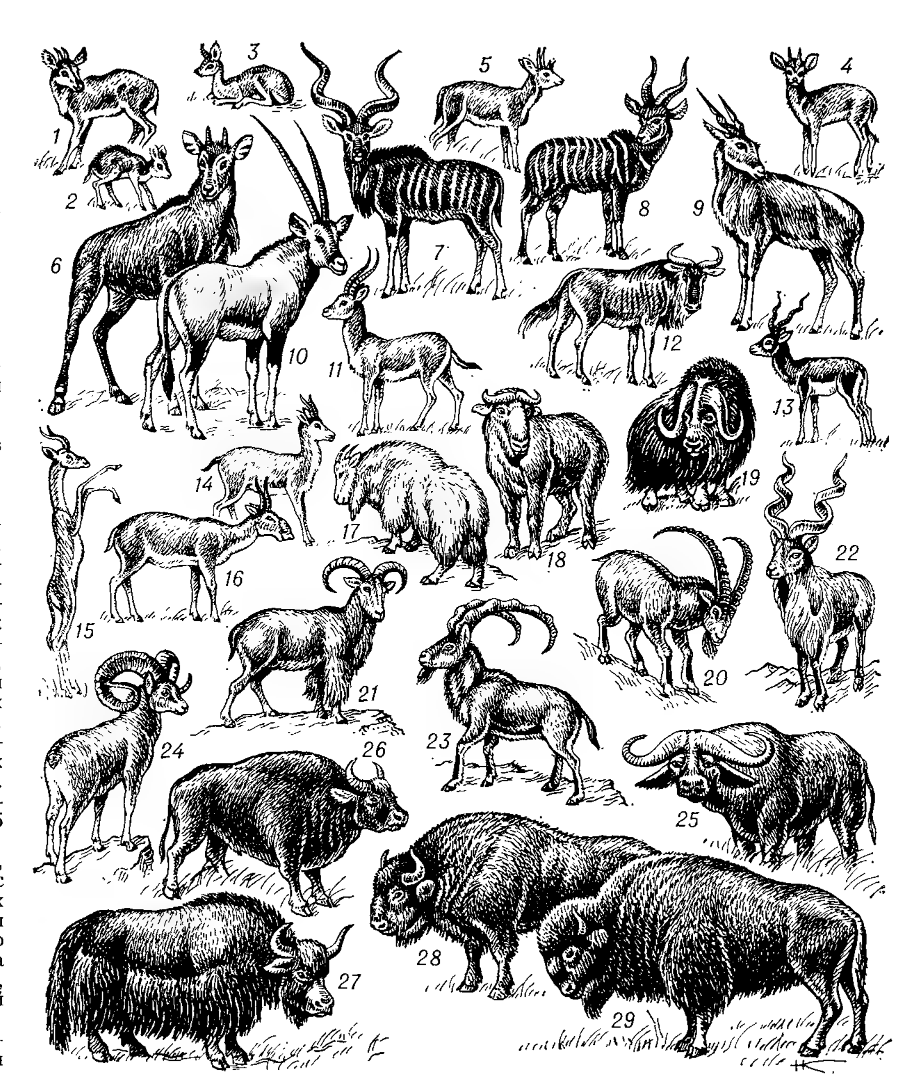
ПОЛОВЫ́Е РЕФЛЕ́КСЫ, рефлекторные реакции, направленные на воспроизведение вида. Разнообразие и сложность П. р. определяются тесным переплетением приобретённых и унаследованных форм поведения: от элементарных П. р., возникающих при возбуждении соотв. рефлексогенных зон (напр., эрекция, эякуляция), до таких сложных поведенческих актов, как «турнирные бои» самцов, «ухаживание», гнездостроение и др. П. р. тесно связаны с гормональным состоянием организма и факторами внеш. среды и являются ярким примером зависимости поведения от уровня доминирующей биол. *мотивации*.

ПОЛОВЫ́Е ХРОМОСО́МЫ, хромосомы, определяющие различие кариотипов особей разных полов у раздельнополых организмов. Пол, имеющий 2 одинаковые П. х., обозначаемые обычно как Х-хромосомы, наз. гомогаметным. Гетерогаметный пол у разных видов животных и растений имеет либо одну Х-хромосому (тип ХО), либо пару различающихся П. х.— Х и Y (тип XY). Как в типе XY (человек, др. млекопитающие, дрозофила), так и в типе ХО (клопы, кузнечики) в большинстве случаев гетерогаметен муж. пол. В этом случае у самок в результате мейоза образуются гаметы, содержащие все по одной Х-хромосоме, у самцов одни гаметы формируются с Х-, другие — с Y хромосомой или без П. х. Оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом, несущим Х-хромосому, приводит к образованию ХХ-зиготы, из к-рой развивается жен. особь; оплодотворение сперматозоидом, не содержащим Х-хромосомы, приводит к появлению муж. особи. У птиц, бабочек, нек-рых пресмыкающихся и земноводных гомогаметен муж. пол, а гетерогаметен женский.

П. х. содержат гены, определяющие не только половые, но и др. признаки организма, к-рые наз. сцепленными с полом. Y-хромосома (по сравнению с X-хромосомой) часто обеднена генами, содержит много структурного гетерохроматина и, как правило, меньше по размеру. Большинство генов X хромосомы не представлены в Y хромосоме, но доза их обычно компенсируется у гомогаметного пола (см. *Половой хроматин*). Нерасхождение П. х. у одного из родителей в момент образования половых клеток приводит к нарушениям развития организма. См. также *Пол*.

ПО́ЛОЗЫ (*Coluber*), род змей сем. ужовых. Дл. до 2,4 м. Тело сверху одноцветное, иногда с тёмными полосами и пятнами, снизу светлое. Ок. 30 видов, в Юж. Европе, в умеренных и тропич. областях Азии, в Сев. и Вост. Африке, в Сев. Америке; в СССР — 8 видов. Наиб. известен желтобрюхий П. (*C. jugularis*), дл. св. 2 м, обитающий в Европ. части, на Кавказе и на Ю. Туркмении. Питаются П. преим. мышевидными грызунами, ящерицами, птенцами и мелкими птицами, молодые П. нек-рых видов — насекомыми. Подвижны. Жертву душат, обвивая её кольцами тела или прижимая к земле. Яйцекладущие, самки откладывают от 3 до 40 яиц. Укус П. болезнен, но безопасен. К П. близки также роды лазающих П. (*Elaphe*), большеглазых П. (*Ptyas*) и др. Из них леопардовый П. (*E. situla*) и эскулапова змея, встречающиеся в СССР,— в Красных книгах МСОП и СССР, большеглазый П. (*P. mucosus*), обитающий на Ю. Туркмении,— в Красной книге СССР. См. рис. 4, 5 в табл. 43.

ПОЛОРО́ГИЕ (Bovidae, или Cavicornia), семейство парнокопытных. Известны с нижнего олигоцена. Размеры от мелких (дикдики) до крупных (быки). Самцы обычно крупнее самок. У самцов, часто и у самок, пара рогов (лишь у самца четырёхрогой антилопы 2 пары рогов), покрытых не сменяемыми в течение всей жизни полыми роговыми чехлами. Систематика П. окончательно не разработана. 6 подсем.: Cephalophinae — дукеры (2 рода); Neotraginae — карликовые антилопы, дикдики, антилопы-прыгуны (1 вид), бейры (1 вид), стенбоки, ориби (1 вид); Antilopinae — четырёхрогие антилопы (1 вид), нильгау (1 вид), лесные антилопы, ориксы (1 вид), аддаксы (1 вид), водяные козлы, импалы (1 вид), лошадиные антилопы, конгони (1 вид), гну и др.; Gazellinae — гарны (1 вид), спрингбоки (1 вид), дзерены, газели, геренуки (1 вид) и др.; Caprinae — сайгаки, оронго, горалы, сероу, снежные козы, серны, такины, овцебыки, тары — все по 1 виду, горные козлы, голубые бараны (1 вид), гривистые бараны (1 вид), горные бараны; Bovinae — буйволы, быки настоящие, зубры; всего 43 рода, ок. 125 видов. На всех материках, кроме Австралии и Антарктиды. В СССР — 15 видов. Гл. обр. травоядные. Преим. полигамы. Детёнышей 1—5. Большинство обычно держатся небольшими семейными группами; нек-рые антилопы иногда образуют относительно большие стада, часто совместно с др. животными (слонами, зебрами, страусами, др. антилопами). Численность мн. видов сокращается; нек-рые сохранились лишь в нац. парках. В Красных книгах МСОП (26 видов, 21 подвид) и СССР (5 видов, 10 подвидов).



Полорогие: *1* — кустарниковый дукер (*Sylvicapra grimmia*); *2* — карликовая антилопа (*Neotragus pygmaeus*); *3* — рыжебрюхий дикдик (*Madoqua phillipsi*); *4* — антилопа-прыгун (*Oreotragus oreotragus*); *5* — четырёхрогая антилопа (*Tetracerus quadricornis*); *6* — нильгау (*Boselaphus tragocamelus*); *7* — большой куду (*Tragelaphus strepsiceros*); *8* — бонго (*Tragelaphus euryceros*); *9* — канна (*Tragelaphus oryx*); *10* — орикс (*Oryx gazella*); *11* — личи (*Kobus leche*); *12* — голубой гну (*Connochaetes taurinus*); *13* — гарна (*Antilope cervicapra*); *14* — джейран (*Gazella subgutturosa*); *15* — геренук (*Litocranius walleri*); *16* — сайгак (*Saiga tatarica*); *17* — снежная коза (*Oreamnos americanus*); *18* — такин (*Budorcas taxicolor*); *19* — овцебык (*Ovibos moschatus*); *20* — сибирский козёл (*Capra sibirica*); *21* — гривистый баран (*Ammotragus lervia*); *22* — винторогий козёл (*Capra falconeri*); *23* — бородатый козёл (*Capra aegagrus*); *24* — архар (*Ovis ammon*); *25* — африканский буйвол (*Bubalus caffer*); *26* — гаур (*Bos gaurus*); *27* — як (*Bos mutus*); *28* — зубр (*Bison bonasus*); *29* — бизон (*Bison bison*).

● Соколов И. И., Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae), М.—Л., 1953.

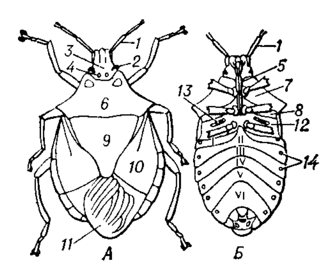
ПОЛОСА́ТИКИ (Balaenopteridae), семейство усатых китов. Дл. от 6 до 33 м. На брюхе параллельные полосы — складки (17—120 шт.). Грудные плавники 4-палые, узкие. Пластины китового уса широкие, выс. до 1 м, оба ряда спереди смыкаются. 2 рода: настоящие полосатики (*Balaenoptera*), 5 видов — малый П., сейвал, голубой кит, финвал, полосатик Брайда (*B. edeni*), и горбатые киты (*Megaptera*), с единств. видом. Все виды — в водах СССР. Развита звуковая коммуникация. Детёныш родится в тёплых водах. Лактация в осн. 6—8 мес. Численность в результате промысла в 20 в. резко сократилась. В Красных книгах МСОП (3 вида) и СССР (4 вида).

ПОЛОСА́ТЫЕ ГИЕ́НЫ (*Hyaena*), род гиеновых. Дл. тела 91—120 см, хвоста ок. 30 см. Окраска серая с тёмными поперечными полосами. Грива хорошо развита. 2 вида: полосатая гиена (*H. hyaena*) и бурая гиена (*H. brunnea*). Обитают почти по всей Африке, в Передней, Ср. и М. Азии. В СССР — полосатая гиена, в Закавказье, Туркмении, юж. р-нах Узбекистана и Таджикистана. Питается преим. падалью. Ареал сокращается; в СССР в Закавказье сохранилась лишь местами в вост. части, исчезла в Каракумах и по Амударье. В Красной книге СССР. Бурая гиена и один подвид полосатой гиены — в Красной книге МСОП. В неволе размножаются.

ПОЛОСА́ТЫЙ ТЮЛЕ́НЬ, крылатка (*Histriophoca fasciata*), млекопитающее сем. тюленевых. Единств. вид рода.

Дл. обычно 150—165 см, масса до 150 кг. Новорождённый (дл. ок. 85 см) покрыт мягкими, длинными, белыми волосами (белёк), молодые тюлени пепельно-серые, окраска взрослых — белые полосы на тёмном фоне. Ареал — Охотское м., Берингово и самая юж. часть Чукотского. Размножается на дрейфующих льдах. Питается головоногими моллюсками, ракообразными, меньше рыбой. По льду движется быстро. Числ. ок. 200 тыс. (70-е гг. 20 в.). Промысел лимитирован. Иногда П. т. относят к роду тюленей обыкновенных.

ПОЛУЖЕСТКОКРЫ́ЛЫЕ, клопы (Heteroptera, или Hemiptera в узком смысле), отряд насекомых. Наиб. близки к сосущим равнокрылым, с к-рыми иногда объединяются (как подотряд) в отр. членистохоботных (Rhynchota, или Hemiptera в широком смысле). Известны с юры. Дл. 0,7—120 мм. Ротовой



Наружное строение клопа: *А* — со спинной стороны, *Б* — с брюшной стороны; *1* — усик; *2* — сложный глаз; *3* — темя; *4* — простой глазок; *5* — хоботок; *6* — переднеспинка; *7* — переднегрудь; *8* — среднегрудь; *9* — щиток; *10* — плотная часть надкрылья; *11* — перепончатая часть надкрылья; *12* — заднегрудь; *13* — отверстие пахучей железы; *14* — дыхальца; I—VI — сегменты брюшка.

аппарат колюще-сосущий, в виде членистого хоботка на вершине головы. Усики из 4 или 5, иногда 1—3 члеников. Крылья (2 пары) в покое обычно плоско сложены, прикрывая сверху брюшко, верхние (надкрылья) состоят из кожистой части у основания и плёнчатой вершинной части (перепоночка). Как правило, есть пахучие железы; их отверстия расположены у взрослых особей на груди, у личинок — на брюшке; выделения с характерным запахом. Превращение неполное. Цикл развития: яйцо, обычно 5 (реже 4) личиночных (нимфальных) стадий (личинки похожи на взрослых) и взрослое насекомое. Как правило, генерация одногодовая, на юге — 2—3 поколения в год. Зимуют взрослые П. в укрытиях.

50 сем., 25—30 тыс. (по др. системе, ок. 40 тыс.) видов, распространены широко, многочисленны в тропиках; в СССР 2—2,5 тыс. видов из 40 сем.; наиб. богата фауна П. в Ср. Азии и Закавказье. Большинство видов на суше, нек-рые в воде (водные П.) и на её поверхности (водомерки). Осн. семейства и группы сем. П.: из пресноводных — гребляки, гладыши, водяные скорпионы, плавты; из наземных — слепняки, кружевницы, хищнецы, подкорники, краевики, щитники. Наземные П. обычно живут на растениях, иногда на поверхности почвы, в подстилке, под корой, в аридных местах — в почве, песке. Водные П. плавают или ползают по дну и растениям, но дышат, поднимаясь к поверхности воды, атмосферным воздухом (кроме одного рода сем. плавтов, имеющих спец. приспособление из волосков — пластрон, обеспечивающий диффузию кислорода из воды). Хищники (питаются соком насекомых и др. беспозвоночных), растительноядные (высасывают соки растений, гл. обр. генеративных органов и семян), со смешанным питанием, а также паразиты теплокровных животных и человека. Растительноядные могут вредить сел. и лесному х-ву, водные — рыбному х-ву, уничтожая икру и мальков; здоровью человека могут наносить вред постельный клоп и нек-рые хищнецы. Мн. хищные П. уничтожают вредителей сел. и лесного х-ва. См. табл. 30 Б.

● Кириченко А. Н., Настоящие полужесткокрылые Европейской части СССР (Hemiptera). Определитель и библиография, М.— Л., 1951.

ПОЛУКРУ́ЖНЫЕ КАНА́ЛЫ (canales semicirculares), часть внутр. уха, участвующая в регуляции равновесия при движении и при изменении положения головы и тела в пространстве. У большинства позвоночных три П. к. (у миног 2, у миксин 1), расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях. Перепончатые П. к. заполнены эндолимфой и помещаются в хрящевых или костных футлярах. Каждый П. к. выходит из утрикулюса (овального мешочка) и, описав дугу, близкую к полуокружности, подходит к нему с др. стороны. В непосредств. близости от утрикулюса ножка П. к. резко расширяется (примерно в 10 раз) в ампулу с внутр. рецепторной структурой — кристой (гребешком) из упорядоченно расположенных чувствит. клеток, волоски к-рых пронизывают канальцы купулы. Изменение положения тела или головы вызывает смещение купул и эндолимфы, раздражающих чувствит. клетки и их волоски, что приводит к появлению потенциалов действия в отходящих от лабиринта нервных волокнах. См. рис. при ст. *Внутреннее ухо*.

ПОЛУКУСТА́РНИК (suffrutex), многолетнее растение, у к-рого ниж. части надземных побегов (несущие почки возобновления) одревесневают и сохраняются неск. лет, а верхние (травянистые) части отмирают ежегодно (в отличие от кустарника и кустарничка). Выс. П. до 80, редко до 150—200 см. Растут гл. обр. в аридных областях (нек-рые виды полыни, астрагала, солянки и др.). Жизненная форма — *хамефиты*.

ПОЛУКУСТА́РНИЧЕК (suffruticulus), низкорослое многолетнее растение, у к-рого ежегодно отмирает бо́льшая часть надземных побегов (как у трав), но остаются их одревесневающие основания с почками на нек-рой высоте над землёй (*хамефиты*). Тимьян, нек-рые виды полыни и др.

ПОЛУОБЕЗЬЯ́НЫ (Prosimii), подотряд приматов. Известны из нижнего эоцена Сев. Америки и верхнего эоцена Европы (Франция). Разнообразны по величине и особенностям строения. Задние конечности у большинства длиннее передних. Волосяной покров густой, мягкий, есть вибриссы. Глазницы широко расставлены и обращены несколько вверх и в стороны. Ноздри (кроме долгопятовых) открываются в виде запятых на оголённом кончике носа. Зубов 18—38. Самки имеют 1—3 пары сосков. Мозг с малым числом борозд и извилин, большие полушария покрывают мозжечок не полностью. 6 сем., 24 рода, 52 вида. Обитают в тропиках Африки (лориевые), на о. Мадагаскар (лемуровые, индриевые, руконожковые), в Азии и на о-вах Малайского архипелага (тупайевые, лориевые, долгопятовые). Ночные или сумеречные и дневные животные. Большинство ведёт древесный образ жизни. Живут небольшими группами, парами и в одиночку. Всеядные. Беременность 2—5 мес, рождают 1—4 (чаще одного) детёнышей. Лемуровые и лориевые размножаются в неволе. 22 вида П. в Красной книге МСОП. См. табл. 55.

ПОЛУПРОХОДНЫ́Е РЫ́БЫ, экологич. группа рыб, занимающих промежуточное положение между жилыми и проходными рыбами; кормятся в приустьевых участках морей или в солоноватых морях-озёрах (Каспийском, Аральском), а для нереста заходят в низовья рек. К П. р. относятся нек-рые сиги, вобла, лещ и ряд других. Ср. *Проходные рыбы* и *Жилые рыбы*.

ПОЛУРЫ́ЛОВЫЕ (Hemirhamphidae), семейство рыб отр. сарганообразных. Дл. 6—40 см. Верх. челюсть короткая, а нижняя сильно удлинённая (отсюда назв.). Грудные плавники короткие или умеренной длины. Чешуя крупная. 13 родов, более 60 видов, в тропич. и субтропич. морях, в солоноватых и пресных водоёмах Азии. В СССР 1 вид — японский полурыл (*Hyporhamphus sajori*), у берегов Приморья. Пресноводные П., в отличие от морских, живородящи. Океанич. П. родов *Oxyporhamphus* и *Euleptorhamphus* способны к планирующему полёту на расстояние до 50 м. Плодовитость неск. тыс. икринок, у живородящих — 12—20 мальков. Питаются фито- и зоопланктоном. Стайные рыбы. В Австралии и нек-рых др. странах — объект промысла. Пресноводных П. рода *Dermagenys* разводят в аквариумах. См. рис. 1 при ст. *Сарганообразные*.

ПОЛУХО́РДОВЫЕ (Hemichordata), тип беспозвоночных. Прежде считались подтипом хордовых, с к-рыми их объединяет наличие хордоподобного органа — нотохорда, жаберных щелей и ряд др. признаков. П.— двусторонне-симметричные целомич. животные. Тело из 3 отделов: хоботка (или головного щитка), воротничка и туловища. В каждом из них свои целомич. мешки (непарный в хоботке и по паре в др. отделах). Нотохорд (небольшое слепое выпячивание кишки) поддерживает основание хоботка. В глотке — парные жаберные щели. Кровеносная система из продольных спинного и брюшного сосудов с лакунарным сердцем (расширение спинного сосуда над нотохордом образует центр. лакуну, к к-рой примыкает мускулистый пульсирующий перикард). Нервная система в кожном эпителии; кроме нервного плексуса (сплетения), включает спинной и брюшной стволы, связанные нервным кольцом между воротничком и туловищем. Органы выделения — парные целомодукты в хоботке (или только левый) и в воротничке. 3 класса: ископаемые граптолиты, современные кишечнодышащие и крыложаберные.

ПОЛУ́ШНИК, шильник (*Isoëtes*), род вечно-, зимне- и летнезелёных растений класса полушниковых. Растения выс. 5—20 см, с шиловидными листьями (отсюда второе назв.), расположенными спирально. Спорангии округлые или овальные, дл. 3—30 мм, расположены при основании спорофилла и прикрыты перепончатым покрывалом. Споры освобождаются при сгнивании спорангиев. П. растут группами под водой (водные формы) или на сильно увлажнённых местах и во временных водоёмах (земноводные и наземные формы). У П., растущих на большой глубине, наблюдается апоспория (на месте спорангия развиваются

молодые растеньица). Ок. 70 видов, в умеренном и тропич. поясах; в СССР — 4 вида. П. озёрный (*I. lacustris*) и П. шиповатый (*I. setacea*) произрастают в средней и сев. полосе Европ. части СССР, изредка в Сибири. Нек-рые П. выращивают в аквариумах. Дальневосточные виды П. азиатский (*I. asiatica*) и П. берингийский (*I. beringensis*) — в Красной книге СССР.

ПОЛУ́ШНИКОВЫЕ, полушниковидные, шильниковые (Isoëtopsida), класс плауновидных. Включает 1 ископаемый порядок — лепидодендровые и 2 современных — полушниковые (Isoëtales) и селагинелловые (Selaginellales). Совр. П.— разноспоровые многолетние травы; листья цельные, с язычком. Гаметофиты однополые, мелкие, сильно редуцированы, развиваются внутри споры. Легко переносят временное пересыхание почвы. Порядок П. известен с триаса. Содержит 1 сем.— полушниковые (Isoëtaceae) с 2 родами — полушник и стилитес (*Stylites*); стебли сильно укорочены, у молодых растений листья стерильные, у взрослых — преобладают фертильные, с одиночными пазушными спорангиями. Предполагают, что стерильные листья зрелых растений являются недоразвитыми спорофиллами, стебель — стробилом, а всё растение П.— неотенич. формой, возникшей в процессе эволюции от разветвлённых древовидных предков. Порядок селагинелловые содержит 1 сем.— селагинелловые (Selaginellaceae) с 1 родом — селагинелла.

ПО́ЛЫЕ ВЕ́НЫ (venae cavae), крупные вены большого круга кровообращения у двоякодышащих рыб и наземных позвоночных. У бесхвостых земноводных и у амниот кювьеровы протоки образуют передние П. в., к рые несут кровь от головы, шеи и передних конечностей в венозный синус или непосредственно в правое предсердие. У нек-рых млекопитающих левая передняя (у человека — верхняя) П. в. редуцируется. Задняя П. в. образует у амниот самый толстый венозный сосуд, собирающий кровь от задних конечностей, хвоста, большей части туловища, почек, органов пищеварения и гонад. См. табл. 53.

ПОЛЫ́НЬ (*Artemisia*), род трав, полукустарничков и полукустарников сем. сложноцветных. Корзинки в метельчатом, кистевидном или почти головчатом соцветии. Ок. 400 (по др. данным, 250) видов, в Евразии, Африке, Сев. Америке; в СССР — ок. 180 видов, почти повсеместно. Нек-рые П. доминируют в растит. покрове засушливых, часто б. или м. засолённых областей (напр., полынные пустыни Юж. Казахстана и Ср. Азии). Характерно ветроопыление, встречается самоопыление. Одно растение П. способно давать до 100 000 (П. горькая — *A. absinthium*) и даже до 150 000 (П. обыкновенная, или чернобыльник, — *A. vulgaris*) плодов-семянок. Мн. виды способны к партикуляции. Большинство обладает характерным «полынным» запахом. В р-нах массового распространения П.— кормовые растения; сорняки. П. цитварную, или дармину (*A. cina*), П. горькую и ряд др. видов издавна применяют как лекарств. растения. В культуре П. эстрагоновая, или *эстрагон*. Нек-рые П. декоративны. П. цитварная и П. сенявинская (*A. senjavinensis*) — в Красной книге СССР.

● Коробков А. А., Полыни Северо-Востока СССР, Л., 1981.

ПО́ЛЬСКИЙ ГРИБ (*Xerocomus badius*), гриб рода моховик. Шляпка диам. 4—12 см, ножка дл. 4—9 см, толщиной 1—4 см. Внешне похож на белый гриб. При надавливании трубчатый слой становится синевато-зелёным, а мякоть на изломе синеет, затем буреет. Распространён в Евразии, Сев. Америке, Австралии; в СССР — в Европ. части, в Сибири. Растёт преим. в сосновых лесах. В Зап. Европе считается одним из лучших съедобных грибов, в СССР — второсортным.

ПОЛЯ́РНОСТЬ (от лат. polus, греч. pólos — полюс), свойственная организмам специфич. ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфофизиол. различий на противоположных концах (или сторонах) клеток, тканей, органов и организма в целом. Особенно чётко П. проявляется у растений. Мн. одноклеточные водоросли образуют на нижней (затенённой) стороне корнеподобные выросты — ризоиды, а на верхней (освещённой) — органы фотосинтеза, к-рые, однако, могут быть переориентированы путём затенения верх. стороны клетки и освещения нижней. У многоклеточных низших растений П. выражена сильнее и является более фиксированной. Так, у зелёных водорослей она проявляется в том, что каждая клетка способна при известных условиях образовывать в своей морфологич. ниж. части ризоиды, а в верхней — фотосинтезирующий орган. У спор водорослей, мхов, хвощей, папоротников П. возникает лишь после соответствующего внеш. воздействия, когда клетки начинают делиться, давая начало новому организму. Первая перегородка в прорастающей споре ориентируется перпендикулярно падающему лучу света, разделяя спору на затенённую «корневую» и освещённую «заростковую» клетки. У высших семенных растений П. обнаруживается уже в зиготе и развивающемся зародыше, где формируются два зачаточных органа — побег с верхушечной почкой и корень. У формирующегося растит. организма П. проявляется в преобладающем направлении деления клеток, их роста и дифференцировки; ведущая роль в этом процессе принадлежит фитогормонам. П. сформировавшихся органов высших растений, как правило, сохраняется даже при резком нарушении их норм. положения.

● Синнот Э., Морфогенез растений, пер. с англ., М., 1963; Молотковский Г. Х., Полярность развития и морфологическая генетика растений, Черновцы, 1968.

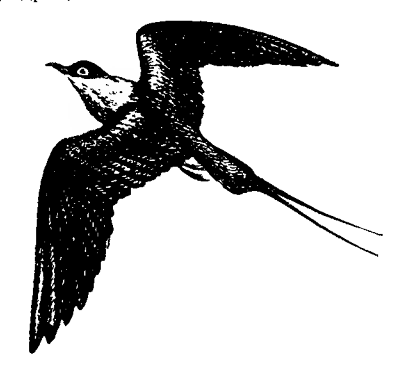
У животных П. обнаруживается как в клетках, так и в целом организме. В эпителиальных клетках различают базальную и дистальную части с характерным расположением отд. структур (ядра, комплекса Гольджи, секреторных гранул и т. д.). В нейронах П. выражается местоположением аксона и дендритов. У простейших П. проявляется в расположении органоидов по передне-задней или спинно-брюшной оси. В яйцеклетке анимально-вегетативная П. возникает в ходе оогенеза и стабилизируется в период созревания, редукционные (полярные) тельца местом своего выделения определяют положение анимального полюса. У гидроидных и червей установлена физиол. П. (градиент) личинки или взрослого организма — изменение (снижение) по продольной оси тела от переднего конца к заднему физиол. активности и чувствительности к повреждающим воздействиям. У одних животных передне-задняя ось тела совпадает с анимально-вегетативной осью яйца (протаксония), у других — перпендикулярна ей (плагиаксония), у третьих — расположена под разными углами к оси яйца. В основе поляризации — сложный комплекс взаимозависимых метаболич. и морфогенетич. перестроек. Явления П. обнаруживаются также при вегетативном размножении и регенерации. В эксперименте наблюдалось извращение П.; напр., у аксолотля после пересадки отрезка конечности пальцы могут сформироваться не только на дистальном, но и на проксимальном конце пересаженной части конечности.

ПОЛЯ́РНЫЕ ТЕЛЬЦА́, клетки, образующиеся в процессе оогенеза путём отделения от ооцита при 1-м и 2-м делениях созревания и деления 1-го П. т. надвое. Содержат гаплоидный набор хромосом и небольшой объём цитоплазмы (П. т. значительно мельче ооцита и яйца). Впоследствии дегенерируют. Биол. значение П. т.— осуществление мейоза при сохранении максимума питат. веществ в яйце.

ПОМЕРА́НЕЦ, гесперидий (hesperidium), плод растений рода цитрус; состоит из плотного кожистого окрашенного внеплодника со множеством эфирномасличных желёзок, белого губчатого межплодника и тонкого кожистого внутриплодника, разросшиеся сочные волоски к-рого составляют съедобную часть П.

ПОМЕРА́НЕЦ, бигарадия, кислый, или горький, апельсин (*Citrus aurantium*), растение рода цитрус. Вечнозелёное дерево выс. до 10 м, с округлой кроной. Цветки белые, ароматные, одиночные или в пучках. Плоды округлые, диам. ок. 7,5 см, оранжево-красные, с кисло-горькой мякотью. В диком состоянии неизвестен. Родина — Юго-Вост. Азия. Возделывают в субтропиках; в СССР — на Черноморском побережье Кавказа. Используют как подвой для цитрусовых. Из околоплодника получают померанцевое, или бергамотовое, эфирное масло; цветочное масло применяют в парфюмерии. Завезён в Средиземноморье арабами в 11 в. и в течение пяти веков был единств. «апельсином» в Европе.

ПОМО́РНИКОВЫЕ (Stercorariidae), семейство ржанкообразных. По внеш. виду сходны с чайками, от к-рых отличаются тёмной окраской и строением клюва, покрытого роговыми щитками. Дл. 45—60 см. 2 рода, 4 вида. Большой поморник (*Catharacta skua*), распространён биполярно, 3 вида рода *Stercorarius* — в Арктике и Субарктике. Гнездятся в тундре, в годы, богатые грызунами,— и в лесотундре (к Ю. до 66—67° с. ш.). В негнез-



Длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*).

довое время чаще встречаются по мор. побережью и в открытом море. Полёт быстрый, манёвренный. Хорошо плавают. В кладке обычно 2 яйца. Питаются рыбой, часто отнимая её у др. мор. птиц, яйцами и птенцами, разоряя птичьи гнёзда (отсюда народное назв. «Фомка-разбойник»), иногда грызунами и ягодами.

ПОМПЕ́ЛЬМУС, помело, шеддок (*Citrus grandis*), растение рода цитрус. Вечнозелёное дерево выс. до 15 м. Листья широкоэллиптические, с крылатыми черешками. Цветки крупные, в пучках или небольших кистях. Плоды округлые или грушевидные, дл. 15—18 см, диам. 10—18, до 25 см, зеленовато- или ярко-жёлтые. П. в диком виде неизвестен. Культивируется ради съедобных плодов в Юж., Юго-Вост. и Вост. Азии; в СССР — на Черноморском побережье Кавказа.

ПОНГИ́ДЫ, высшие узконосые обезьяны (Pongidae), семейство человекообразных обезьян. 3 рода: орангутаны, гориллы, шимпанзе.

ПОПЕРЕЧНОПОЛОСА́ТЫЕ МЫ́ШЦЫ (musculi transversostriati), сократимая ткань, состоящая из симпластов — многоядерных мышечных волокон, покрытых возбудимой плазматич. мембраной — сарколеммой, сходной по электрич. свойствам с мембранами нервных клеток. Группы волокон образуют мышечные пучки, к-рые, объединяясь, образуют мышцу. В соединит. ткани, окружающей мышечные волокна, мышечные пучки и всю мышцу, проходят кровеносные сосуды и нервы. П. м. имеют видимую в световой микроскоп поперечную исчерченность (отсюда назв.), обусловленную чередованием в миофибриллах участков с разными физико-химич. и оптич. свойствами. П. м. составляют у позвоночных скелетную (туловищную, или соматическую) мускулатуру. В зависимости от соотношения в волокнах П. м. кол-ва саркоплазмы и миофибрилл различают белые П. м., содержащие относительно мало саркоплазмы и много миофибрилл, способные сильно сокращаться, но быстро утомляющиеся, и красные П. м., богатые саркоплазмой и относительно бедные миофибриллами, сокращающиеся с меньшей силой, но способные к длит. работе. По сравнению с белыми П. м. саркоплазма красных содержит гораздо больше митохондрий и миоглобина. В целом П. м. сокращаются быстрее, чем гладкие мышцы. Нервные окончания в П. м. сигнализируют в ЦНС о состоянии мышечной ткани, а из ЦНС в мышечные волокна поступают нервные импульсы, вызывающие их возбуждение и сокращение. К П. м. относят и сердечную мышцу (миокард), основу к-рой составляют отд. клетки — кардиомиоциты. Из беспозвоночных П. м. имеются у членистоногих и нек-рых моллюсков. П. м. обеспечивают в осн. функцию перемещения тела или отд. его частей в пространстве. См. также *Мышцы*.

ПОПЛАВО́К, толкачик (*Amanitopsis*), род грибов сем. аманитовых (Amanitaceae) порядка агариковых. Общее покрывало сохраняется в виде объёмистого мешковидного влагалища в основании ножки, хлопьев по краю шляпки и бородавок на её поверхности. Шляпка диам. 4—10 см, у молодого гриба колокольчатая, затем плоская, от белой до коричневой. Пластинки свободные, светлые. Ножка дл. 7—20 см, толщиной 1,5—2 см, белая. Неск. видов, различающихся по цвету шляпки. Распространены в Зап. Европе, Америке, Африке, Австралии, в СССР — в Европ. части, Сибири, на Д. Востоке. Растут в светлых лесах, часто на опушках, а также среди кустарников в тундре. Микоризообразователи. Съедобны.

ПОПО́ВНИК, растение рода *нивяник*. П. изредка наз. также виды рода *пиретрум*.

ПОПО́ЛЗНЕВЫЕ (Sittidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 9,5—19 см, тело сложение компактное, хвост короткий. Ноги короткие с цепкими когтями, позволяющими П. легко передвигаться по стволам как вверх, так и вниз головой. Клюв прямой, острый; П. легко раздалбливают им твёрдые семена и орехи. 3 рода, 25 видов, в Сев. Америке, Евразии, Сев.-Зап. Африке, Нов. Гвинее и Австралии; в СССР — 5 видов рода поползней (*Sitta*). В лесной зоне распространён обыкновенный поползень (*S. europaea*). На Кавказе и в Ср. Азии встречаются 2 вида скальных поползней (*S. neumayer* и *S. tephronota*), на Кавказе — рыжегрудый (*S. krüperi*), в горах на юге Приморского края — черноголовый (*S. villosa*) поползни. Лесные виды гнездятся в дуплах, скальные — в нишах скал, закрывая их массивными глиняными крышками с круглым входным отверстием. В кладке 4—10 яиц. Насиживает обычно самка. Питаются насекомыми, семенами, орехами.

ПОПУГАЕОБРА́ЗНЫЕ (Psittaciformes), отряд птиц. Известны с миоцена. Дл. 9,5 см — 1 м. Оперение часто яркое. Клюв высокий; надклювье, нависающее крючком над ниж. челюстью, подвижно соединено с лобными костями. П. могут дробить клювом очень твёрдые плоды, при лазании цепляются клювом за ветви. 1-й и 4-й пальцы на лапах повёрнуты назад, так что П. не только хорошо охватывают лапами ветки, но могут подносить лапой пищу к клюву. Головной мозг относительно крупный; характерны хорошая память и способность к звукоподражанию (хорошо развита голосовая мускулатура). Полёт быстрый. 1 сем. (Psittacidae), 6 подсем.: несторы, совиные попугаи, лори, какаду, дятловые попугаи (Micropsittinae), объединяющие 6 новогвинейских видов, и настоящие попугаи (Psittacinae), к к-рым относятся ара, амазонские попугаи, жако, волнистый попугай и др. Всего 316 видов, в субтропиках и тропиках, наиб. многочисленны в Австралийской фаунистич. области (вероятный центр возникновения отряда). Преим. древесные птицы; живут в лесах, реже на открытых пространствах, немногие виды проникают высоко в горы. Чаще держатся стаями. Гнездятся в дуплах, термитниках, в норах, нек-рые на земле; аргентинские попугаи (*Myiopsitta*) строят на деревьях колониальные гнёзда. Моногамы. В кладке 1—12 (чаще 2—5) яиц. У большинства насиживает самка. Птенцы вылупляются голыми и слепыми; родители кормят их отрыжкой из зоба. П. преим. растительноядные. Опыляют растения и способствуют их расселению, разнося семена. Иногда повреждают посевы и сады. Мн. виды П. часто содержат в неволе. Могут быть источником заражения человека пситтакозом. 27 видов и 14 подвидов в Красной книге МСОП. См. табл. 47.

● Low R., Parrots — their care and breeding, Dorset, 1980.

ПОПУЛЯ́ЦИЯ (ср.-лат. populatio, от лат. populus — народ, население), совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определённую территорию. Контакты между особями внутри одной П. чаще (что проявляется, напр., в более высоком уровне *панмиксии*), чем между особями разных П. Внутри П. можно выделить более мелкие подразделения (семьи, демы, парцеллы и др.). П. разных видов, сосуществующих в одном месте, образуют в своей совокупности сообщество (биоценоз). П. характеризуются общей численностью особей, плотностью (числом особей на единице площади), характером пространственного распределения особей, а также упорядоченностью структуры. Структура П. проявляется в определённом количеств. соотношении особей разного возраста, пола, размера, разных генотипов и т. п. Соответственно различают возрастную, половую, размерную, генетич. и др. структуры П.

Динамика численности П. во времени определяется соотношением показателей рождаемости и смертности особей, а также их иммиграции и эмиграции. Если удельная (рассчитанная на одну особь) скорость роста П. постоянна, численность П. увеличивается по экспоненциальному закону и в ней устанавливается стабильная возрастная структура. Способность к экспоненциальному росту свойственна любой П., но в силу всегда возникающей нехватки природных ресурсов, а также неблагоприятных изменений во внеш. среде экспоненциальный рост или прекращается внезапно, сменяясь падением численности, или же (что бывает чаще) тормозится постепенно, по мере увеличения численности. В последнем случае для описания роста П. часто используют логистическое уравнение. Мн. методы оценки динамики численности П. заимствованы из демографии, напр. *демографические таблицы*, а также *кривые выживания*. У большинства видов животных и растений численность П. более или менее постоянна, но в нек-рых П. она подвержена значит. колебаниям, иногда весьма регулярным (у полёвок, леммингов, нек-рых насекомых и др.). Вспышки численности животных могут сопровождаться миграциями (напр., перелётные виды саранчовых, мн. копытные и др.). Динамика численности природных П. определяется как абиотич. (климатич.) факторами, так и биотич. факторами (пресс хищников и паразитов, внутривидовая и межвидовая конкуренция за жизненно важные ресурсы), изменяющими силу своего воздействия в зависимости от плотности П. У нек-рых животных плотность П. регулируется сложными поведенч. и физиол. механизмами, а также путём перестройки генетич. структуры П. Колебания численности (*волны жизни*) могут привести к повышению гомозиготности П. и утере отд. аллелей в процессе *дрейфа генов*. При отсутствии давления внеш. факторов и соблюдении панмиксии часто́ты генов в П. сохраняются неизменными в соответствии с *Харди — Вайнберга законом*.

Термин «П.» был введён В. Иогансеном в 1903 (для обозначения неоднородной в генетич. отношении группы особей одного вида в отличие от однородной чистой линии). Однако уже Ч. Дарвин объяснял происхождение видов в процессе эволюции, опираясь на данные о наследств. изменчивости и конкуренции в пределах совокупности особей, т. е. П. В совр. биологии П. рассматривается как элементарная единица процесса *микроэволюции*, способная реагировать на изменение среды перестройкой своего генофонда. Об изменениях, происходя-

щих в генетич. структуре П., судят по изменению частот и состава аллелей, для распознавания к-рых используют спец. маркёры (напр., белки). Для генетич. характеристики П. используют также понятия средней приспособленности и *генетического груза.*

Изучение П. велось гл. обр. на животных, однако в последнее время интенсивно исследуются и П. растений, по отношению к к-рым часто употребляют термин «ценопопуляция». Поскольку все виды живых организмов представлены в природе конкретными П., понятие «П.» является одним из центральных в биологии, а генетич., экологич., эволюц. подходы к изучению П. часто объединяются в особое направление — популяционную биологию. Изучение П. важно и в практич. отношении. Без него невозможны разработка эффективных мер защиты растений, рациональное использование биол. ресурсов, природоохранные мероприятия. Термин «П.» употребляют также по отношению к к.-л. группам клеток (см. *Клеточная популяция*).

● Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В., Очерк учения о популяции, М., 1973; Майр Э., Популяции, виды и эволюция, пер. с англ., М., 1974; Шилов И. А., Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных, М., 1977; Солбриг О., Солбриг Д., Популяционная биология и эволюция, пер. с англ., М., 1982; Алтухов Ю. П., Генетические процессы в популяциях, М., 1983; Айала Ф., Введение в популяционную и эволюционную генетику, пер. с англ., М., 1984.

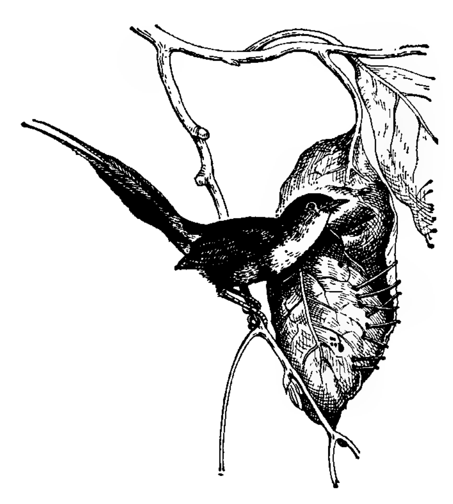
ПОРО́Г РАЗДРАЖЕ́НИЯ, порог возбудимости, минимальная интенсивность раздражения, способная вызвать распространяющийся потенциал действия; мера возбудимости клетки или организма в целом. П. р. зависит от силы и качества раздражителя, длительности его воздействия и градиента нарастания силы, а также от свойств и физиол. состояния возбудимой ткани в момент раздражения. Сила раздражения меньше пороговой, т. е. не вызывающая возбуждения, наз. подпороговой, а больше пороговой — надпороговой. Чем ниже П. р., тем выше *возбудимость.*

ПОРОГА́МИЯ (от греч. póros — отверстие и *...гамия*), акрогамия, проникновение пыльцевой трубки при оплодотворении в зародышевый мешок через микропиле. П. характерна для всех голосеменных и б. ч. покрытосеменных (цветковых). Ср. *Халазогамия.*

ПОРО́ШИЦА, отверстие, через к-рое выводятся непереваренные остатки пищи у инфузорий.

ПОРТНИ́ХИ (*Orthotomus*), род птиц сем. славковых. Дл. 11—14 см. 6 видов, в Юж. и Юго-Вост. Азии (от Индостана до Филиппин). Обитают в кустарниковых зарослях, в т. ч. в садах. Питаются насекомыми и нектаром. Для гнёзд «сшивают» края одного или неск. листьев и заполняют получившуюся воронку травинками и растит. пухом; концы волокон, к-рыми сшит лист, «завязывают» в узелки. В кладке 2—5 яиц.

ПОРТУЛА́К (*Portulaca*), род одно- или многолетних мясистых трав сем. портулаковых (Portulacaceae) порядка гвоздичных. Листья очередные, сидячие. Цветки б. ч. мелкие, обоеполые, насекомоопыляемые (иногда самоопыляющиеся), одиночные или в пазушных пучках. Плод — коробочка; семена распространяются ветром. Св. 100 (по др. данным,



Портниха *Orthotomus sutorius.*

до 200) видов, в тропич., субтропич. и отчасти умеренных поясах. В СССР 1 вид — П. огородный (*P. oleracea*) — однолетний, почти космополитный сорняк. Растёт преим. в юж. р-нах по огородам, полям, на сорных местах. П. крупноцветковый (*P. grandiflora*), родом из Юж. Америки, используется как овощ; лекарств. и декор. растение.

ПОРФИ́РА (*Porphyra*), род бангиевых водорослей. Слоевище из 1—2 слоёв клеток, пластинчатое, дл. до 1 м и более, гаплоидное. Бесполое размножение моноспорами (до 10 000 спор на 1 см² слоевища), из к-рых вырастают слоевища или органы полового размножения — карпогоны и сперматангии. Ок. 25 видов, гл. обр. в морях умеренных поясов; в СССР — ок. 10 видов. Употребляется в пищу, широко культивируется в Японии и Китае. См. рис. 5 в табл. 9.

ПОРФИРИ́ДИУМ (*Porphyridium*), род бангиевых водорослей. Одноклеточные микроскопич. организмы. В клетках по одному хлоропласту красного или сине-зелёного цвета. Размножение делением. 4 вида, в пресных и мор. водах и на почве. Округлые клетки часто собраны в слизистые колонии, покрывающие кроваво-красными плёнками почву и влажные стены. Используется при изучении процессов фотосинтеза и синтеза полисахаридов.

ПОРФИРИ́НЫ, пигменты растений и животных, в основе молекулы к-рых лежит структура из четырёх пиррольных колец — порфин. Важное биол. значение имеют Fe-комплекс П. (входит в состав гемоглобинов, ряда ферментов) и Mg-комплекс П. (хлорофилл и его аналоги). П. обнаружены также в выделениях животных, скорлупе яиц и оперении птиц, раковинах моллюсков, а также в нефти, битумах, ископаемых органич. остатках. Биосинтез П. в клетках осуществляется из глицина и янтарной к-ты.

ПО́РЫ (от греч. póros — отверстие) у растений, углубления во вторичной клеточной оболочке. Возникают при утолщении на участках т. н. поровых полей первичных оболочек, пронизанных плазмодесмами цитоплазмы. Формируются в оболочках смежных клеток одна против другой (пары П.). Различают П. простые — в клеточных оболочках паренхимных и механич. тканей и окаймлённые — в водопроводящих элементах. В трахеидах хвойных замыкающая плёнка окаймлённых П. соседних клеток снабжена утолщением — торусом, функционирующим как клапан. П. играют важную роль в проведении воды и питат. веществ по всем тканям растений. П. имеются в клеточных оболочках и низших растений.

П. у животных — отверстия выводных протоков потовых желёз на поверхности эпидермиса (потовые П.); отверстия каналов, к-рыми вкусовые органы сообщаются с поверхностью эпителия слизистой оболочки ротовой полости (вкусовые П.). В. кариологии П.— круглые участки в оболочке клеточного ядра, заполненные сложно организованными глобулярными и фибриллярными структурами. Играют важную роль в транспорте крупных молекул из ядра в цитоплазму и обратно.

ПОРЯ́ДОК (ordo), одна из основных таксономич. категорий в ботанич. и бактериологич. номенклатуре, занимающая промежуточное положение между семейством и классом. Лат. назв. П. обычно производят, прибавляя окончание -ales к основе названия одного из семейств, напр.: сем.— Urticaceae, а П.— Urticales; рус. назв. П. не унифицированы — и сем., и П. часто наз. одинаково, напр.: крапивные — назв. П. и семейства. П. может включать от 1 до многих, напр. до 25, сем. В П. объединяют филогенетически родств. семейства. В крупных П. иногда выделяют подпорядки (subordo). Число П. в разных филогенетич. системах неодинаково. Благодаря существующей тенденции к дроблению семейств значение категории П. возрастает, т. к. делает сложную систему мира растений более обозримой. Мн. совр. П. соответствуют по объёму семействам, принимавшимся в 19 в. Распределение семейств по П. у моховидных и низших растений пока ещё не устоялось. Родств. П. объединяются в классы, при этом промежуточными рангами таксонов могут быть надпорядок (superordo) и подкласс. В зоол. номенклатуре П. соответствует *отряд.*

ПОСЛЕ́Д, элементы плодного яйца у плацентарных млекопитающих и человека, включающие плаценту, плодную оболочку, хорион, пуповину. П. обычно выходит после окончания родов (у человека — через 15—20 мин).

ПОСТАДАПТА́ЦИЯ (от лат. post — после, позже и *адаптация*), эволюц. изменение организмов, совершенствующее уже существующую у них адаптацию к освоенной среде обитания. П. противопоставляют *преадаптации*, к-рая развивается на основе П. к прежней среде обитания (или к прежней адаптивной роли органа). Как П., так и преадаптация формируются в процессе эволюции, направляемой естеств. отбором, но П.— его непосредств. результат, а преадаптация — косвенное случайное следствие.

ПОСТЕ́ЛЬНЫЙ КЛОП обыкновенный (*Cimex lectularius*), насекомое семейства клопов-паразитов (Cimicidae). Дл. от 4,8 до 8,4 мм в зависимости от насыщения кровью. Самцы в среднем меньше самок. Наруж. паразит человека и теплокровных животных, распространённый по всему миру. Питается кровью. Укусы П. к. вызывают беспокойство, раздражение кожи. Поселяется в жилище человека, в курятниках, вивариях, голубятнях, иногда в гнёздах птиц, летучих мышей, норах грызунов. Активен в темноте. Быстро размножается, выдерживает длительное (до неск. месяцев) голодание, легко расселяется. Самка откладывает до 12 яиц в сутки, всего — неск. сотен. Яйца развиваются в зависимости от темп-ры от 4 сут до 1 мес. Личинки в сво-

ём развитии (4—8 нед) проходят 5 возрастов, разделённых линьками; для перехода в следующий возраст личинке необходимо насосаться крови. Продолжительность жизни взрослого П. к.— до 14 мес. См. рис. 10 в табл. 30 Б.

ПОСТНАТА́ЛЬНОЕ РАЗВИ́ТИЕ, постнатальный онтогенез (от лат. post — после, позже и natalis — относящийся к рождению), развитие живородящих животных от момента рождения до смерти. Иногда П. р. наз. лишь начальный период *постэмбрионального развития* млекопитающих.

ПОСТСИНАПТИ́ЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИА́ЛЫ (от лат. post — после, позже и *синапсы*), изменения электрич. потенциала, возникающие в непосредственно граничащих с синаптич. окончаниями участках мембраны (постсинаптич. мембраны) в ответ на действия медиатора, выделяющегося из нервного окончания при его возбуждении нервным импульсом. П. п. имеют амплитуду в несколько мВ и длительность 10—15 мс. Возбуждающие П. п. представляют собой местную *деполяризацию* мембраны; когда деполяризация достигает критич. величины, в клетке возникает *потенциал действия*. Тормозной П. п. представляет собой местную *гиперполяризацию* мембраны, она затрудняет или делает невозможным достижение возбуждающим П. п. критич. уровня деполяризации. П. п. являются результатом изменений ионной проницаемости постсинаптич. мембраны, содержащей хемовозбудимые ионные каналы. Медиатор взаимодействует с хеморецепторами этих каналов, что приводит к их открыванию. Возбуждающий П. п. возникает в том случае, когда медиатор активирует каналы, по к-рым внутрь клетки направляется поток ионов Na^+, а из клетки — поток ионов K^+. Чем больше порция медиатора, тем больше число активиров. каналов и выше возбуждающий П. п. Тормозной П. п.— результат активации медиатором ионных каналов, преимущественно проницаемых для ионов K^+ и Cl^-. Поток ионов K^+ наружу или ионов Cl^- внутрь клетки приводит к гиперполяризации мембраны. При поступлении к нервным окончаниям серий быстро следующих друг за другом импульсов П. п. суммируются друг с другом, смещая мембранный потенциал клетки в сторону деполяризации или гиперполяризации.

ПОСТЭМБРИОНА́ЛЬНОЕ РАЗВИ́ТИЕ (от лат. post — после, позже и *эмбрион*), период развития животных организмов после выхода из оболочек или рождения до половозрелости. Продолжительность П. р. у человека составляет 13—16 лет. П. р. может включать осн. процессы органогенеза, роста и дифференцировки (напр., у иглокожих, из млекопитающих — у кенгуру) или только рост организма и дифференцировку позднее созревающих органов, напр. половых желёз и вторичных половых признаков. У мн. животных П. р. включает стадии метаморфоза.

ПОТ, бесцветная солёная жидкость, выделяемая потовыми железами. Состав П. зависит от вида животного, типа его потовых желёз, состояния организма, интенсивности потоотделения и содержания разл. веществ в крови. П. человека содержит 98—99% воды, ок. 0,1% мочевины, мочевую, молочную, пировиноградную, лимонную к-ты, аммиак, креатинин, серин, жиры, летучие жирные к-ты, холестерин, хлористый натрий (ок. 0,3%) и др. хлориды щелочных металлов, фосфаты, сульфаты, ароматич. оксикислоты, ацетон и др. У копытных с П. выделяются белки (этим обусловлен «взмыленный» вид вспотевшей лошади). Реакция П. может быть кислой (pH 3,8—6,2) или щелочной (при разложении мочевины и выделении аммиака). У нек-рых животных П. содержит пигменты (напр., у бегемота и самца большого кенгуру он красный). У человека может выделяться от 0,5 до 12 л П. в сутки в зависимости от мышечной нагрузки, темп-ры внеш. среды, кол-ва выпитой воды. См. также *Потоотделение*.

ПОТАМОБИО́НТЫ (от греч. potamós — река и *бионт*), растения и животные, обитающие в пресных текучих водах (реках, ручьях). П. противопоставляют лимнобионтам — обитателям озёр.

ПОТЕНЦИА́Л ДЕ́ЙСТВИЯ, быстрое колебание (спайк) мембранного потенциала, возникающее при возбуждении нервных, мышечных, нек-рых железистых и растит. клеток; электрич. сигнал, обеспечивающий быструю передачу информации в организме. Подчиняется правилу «всё или ничего» (*«Всё или ничего» закон*), т. е. возникает только при достижении раздражителем нек-рого порогового значения, причём дальнейшее увеличение интенсивности раздражителя на амплитуде и длительности П. д. не сказывается. Основан на быстро обратимых изменениях ионной проницаемости мембраны, связанных с активацией электровозбудимых ионных каналов. В нервных и скелетных мышечных волокнах восходящая фаза П. д. связана с повышением проницаемости мембран для ионов Na^+. Поток ионов Na^+ внутрь клетки по открытым каналам приводит к быстрой перезарядке клеточной мембраны: в покое её внутр. сторона заряжена отрицательно (см. *Потенциал покоя*) по отношению к наружной, а во время пика П. д. приобретает положит. заряд. Последующая инактивация натриевых каналов и активация калиевых каналов приводит к падению потенциала; однако полному его восстановлению до исходной величины обычно предшествуют следовые колебания (следовая деполяризация или следовая гиперполяризация мембраны). В разл. нервных и скелетных мышечных волокнах длительность П. д. варьирует от долей мс до 2—3 мс, в клетках сердечной мышцы — от десятков до сотен мс. В нервных волокнах распространяющийся П. д. (нервный импульс) обеспечивает передачу сигналов от чувствит. нервных окончаний в тело нервной клетки и от неё к синаптическим нервным окончаниям. Поступая в эти окончания, П. д. вызывает выделение определённой порции медиатора, оказывающего возбуждающее или тормозящее действие на соответствующую клетку. В мышечных клетках распространяющийся П. д. оказывает пусковое влияние на внутриклеточные процессы, активирующие сократительный аппарат волокна. Возникновение П. д. сопровождается падением возбудимости клетки — *рефрактерностью*. См. также ст. *Биоэлектрические потенциалы* и лит. при ней.

ПОТЕНЦИА́Л ПОКО́Я, мембранный потенциал покоя, разность потенциалов, существующая у живых клеток в состоянии физиол. покоя, между их цитоплазмой и внеклеточной жидкостью. У нервных и мышечных клеток П. п. варьирует обычно в диапазоне 60—90 мВ, причём внутр. сторона мембраны заряжена отрицательно по отношению к наружной. П. п. обусловлен неравенством концентраций ионов K^+, Na^+ и Cl^- по обе стороны клеточной мембраны и неодинаковой проницаемостью мембраны для этих ионов. У большинства клеток П. п. создаётся диффузией ионов K^+ из цитоплазмы в наруж. среду; в скелетных мышечных волокнах в поддержании П. п. важную роль играет диффузия ионов Cl^- из наруж. среды в цитоплазму. Прохождение через клеточную мембрану электрич. тока (напр., при распространении *потенциала действия*) и разл. воздействия, изменяющие ионную проницаемость мембраны, вызывают изменения П. п. Его уменьшение наз. *деполяризацией*, а увеличение — *гиперполяризацией* мембраны. П. п. играет важную роль в поддержании натриевых каналов клеточной мембраны в возбудимом состоянии. См. также ст. *Биоэлектрические потенциалы* и лит. при ней.

ПОТОВЫ́Е ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae sudoriferae), кожные трубчатые железы млекопитающих. Выполняют выделительную, терморегуляторную, сигнальную и др. функции. По характеру развития, строению, типу секреции выделяют 2 типа П. ж.: *апокриновые железы* и *эккриновые железы*. П. ж. распространены значительно реже, чем сальные, у мн. млекопитающих отсутствуют на оволосённой коже и сконцентрированы на небольших участках. Могут входить в состав специфич. кожных железистых комплексов — *пахучих желёз*.

ПОТООТДЕЛЕ́НИЕ, образование пота и его выделение на поверхность кожи. Хорошо выражено у человека, обезьян, копытных (особенно у непарнокопытных). Вызывается посредством нервных (рефлекторных и центральных) и гуморальных факторов в ответ на температурные, тактильные, эмоц. и нек-рые др. стимулы. Центры П. расположены в боковых рогах спинного мозга, продолговатом мозге, гипоталамусе и коре больших полушарий. П. участвует в терморегуляции, поддержании водно-солевого баланса организма, в функции выделения.

ПОХО́ДНЫЕ ШЕЛКОПРЯ́ДЫ (Thaumetopoeidae), семейство ночных бабочек, иногда рассматривается как подсем. хохлаток. Крылья в размахе 30—40 мм, серые или желтовато-серые с тёмными перевязями, складываются крышеобразно; тело толстое, покрытое волосками; хоботок отсутствует. 9 видов, в Европе, Сев. Африке, на Бл. Востоке, в Индии. В СССР на Ю.-З. Европ. части встречаются дубовый П. ш. (*Thaumetopoea processionea*) и сосновый П. ш. (*T. pinivora*), повреждающие соответств. листву и хвою. Гусеницы днём прячутся в больших шелковинных гнёздах, по ночам передвигаются к месту питания цепочкой или колоннами (отсюда назв.), к-рые могут состоять из сотен гусениц и растягиваться на неск. метров. Наряду с обычными волосками кутикула гусениц несёт мелкие (0,1—0,2 мм) «жгучие» волоски, к-рые, попадая на кожу или в дыхат. пути человека, вызывают сильное раздражение (вероятно, механическое, т. к. ядовитые железы у гусениц не найдены). Окукливание в овальных коконах. Зимуют яйца; кладки кучные, характерной для каждого вида формы.

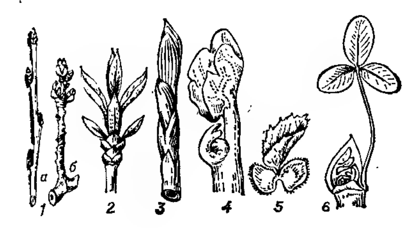
ПОЧА́ТОК (spadix), простое ботрическое колосовидное соцветие с толстой мясистой осью, на к-рой, обычно очень тесно, расположены сидячие (без цветоножек) цветки. Характерно для тропич. сем. ароидных, представителями к-рых в умеренном поясе являются белокрыльник, аир. П. часто охвачен крупным, т. н.

подсоцветным, листом (покрывалом), нередко ярко окрашенным или белым, служащим для привлечения насекомых-опылителей. В быту П. наз. также соплодие кукурузы. См. рис. 5 в табл. 18.

ПО́ЧЕЧНАЯ ЛОХА́НКА (pelvis renalis), воронковидная полость, образующаяся в почке посредством слияния больших почечных чашечек; служит для собирания мочи из почечных канальцев. Перистальтич. сокращение мышц стенки П. л. обеспечивает движение мочи из П. л. в мочеточник. См. рис. при ст. *Почки*.

ПО́ЧКА у растений (gemma), зачаток побега. Состоит из короткой зачаточной оси (стебля) с конусом нарастания на верхушке и тесно расположенных на оси разновозрастных зачатков листьев, прикрывающих ось и друг друга,— вегетативная П., или содержит, кроме того, зачатки цветков и соцветий — генеративная П. Цветочная П., заключающая 1 цветок, наз. бутоном. Листовые зачатки развиваются на конусе нарастания в акропетальном порядке (снизу вверх) и вследствие неравномерного роста загибаются к верхушке, образуя замкнутую П.; наружные листовые органы защищают внутр. меристематич. части от высыхания и повреждений и создают внутри П. тёмную влажную камеру. При развёртывании П. листья отгибаются от стебля и раздвигаются благодаря росту междоузлий стебля, к-рые в П. почти не выражены. Различают верхушечные, или терминальные, П., за счёт к-рых идёт рост побега в длину, и боковые, обеспечивающие ветвление и образование системы побегов и представленные у большинства семенных растений пазушными П. (сидят в пазухах листьев). Наруж. листья или их части иногда превращаются в почечные чешуи, образуя т. н. закрытые П. (характерны гл. обр. для многолетних древесных растений холодного и умеренного поясов, а также субтропич. и тропич. областей с сухим периодом). При развёртывании таких П. чешуи опадают, а междоузлия остаются короткими, в результате образуются почечные кольца, по к-рым можно определить границы годичных приростов и возраст ветви. Открытые, или голые, П. (без чешуй) характерны для мн. деревьев влажнотропич. лесов, но часто встречаются и в умеренном поясе на незимующих (иногда и на зимующих, напр. у живучки) побегах трав.

Почка побега семенного растения (схема продольного разреза); в пазухах зачатков нижних листьев видны зачатки пазушных почек.

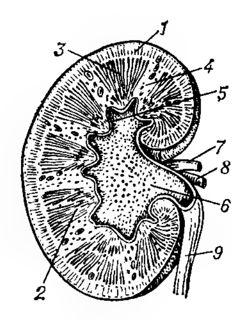


Типы почек: *1* — закрытые почки осины (*а* — вегетативные, *б* — цветочные); *2* — начало развёртывания почки сирени (видны почечные чешуи и переходные листья); *3* — начало развёртывания почки чемерицы (видны почечные чешуи); *4* — открытая почка на верхушке побега настурции; *5* — почечные чешуи лещины (образованы прилистниками); *6* — схема верхушечной почки побега клевера (роль чешуй выполняют прилистники).

Взаимное расположение листьев в П.— т. н. почкосложение, а также т. н. листосложение в П.—систематич. признаки. У многолетних растений П. переживают период покоя, обычно связанный с неблагоприятными условиями, и лишь с наступлением тёплого или влажного сезона дают побег (П. возобновления). П. могут закладываться в пазухах всех листьев, но не все из них развёртываются сразу. Спящие П. сохраняют жизнеспособность в течение мн. лет, и из них в случае повреждения вышележащих частей ствола и ветвей развиваются т. н. водяные побеги, часто в виде пнёвой поросли. Эта их способность используется при формировании кроны плодовых и декор. деревьев. Из придаточных П. на корнях образуются корневые отпрыски. Мн. П. служат для вегетативного размножения, а т. н. выводковые почки (напр., у бриофиллума) — для живорождения (*вивипарии*).

● Серебряков И. Г., Морфология вегетативных органов высших растений, М., 1952.

ПО́ЧКИ (renes), парный орган выделения у позвоночных. В филогенезе позвоночных (и в эмбриогенезе высших позвоночных) происходила последовательная смена 3 типов П.— *пронефроса*, *мезонефроса* и *метанефроса*. У круглоротых и рыб П. имеют лентовидную форму, у пресмыкающихся и птиц состоят из неск. связанных друг с другом частей или долей, у большинства млекопитающих — бобовидные. Масса обеих П. составляет 0,45—0,7% массы тела. У высших позвоночных в П. (или отд. их дольках) ясно выражено деление на 2 зоны — корковое и мозговое вещество. Мозговое вещество образует пирамиды, над ними и между ними расположены слои коркового вещества — почечные столбы. Широкое основание каждой пирамиды примыкает к корковому веществу, а закруглённая узкая верхушка — почечный сосочек — обращена в малую почечную чашечку. Последняя открывается в большую почечную чашечку, из к-рой моча поступает в почечную лоханку и далее в мочеточник. Кровоснабжение П. осуществляет почечная артерия; у мор. и проходных рыб, земноводных, пресмыкающихся и птиц в П. поступает и венозная кровь (по ренопортальной вене), что создаёт условия для быстрой экскреции продуктов обмена у животных с относительно невысоким уровнем минутного объёма сердца и артериального кровоснабжения П. От П. вся кровь оттекает по почечной вене. Иннервация П. обеспечивается симпатич. волокнами от солнечного сплетения и парасимпатическими от блуждающего нерва. Осн. структурно-функц. единица П.— *нефрон*.



Почка человека (продольный разрез, полусхематично): *1* — корковое вещество; *2* — мозговое вещество; *3* — почечная пирамида; *4* — почечный столб; *5* — почечный сосочек; *6* — почечная лоханка; *7* — почечная артерия; *8* — почечная вена; *9* — мочеточник.

Гомеостатич. функции П. связаны с их деятельностью как органа мочеобразования и выделения, так и инкреторного органа. Они участвуют в поддержании постоянства концентрации осмотически активных веществ в жидкостях внутр. среды (осморегуляция), постоянства объёма этих жидкостей (волюморегуляция), их ионного состава (ионная регуляция) и кислотно-щелочного равновесия. Эти функции обеспечиваются экскрецией избытка воды, электролитов или ионов водорода. П. удаляют из организма конечные продукты азотистого обмена, чужеродные и токсич. соединения, избыток органич. веществ (углеводов, аминокислот, витаминов и др.). П. участвуют в обмене белков, расщепляя до аминокислот профильтровавшиеся белки и полипептиды, они играют важную роль в метаболизме липидов и углеводов. П., как инкреторный орган, участвуют в регуляции уровня артериального давления, секреции альдостерона и, вероятно, эритропоэза благодаря секреции ренина, брадикинина и эритропоэтина. В П. неактивная форма витамина D_3 превращается в активную (регулирует всасывание кальция в кишечнике, почечных канальцах и его обмен в костной ткани), секретируются простагландины, калликреин. Ведущей тенденцией в эволюции П. является интенсификация их работы при стабильной массе: у млекопитающих скорость клубочковой фильтрации и реабсорбции профильтровавшихся ценных для организма веществ в 10—100 раз выше, чем у низших позвоночных. У нек-рых млекопитающих при адаптации к жизни в пустыне (к недостатку воды) резко возрастает способность П. к осмотич. концентрированию мочи, в связи с чем мозговое вещество достигает макс. развития.

● Физиология почки, Л., 1972 (Руководство по физиологии); Наточин Ю. В., Ионорегулирующая функция почки, Л., 1976.

ПОЧКОВА́НИЕ, один из способов вегетативного размножения, осуществляющийся путём образования на материнском организме почки — выроста, из к-рого развивается новая особь. П. свойственно нек-рым сумчатым грибам, ряду базидиальных грибов, а также печёночным мхам, размножающимся т. н. выводковыми почками. Среди животных путём П. размножаются губки, кишечнополостные, нек-рые инфузории, черви, мшанки, крыложаберные и оболочники. У животных П. бывает наружным и внутренним. Первое делят на париетальное, при к-ром почки образуются на теле матери, и столониальное, когда почки формируются на спец. выростах — столонах (у нек-рых кишечнополостных и оболочников). При внутр. П. новая особь развивается из обособленного внутр. участка тела матери — таковы геммулы губок и статобласты мшанок, имеющие защитные оболочки и служащие преим. для переживания в зимних или засушливых условиях, когда материнский организм погибает. У ряда животных П. не доходит до конца — молодые особи остаются соединёнными с материнским организмом, в результате чего возникает колония. П. можно вызвать искусственно разл. неблагоприятными воздействиями на материнский организм, напр. ожогом или порезом.

ПОЧКУ́ЮЩИЕСЯ БАКТЕ́РИИ, размножаются не делением на две одинако-

вые клетки, а формированием дочерней клетки (почки) меньшего размера, чем материнская клетка. Дочерняя клетка может отпочковываться непосредственно на материнской или же на конце особого выроста — простеки. Клеточная стенка её синтезируется заново; нередко отличается от материнской клетки формой, подвижностью и обычно проходит период созревания перед размножением. Часто П. б. имеют сложную систему внутрицитоплазматич. мембран. Многие обладают специализир. обменом; напр., *Rhodomicrobium* и *Rhodopseudomonas* способны к фотосинтезу, *Hyphomicrobium* окисляет нек-рые одноуглеродные соединения, *Nitrobacter* осуществляет нитрификацию. Широко распространены в водоёмах и почве.

ПРАЙД (англ. pride), устойчивая группа особей в популяции льва из 6—12, изредка 20 и более особей. Обычно П. состоит из неск. родств. самок со своим потомством и возглавляющим П. одним крупным самцом; часто в П. бывает 2—3 самца.

ПРА́НГОС (*Prangos*), род растений сем. зонтичных. Крупные многолетние травы; цветки с жёлтыми лепестками. Ок. 35 (по др. данным, до 50) видов, в Средиземноморье, Зап., Ср. и Центр. Азии и в Гималаях; растут преим. по сухим горным склонам. В СССР — 23 вида, на Кавказе и в Ср. Азии. П. кормовой, или юган (*P. pabularia*), образует обширные заросли в Ср. Азии. Цветки протандричны; опыление (возможно, гейтоногамия) насекомыми. Размножаются семенами; разрастается посредством ветвления стебля и корня. П. кормовой имеет 2 формы — сладкий юган (в сене хорошо поедается скотом) и горький юган. Медонос. Виды П. содержат кумарины, гл. обр. в корнях. Иногда П. включают в род кахрис (*Cachrys*).

ПРАПА́ПОРОТНИКИ (Primofilices), сборная группа (обычно подкласс) примитивных палеозойских папоротников, включающая порядки зигоптеридовых, или ценоптеридовых (Zygopteridales, или Coenopteridales), кладоксилеевых (Cladoxylales), псевдоспорохновых (Pseudosporochnales) и др. Стебли протостелические или полистелические, спорангии обычно с многослойной стенкой. У мн. П. листья отсутствуют и фотосинтетич. части представлены сложно ветвящейся системой осей. Высшие П. имеют спорангии с однослойной стенкой и вайи папоротникового типа. П., по-видимому, произошли в первой половине девона от высших риниофитов (тримерофитов). Разные группы П. считаются предками членистостебельных и разл. папоротников. Вымерли в перми.

ПРЕАДАПТА́ЦИЯ (от лат. prae — впереди, перед и *адаптация*), свойство организма, имеющее приспособит. ценность для ещё не осуществлённых форм взаимодействия его со средой. П. наз. также процесс развития преадаптивных особенностей, на основе к-рых формируется качественно новое приспособление. Термин «П.» введён Л. Кено (1911). Совр. представления значительно отличаются от взглядов Кено, в первую очередь, признанием важнейшей роли естеств. отбора в развитии П. Она возникает на основе приспособит. эволюции, идущей под контролем отбора, как случайный побочный результат эволюц. изменений, совершенствовавших прежние функции тех или иных органов. Напр., челюсти в эволюции древнейших позвоночных возникли из 3-й жаберной дуги после её разделения на подвижные элементы, что было связано с интенсификацией дыхания. Т. о., приобретение этой жаберной дугой функции челюстей было преадаптировано усовершенствованием жаберного насоса. П. позволяет понять механизм *смены функций*. Освоение биол. видом новой среды обитания возможно лишь при наличии в его организации особенностей, позволяющих ему выжить в новых условиях, а эти особенности могут возникнуть только в прежней среде обитания, т. е. как П. Ср. *Постадаптация*.

● Георгиевский А. Б., Проблема преадаптации. Историко-критическое исследование, Л., 1974.

ПРЕДПЛЕ́ЧЬЕ (antebrachium), отдел передней (у человека верхней) конечности позвоночных между плечом и кистью. Скелет П.— лучевая и локтевая кости, соединяющиеся проксимальными концами с плечевой костью в локтевом суставе; дистальный конец лучевой кости образует с костями запястья лучезапястный сустав.

ПРЕДПЛЮ́СНА (tarsus), проксимальный отдел стопы позвоночных. Исходно (стегоцефалы, хвостатые земноводные) состоял из небольших губчатых костей (3 в проксимальном ряду, 4 в среднем и 5 в дистальном), соединённых между собой и с костями голени относительно малоподвижно. В ходе эволюции кости П. сливались в разных комбинациях и формировались суставы, допускающие большой размах движений в строго фиксированных местах. У бесхвостых земноводных в связи с приспособлением к прыганию образовался голеностопный сустав, а две проксимальные кости П. удлиниились, образовав дополнит. рычаг конечности. У пресмыкающихся и птиц сформировался интертарзальный сустав, при к-ром проксимальные кости П. неподвижно соединяются (у птиц срастаются) с костями голени, а дистальные прочно соединяются с костями плюсны. У млекопитающих в П. обычно 7 костей. При этом одна из костей проксимального ряда (астрагал) образует блок голеностопного сустава, а вторая (пяточная кость) — большой выступ, на к-ром крепится ахиллово сухожилие икроножных мышц. У копытных число костей П. сократилось до 5 (приспособление к бегу). См. рис. при ст. *Стопа*.

ПРЕДПЫЛЬЦА́, промежуточная стадия в эволюц. развитии от микроспор к пыльце у ископаемых голосеменных растений. Морфологически может быть похожа как на споры, так и на пыльцу. Свойственное П. проксимальное прорастание сохраняется у пыльцы совр. цикадовых (она прорастает с двух сторон). Известна у нек-рых птеридоспермовых и, возможно, кордаитовых.

ПРЕДСЕ́РДИЕ (atrium), отдел сердца (один или два, у наутилуса — 4) моллюсков и позвоночных животных, к-рый собирает и перекачивает кровь в желудочек. См. *Сердце*.

ПРЕДСТА́ТЕЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА́, простата (prostata), непарная железа мужской половой системы млекопитающих. Выводные протоки П. ж. открываются в мочеиспускат. канал. Секрет П. ж. играет важную роль в обеспечении жизнедеятельности сперматозоидов в семенной жидкости (разжижение спермы, увеличение её объёма).

ПРЕДУПРЕЖДА́ЮЩАЯ ОКРА́СКА животных, тип покровительственной окраски, при к-рой несъедобные животные обладают яркой, обычно пёстрой, окраской; разновидность *демонстрации*.

ПРЕЗИНДЖА́НТРОП (от лат. prae — впереди, перед и *зинджантроп*), условное название представителя гоминид, скелетные остатки к-рого были обнаружены в 1960 Л. Лики в Олдовайском ущелье (Вост. Африка). Геол. возраст — ранний плейстоцен. Обычно П. рассматривается как древнейший представитель рода *Homo* (человек умелый — *H. habilis*) и творец самой ранней культуры древнекаменного века. Однако нек-рые исследователи отрицают человеческую природу П., считая его одним из представителей австралопитековых.

ПРЕЗУМПТИ́ВНЫЕ ЗАЧА́ТКИ (от лат. praesumptivus — предполагаемый, ожидаемый), области яйца или раннего зародыша, из к-рых развиваются те или иные органы. С помощью методов прижизненного мечения эмбриональных тканей и прослеживания дальнейшей судьбы меток составлены карты П. з. для яиц или ранних зародышей осн. групп животных. У зародышей, развивающихся из т. н. регуляционных яиц (см. *Регуляции*), судьба П. з. вплоть до определённой стадии развития может быть изменена, тогда как в т. н. мозаичных яйцах П. з. детерминируются (см. *Детерминация*) раньше и более устойчиво.

Карта относительного положения и размеров презумптивных зачатков на поверхности ранней гаструлы у земноводных (со спинной стороны): *1* — презумптивный материал энтодермы; *2* — головной энтодермы; *3* — сомитов; *4* — эпидермиса; *5* — нервной пластинки; *6* — хорды; *7* — боковой мезодермы; *8* — спинная губа бластопора; *ан* — анимальный полюс; *вег* — вегетативный полюс.

ПРЕНАТА́ЛЬНОЕ РАЗВИ́ТИЕ (от лат. prae — впереди, перед и natalis — относящийся к рождению), развитие зародыша (плода) живородящих животных в период перед рождением. Термин «П. р.» обычно применяют для обозначения поздних стадий эмбрионального развития млекопитающих.

ПРЕ́РИИ (фр. prairie, от лат. pratum — луг), злаковники Сев. Америки. Распространены от Юж. Канады до Мексиканского нагорья. На терр. США до интенсивного освоения её человеком занимали пл. более 1 млн. км², в Канаде — 2 млн. км². В растит. покрове П. господствуют многолетние морозо- и засухоустойчивые растения: дерновинные злаки из родов ковыль, тонконог, житняк (общие со степями Евразии), а также бородачи, грама, бизонова трава. Основные территории П. на востоке почти полностью распаханы под посевы кукурузы и пшеницы, на западе — используются как пастбища. Естеств. растительность П. сохранилась на терр. Канады (ок. 235 тыс. км²). В мало изменённом человеком виде П. можно увидеть в нац. парке Уинд-Кейв (США, Юж. Дакота), здесь же широко представлены животные П.: вилорог, луговая собачка, чернохвостый олень, койот и бизон.

ПРЕРЫ́ВИСТОЕ РАВНОВЕ́СИЕ, эволюционная концепция, направленная против представлений о медленном и непрерывном характере видообразования и принципа единства механизмов микро- и макроэволюции. Предложена С. Гоулдом и Н. Элдриджем в 1972. Сторонники

концепции считают, что процесс образования видов протекает в короткие периоды геол. времени и сменяется длит. фазами стабилизации. В качестве возможных механизмов видообразования сторонники П. р. называют мутации регуляторных генов, ведущие к значит. фенотипич. эффекту из-за сдвигов онтогенетич. процессов, дрейф генов и быстрые преобразования генетич. структур периферийных изолятов. Видообразование в существенных чертах рассматривается как неадаптивный процесс. Отбор случайно возникших видов рассматривается как специфич. фактор макроэволюции. Аргументация сторонников концепции П. р. базируется гл. обр. на данных палеонтологич. летописи, не отражающей детали постеп. видообразования. Длит. периоды стабилизации таксонов могут быть объяснены действием стабилизирующего отбора, сохраняющего высокоадаптивные формы и признаки. Поэтому многие учёные, не принимающие концепцию П. р., подчёркивают, что палеонтологич. данные о высокой стабильности морфологич. признаков недостаточны для вывода о стабилизации вида.

● Stanley S. M., Macroevolution, pattern and process, S. F., 1979.

ПРЕСМЫКА́ЮЩИЕСЯ, рептилии (Reptilia), класс позвоночных. Древнейшие П.— котилозавры — появились в среднем карбоне и ещё сохраняли в своём строении признаки, характерные для земноводных палеозоя (стегоцефалов). В дальнейшем П. разделились на 2 гл. ствола — зверообразных (давших в конце триаса начало млекопитающим) и диапсид (лепидозавров и архозавров, к-рые дали начало птицам). П. доминировали в наземных биоценозах с перми до начала кайнозоя. Наибольшего расцвета достигли в мезозое, когда среди них появились также морские (ихтиозавры, завроптеригии, плакодонты, мозазавры) и летающие (птерозавры) формы. Наиб. крупные животные суши входили в число динозавров. Переход от мезозоя к кайнозою совпал с вымиранием всех перечисленных групп мезозойских П. и бурной экспансией млекопитающих и птиц — прогрессивных потомков П. Совр. П.— разрозненные остатки богатого и разнообразного мира рептилий. Размеры их тела от неск. см до 10 м. Скелет почти полностью окостеневший. Череп сочленяется с позвоночником одним мыщелком. Первичный череп у большинства П. сверху и с боков облекают многочисл. покровные кости; в височной области они обычно редуцированы и образуют отверстия, разделённые одной или 2 височными дугами. Конечности (как и у всех наземных позвоночных) пятипалого типа (в нек-рых группах наблюдается редукция пальцев или всей конечности). Рёбра у большинства П. соединены с грудиной, образуя грудную клетку, обеспечивающую рёберный тип дыхания, впервые появляющийся только у этой группы. Головной мозг П. менее развит, чем у птиц и млекопитающих, однако мозжечок развит хорошо, что связано со сложной координацией движений. 2 круга кровообращения, более полно разделённые, чем у земноводных; сердце обычно трёхкамерное (2 предсердия и 1 желудочек, у крокодилов — четырёхкамерное). Лёгкие ячеистые, имеются трахея и бронхи. Органы выделения — метанефрические почки, у большинства П. есть мочевой пузырь. Самцы П. (кроме гаттерии) имеют копулятивный орган (у змей и ящериц он парный). Кожа (кроме водных мягкотелых черепах) покрыта роговыми чешуями или щитками. Кожных желёз нет или их немного. 6 подклассов: анапсиды (включают совр. черепах), архозавры (включают совр. крокодилов) и лепидозавры (включают совр. клювоголовых и чешуйчатых), а также полностью вымершие ихтиоптеригии, синаптозавры и зверообразные. Св. 8000 совр. видов, подавляющее большинство наземных, на всех материках, кроме Антарктиды; в СССР — ок. 140 видов. Крокодилы и мн. черепахи живут в пресных водоёмах, нек-рые змеи и черепахи — в море. В связи с непостоянной темп-рой тела активность П. зависит от темп-ры окружающей среды. П. раздельнополы, оплодотворение внутреннее; нек-рым ящерицам и змеям свойствен партеногенез. Большинство размножается, откладывая яйца, нек-рые яйцеживородящие или живородящие. Яйца П. богаты желтком, заключены в твёрдую известковую (у черепах и крокодилов) или пергаментообразную (у ящериц и змей) оболочку, защищающую их от высыхания. Инкубационный период от 1—2 мес до года и более (у гаттерии). Заботятся о потомстве редко. Большинство П.— хищники или насекомоядные. Нек-рые ящерицы (агамы и игуаны) всеядные; наземные черепахи питаются преим. растениями. Использование мяса мн. П. в пищу, кожи и панцирей — для изготовления разл. изделий, интенсивный отлов змей для получения яда привели в 20 в. к резкому сокращению численности отд. групп П., особенно черепах, змей и крокодилов. Для восстановления и сохранения численности П. их разводят в неволе (крокодилы), охраняют места размножения и запрещают промысел. Ок. 150 видов и подвидов в Красной книге МСОП, 37 — в Красной книге СССР. См. табл. 42—45.

● Жизнь животных, 2 изд., т. 5, М., 1985.

ПРЕСНОВО́ДНЫЕ ЧЕРЕПА́ХИ (Emydidae), сем. черепах. Мелкие и ср. животные, панцирь округлый, с роговыми щитками. Между пальцами плават. перепонки. Мн. имеют разноцветную окраску головы, ног и панциря. Ок. 30 родов, св. 80 видов, в пресных водах Африки, Юж. Европы, Азии, Америки. В СССР — 3 вида: европейская болотная черепаха (*Emys orbicularis*) — в ср. и юж. полосе Европ. части, на Кавказе, Ю.-З. Туркмении, в Казахстане; каспийская черепаха (*Mauremys caspica*) — в Дагестане, Закавказье и на Ю.-З. Туркмении; китайский трионикс, или дальневосточная черепаха (*Trionyx sinensis*),— на Д. Востоке, редкий вид, в Красной книге СССР. Обитают П. ч. в водоёмах со слабым течением, быстро передвигаются в воде и на суше. Растительноядные и хищники. Откладывают от 5 до 20 яиц. Продолжительность жизни у нек-рых видов до 120 лет. П. ч. рассматривают также как экологич. группу наземных черепах, включающую 170 видов (4/5 всех совр. черепах), относящихся к 9 сем. См. рис. 2—5, 12, 14—18 в табл. 44.

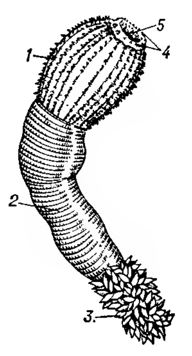
ПРЕФОРМИ́ЗМ (от лат. praeformo — заранее образую, предобразую), учение о наличии в половых клетках организмов материальных структур, предопределяющих развитие зародыша и признаки образующегося из него организма. Преформистские взгляды складывались в течение длит. времени. До 18 в. в биологии господствовало мнение о наличии в зачатковых клетках полностью сформированного зародыша (учение о преформации). Первые микроскописты 17 в. (Я. Сваммердам, М. Мальпиги, А. Левенгук и др.) полагали, что зародыш находится уже в сформированном состоянии в яйце (*овизм*) или семени (*анималькулизм*), а в процессе развития происходит лишь увеличение в размерах и уплотнение прозрачных, ранее невидимых тканей. Преформистские взгляды в своей крайней форме основывались на догме изнач. творения живых существ (см. *Креационизм*) и заложенных в них зачатков зародышей всех будущих поколений («вложение зародышей»). В дальнейшем учение о преформации развивали противники идеи самозарождения и др. механистич. теорий развития (А. Галлер, Ш. Бонне, Л. Спалланцани и др.). Во 2-й пол. 18 в. под влиянием данных о нарушениях развития, о наследуемости как материнских, так и отцовских индивид. признаков и о способности организма к регенерации стало преобладать учение о развитии организмов как о последоват. новообразованиях (см. *Эпигенез*). Это учение развивалось П. Мопертюи, Ж. Б. Бюффоном и особенно К. Вольфом, описавшим процессы развития растений и куриного зародыша. Во 2-й пол. 19 в., в связи с выяснением сущности процессов оплодотворения и клеточного деления (митоза), а также возникновением теорий наследственности и механики развития, вновь возродились преформистские взгляды. Была показана несостоятельность эпигенетич. представлений о развитии под влиянием лишь внешних условий (см. *Эктогенез*) или каких-то нематериальных факторов (см. *Витализм*).

Учение об индивидуальности заключённых в ядрах клеток хромосом и их роли в процессах оплодотворения и наследования породило в кон. 19 в. гипотетич. теории наследственности, носившие в той или иной степени преформистский характер. С возникновением генетики эти гипотезы получили серьёзное науч. обоснование. В сер. 20 в. с выяснением химич. природы генов, механизмов хранения и передачи наследств. информации получила науч. завершение многовековая и противоречивая история преформистских представлений в биологии.

Материалистич. теория органич. развития не ограничивается допущением лишь преформированных структур, но и учитывает эпигенетич. факторы развития.

● Гайсинович А. Е., К. Ф. Вольф и учение о развитии организмов (в связи с общей эволюцией научного мировоззрения), М., 1961.

ПРИАПУЛИ́ДЫ (Priapulida), группа низших червей. Родственны, вероятно, первичнополостным червям. Дл. от 2 мм до 10 см. Тело червеобразное, нерасчленённое, внутр. полость (целом) заполнена полостной жидкостью. Передняя часть тела (хоботок) с помощью особых мускулов (ретракторов) вворачивается внутрь. У нек-рых есть хвостовые жаберные придатки. Кишечник прямой, сквозной, с ротовым и анальным



Приапулида *Priapulus caudatus*: 1 — хобот; 2 — туловище; 3 — хвостовая жабра; 4 — околоротовые зубчики; 5 — рот.

отверстиями. Кровеносной системы нет. Дыхание всей поверхностью тела. Органы выделения — протонефридии, открывающиеся в мочеполовой проток. Нервная система состоит из окологлоточного кольца и брюшного тяжа. Раздельнополые. У некоторых имеется личинка с вооружённым крючками хоботком и двустворчатым панцирем, напоминающая киноринхов. 7 родов, 11 видов, в умеренных водах Мирового ок. и на больших глубинах в экваториальной зоне; в морях СССР — 2 рода. Гл. обр. хищники. Живут в норках, вырытых в плотных песчаных грунтах. Передвигаются, с силой вбуравливаясь в грунт.

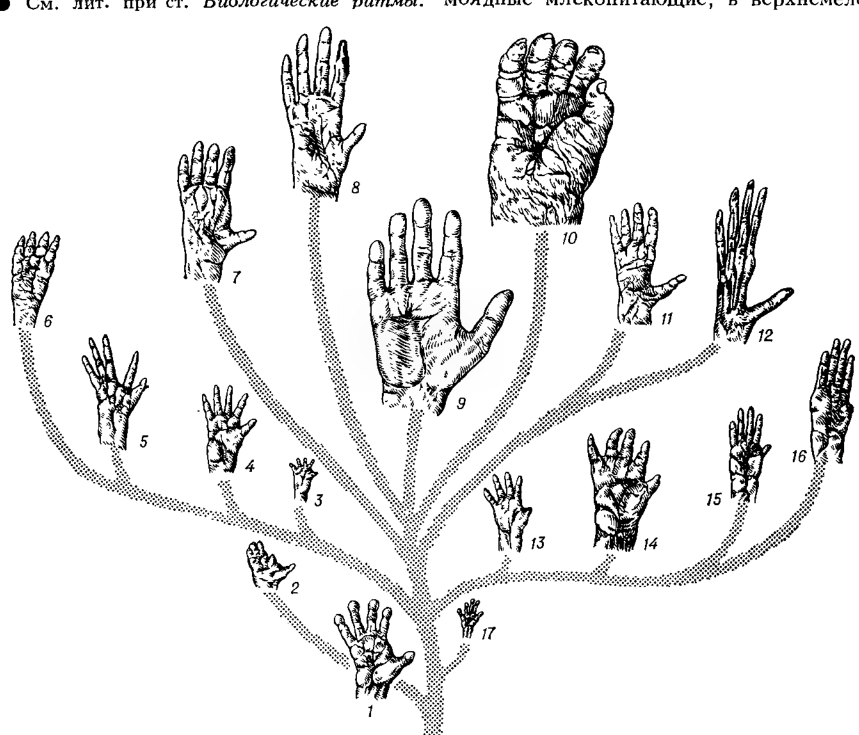
ПРИВИДЕ́НЬЕВЫЕ, палочники (Phasmoptera, или Phasmodea), отряд насекомых. Дл. до 35 см (самые крупные из насекомых). Самки крупнее самцов. Глаза хорошо развиты. Ноги ходильные. Крыльев у большинства П. нет. Ротовой аппарат грызущий. Ок. 2,5 тыс. видов. Распространены в осн. в тропиках и субтропиках; в СССР — 7 видов, на юге Казахстана, в Ср. Азии и Закавказье, 1 вид — на юге Приморья; встречаются редко. Превращение неполное. Форма тела палочковидная или листовидная (у листотелов), окраска и поведение П. имеют приспособит. значение: в неподвижном состоянии П. похожи на сучки, стебли кустарников, куски коры, листья. Фитофаги. Способны долго находиться в состоянии «восковой гибкости» (каталепсия). П. свойственна автотомия: утраченные концы усиков, ноги сравнительно легко восстанавливаются. Уссурийский палочник (*Baculum ussurianum*) и карликовый палочник (*Ramulus nana*) — в Красной книге СССР.

ПРИДА́ТОЧНЫЕ О́РГАНЫ, адвентивные органы растений, возникают в местах, где их появление не обязательно (обычно на др. органах), как правило, относительно поздно (часто из вторичных меристем) и эндогенно. Придаточные корни образуются на стеблях, листьях и иногда на старых стержневых корнях, утративших первичные меристемы; придаточные почки и побеги — на корнях (у корнеотпрысковых растений), в междоузлиях стеблей (в отличие от нормальных пазушных почек), на листьях. Для мн. растений образование П. о.— закономерный процесс, закреплённый генетически. Напр., у всех однодольных (и нек-рых двудольных) первичный корень живёт очень недолго и корневая система растения сразу же формируется только из придаточных корней. Важную роль играют П. о. у вегетативно подвижных (корневищных, ползучих) и вегетативно размножающихся растений, новые особи к-рых, отделившиеся от материнских растений (напр., кусты земляники — от усов, картофеля — из клубней), имеют только придаточные корни. Иногда придаточные корни выполняют спец. функции (напр., у плюща они служат для внедрения в кору дерева опоры, у растений мангровых зарослей поддерживают их на зыбком грунте — «ходульные корни»). Способность к образованию П. о. используется в растениеводстве, лесоводстве, интродукции растений (черенкование, размножение отводками, деление корневищ основано на способности растений образовывать придаточные корни).

ПРИЛЕЖА́ЩИЕ ТЕЛА́ (corpora allata), эндокринные железы насекомых, вырабатывающие ювенильный гормон. Располагаются над передней кишкой позади головного мозга в виде парных (у большинства насекомых) округлых образований. Связаны одной парой нервов с кардиальными телами, другой — с подглоточным ганглием. Состоят из многочисленных мелких делящихся клеток (у стрекоз, подёнок, прямокрылых, тараканов, клопов, низших двукрылых) или из малочисленных крупных и неделящихся (у равнокрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых, высших двукрылых). В клетках П. т. обычно сильно развит гладкий эндоплазматич. ретикулум, в к-ром происходит синтез ювенильного гормона. Удаление П. т. приводит к преждевременному, часто нарушенному, метаморфозу личинок и к торможению полового созревания взрослых особей.

ПРИЛИ́ВНЫЕ РИ́ТМЫ, изменения интенсивности и характера биол. процессов и явлений, соответствующие периодичности приливов (24,8 или 12,4 часа). П. р. свойственны мн. мор. животным и растениям прибрежной зоны и проявляются в периодичности подвижности животных, раскрывания створок у моллюсков, вертикального распределения планктона в толще воды и т. д. П. р. нередко сохраняются в аквариумах, что указывает на их эндогенную природу.

● См. лит. при ст. *Биологические ритмы.*



Форма кисти приматов: *1* — обыкновенный лемур (*Lemur variegatus*); *2* — обыкновенный потто (*Perodicticus potto*); *3* — обыкновенная игрунка (*Callithrix jacchus*); *4* — бурый, или черноголовый, капуцин (*Cebus apella*); *5* — рыжий ревун (*Alouatta seniculus*); *6* — чёрная коата (*Ateles paniscus*); *7* — орангутан (*Pongo pygmaeus*); *8* — шимпанзе Швейнфурта (*Pan troglodites schweinfurthii*); *9* — человек (*Homo sapiens*); *10* — горная горилла (*Gorilla gorilla beringei*); *11* — обыкновенный сиаманг (*Symphalangus syndactylus*); *12* — яванский, или серебристый, гиббон (*Hylobates moloch*); *13* — цейлонский макак (*Macaca sinica*); *14* — гамадрил (*Papio hamadryas*); *15* — зелёная мартышка (*Cercopithecus aethiopus*); *16* — абиссинский колобус, или гвереца (*Colobus guereza*); *17* — долгопят-привидение (*Tarsius spectrum*).

ПРИЛИПА́ЛОВЫЕ, прилипалы (Echeneidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. 30—90 см. 1-й спинной плавник смещён на голову и преобразован в присоску. Плавательного пузыря нет. 7 родов, 7 видов, широко распространены в тропич. и субтропич. водах всех океанов. В СССР — 2 вида: обыкновенный прилипало (*Echeneis naucrates*) и акулья ремора (*Remora remora*), изредка в водах Юж. Приморья. Присасываются к рыбам, черепахам, китам, днищам кораблей. Нек-рые (обыкновенный прилипало) могут вести и свободный образ жизни. Молодь П. не нуждается в хозяине. Питаются П. планктоном и частично эктопаразитами хозяев. См. рис. 7 в табл. 35.

ПРИЛИ́СТНИКИ (stipulae), парные придатки основания листа, свободные или приросшие к черешку. П. характерны для мн. двудольных. Различают плёнчатые и зелёные П. Последние принимают участие в фотосинтезе (напр., у гороха), иногда остаются единств. фотосинтезирующей частью листа, если пластинка редуцируется (у чины). П. играют большую роль в образовании почечных чешуй. У мн. деревьев после развёртывания почек опадают (напр., у липы). П., расположенные с внутр. стороны листа (напр., у рдеста), наз. пазушными и нередко срастаются между собой. См. рис. 1 при ст. *Лист.*

ПРИМА́ТЫ (Primates), отряд высших млекопитающих надотр. плацентарных. Предками П. были примитивные насекомоядные млекопитающие; в верхнемеловых отложениях Монголии найден, по-видимому, наиб. древний представитель этой исходной группы — *Zalambdalestes.* Древнейшие П. в меловом периоде расселились из Азии в Европу, Сев. Америку, Африку. Они дали начало пале-

оценовым формам протолемуроидов (предки совр. тупайевых и лемуровых) и протарзиоидов (предки долгопятоподобных). Вероятно, примитивные долгопятовые из эоцена стали предками человекоподобных П.

2 подотр. совр. П.— полуобезьяны и человекоподобные приматы, или обезьяны,— объединяют более 200 разнообразных видов — от крошечных игрунок до массивных горилл, от пушистых лемуров до человека. Сохраняя типичные для млекопитающих черты, П. характеризуются определёнными, общими для всех них особенностями строения. П.— исходно древесные животные, что обеспечило им сложность, тонкую дифференцировку и высокую координированность движений. Для П. характерны 5-палые хватательные конечности, очень подвижные верх. конечности (благодаря наличию ключицы и вращению костей предплечья), способность первого пальца кисти противопоставляться остальным, что обеспечивает тонкость и разнообразие её действий. Почти у всех П. на пальцах кистей и стоп плоские ногти, ладонь и подошва имеют папиллярные линии и узоры. Тело П. покрыто волосами разл. окраски, у лемуровых и нек-рых широконосых обезьян есть подшёрсток и поэтому их волосяной покров напоминает мех; для мн. видов характерны мантии, гривы, усы, бороды, кисточки на хвостах и ушах. Почти все П. имеют хвост, различный по длине, у ряда видов он хватательный. Жизнь на деревьях способствовала развитию у П. (путём брахиации) вертикального положения тела, что подготовило переход к прямохождению и к наземному образу жизни у предков гоминид. Органы обоняния развиты слабо, хорошо развиты слух и особенно зрение. Головной мозг относительно большой, с развитыми большими полушариями, поверхность к-рых покрыта бороздами и извилинами. Увеличены также затылочная доля (зрительная область), лобная и височные доли (управляют мышечной деятельностью и голосовым аппаратом) и ассоциативные зоны теменных и префронтальных областей коры. Увеличение мозга, мозговой части черепа и усложнение функций передних конечностей сопровождалось укорочением челюстей и уменьшением лицевой части черепа. Все П. (за редким исключением) обитают в тропич. и субтропич. поясах Земли. Населяют гл. обр. леса, живут стадами, небольшими семейными группами, реже парами или в одиночку, занимая относительно небольшую территорию, к-рую метят либо определяют громкими голосами. Для П. характерен высокий уровень коммуникации (каждая особь постоянно реагирует на движения, жесты и крики др. животных группы), типичны груминг, «тёткино поведение» (за детёнышем кроме матери ухаживают и др. самки группы). Сообщества П. имеют достаточно сложную организацию с иерархической системой доминирования-подчинения. В осн. ведут дневной образ жизни, реже сумеречный или ночной. Питаются смешанной пищей, с преобладанием растительной, реже встречаются насекомоядные. П. размножаются круглый год (полициклич. виды), половые циклы менструальные. Беременность от 4 до 10 мес (коррелирует с размерами тела). У большинства видов рождается более или менее беспомощный детёныш (реже 2—3), для вскармливания к-рого самка имеет 1 пару молочных желёз. У всех П. молодые животные остаются при матери неск. лет. С длительным периодом раннего развития П. связана относительно большая продолжительность их жизни (крупные П. живут 20—30 лет).

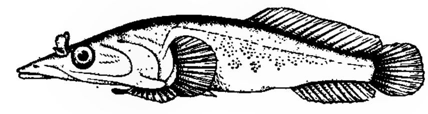
Численность П. на Земле быстро сокращается, гл. обр. из-за уничтожения их естеств. местообитаний и бесконтрольного использования большого числа видов в качестве лабораторных животных. Значит. урон существованию мн. видов наносит браконьерская охота и негативное отношение местного населения к П. как к вредителям плантаций и полей. 62 вида и подвида П. в Красной книге МСОП. См. табл. 55—58.

● Вебер М., Приматы, пер. с нем., М.—Л., 1936; Buettner-Janusch J. (ed.), Evolutionary and genetic biology of primates, v. 1—2, N. Y., 1963—64; Primate utilization and conservation, ed. by G. Bermant, D. G. Lindburg, N. Y., 1975; Richard A. F., Primates in nature, N. Y., 1985.

ПРИМИТИ́ВНЫЕ ВОРОБЬИ́НЫЕ (Menurae), подотряд воробьинообразных. Характерна сложно устроенная гортань с 2—3 парами развитых голосовых мышц. 2 сем.: лирохвосты и кустарниковые птицы (Atrichornithidae), в последнем — 2 вида. П. в. встречаются в нек-рых р-нах Австралии. 1 вид кустарниковых птиц — *Atrichornis clamosus* — в Красной книге МСОП.

ПРИМО́РДИЙ (от лат. primordium — начало, возникновение, зарождение), нерасчленённый зачаток листа в виде бугорка или валика на конусе нарастания побега, состоящий из однородных меристематич. клеток. П. наз. также зачатки др. боковых органов: почек, частей цветка (чашелистиков, лепестков, тычинок).

ПРИСОСКООБРА́ЗНЫЕ (Gobiesociformes), отряд костистых рыб. Известны с миоцена. Родственны батрахообразным. Дл. 2—30 см, тело короткое, голое, покрытое слизью. Рёбер нет. На груди присасывательный диск, образованный сросшимися и видоизменёнными брюшными плавниками, при помощи к-рых



Рыба-присоска.

они прикрепляются к камням и растительности. Колючего спинного плавника нет. 1 сем.— присосковые, или морские уточки (Gobiesocidae), 33 рода; ок. 100 видов, гл. обр. в прибрежной зоне тропич. и умеренных вод всех океанов. В СССР — 3 вида, в Чёрном м. Наиб. обычна рыба-присоска (*Lepadogaster lepadogaster*), дл. до 8 см. Обитает у каменистых берегов. Размножение летом. В кладке, охраняемой родителями, 200—270 икринок.

ПРИТВОРЯ́ШКИ (Ptinidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 1,5—5 мм. Близки к точильщикам. При опасности жуки плотно прижимают к телу усики и лапки, притворяясь мёртвыми (отсюда назв.). Личинки толстые, белые, с короткими ногами. Ок. 300 видов, распространены широко; в СССР — 35 видов. Развиваются в сухой древесине, а также в органич. остатках. Нек-рые виды повреждают пищ. продукты, коллекции растений, насекомых, меха, часто встречаются в домах и складах. Обычен синантропный вид — П.-вор (*Ptinus fur*), дл. 2—4,3 мм. См. рис. 39 в табл. 28.

ПРИТЧА́РДИЯ (*Pritchardia*), род пальм. Стволы колоннообразные, выс. до 10 м, листья веерные, диам. 1—1,5 м. Ок. 40 видов, преим. на Гавайских о-вах; 2 вида на о-вах Фиджи, 2 — на о-вах Туамоту. Растут гл. обр. во влажных тропич. лесах, нек-рые виды — в горах на выс. до 1500 м. Из листьев П. тихоокеанской (*P. pacifica*) и др. изготовляют веера и разл. плетёные изделия.

ПРИЦВЕ́ТНИКИ (bracteae), кроющие листья на оси соцветия, из пазух к-рых выходят цветки. В т. н. брактеозных соцветиях П. резко отличаются от вегетативных листьев того же вида более простой формой и мелкими размерами; часто имеют характер плёнчатых чешуй. Во фрондозных соцветиях они сходны с вегетативными листьями.

ПРИ́ШЛЫЕ РАСТЕ́НИЯ, адвентивные растения, виды растений, неумышленно занесённые человеком в б. или м. удалённые от природного ареала страны или области. Заносу П. р. способствуют торговля с.-х. продукцией (зерном, хлопком, шерстью), переселение людей и т. п. Нередко П. р. могут быстро в массе расселяться как рудеральные или в посевах (амер. виды в Европе: ромашка пахучая, мелколепестник канадский, виды щирицы, галинзога мелкоцветковая и др.; европ. виды в Америке: подорожник большой, якорцы), а также в природных фитоценозах (мексиканские кактусы в Австралии, европ. однолетние злаки в Калифорнии). П. р. могут вытеснять аборигенные виды, нарушать структуру биогенозов.

ПРО́БКА, феллема (phellema), наружная часть вторичной покровной ткани растения — перидермы. Развивается из клеток феллогена (пробкового камбия) при их делении в тангентальном направлении (параллельно поверхности осевого органа). У древесных растений — на ветвях, стволах, корнях и почечных чешуях, иногда на плодах (у мушмулы, груши); у травянистых двудольных — на корнях, гипокотиле, иногда — на корневищах, клубнях (у картофеля). Клетки П. без межклетников, их оболочки вследствие опробковения непроницаемы для жидкостей и газов, поэтому живой протопласт отмирает и их полости заполнены воздухом и смолистыми веществами. У нек-рых растений (тюльпанное дерево, бересклет, сосна) П. состоит из тонкостенных опробковевших клеток и феллоидов — слоёв клеток с одревесневшими, но не опробковевшими стенками. П. защищает органы растений от излишнего испарения, проникновения микроорганизмов. Наиб. мощная, ежегодно нарастающая П. стволов пробкового дуба используется в пром-сти.

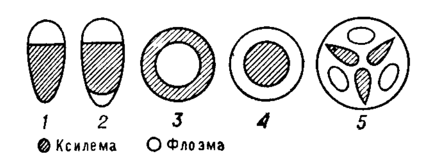
ПРОВИЗО́РНЫЕ О́РГАНЫ (нем. provisorisch — предварительный, временный, от лат. provideo — предвижу, заранее забочусь), временные органы у зародышей и личинок животных организмов, исчезающие в процессе их развития. Одна из форм ценогенеза, или *эмбриоадаптации*. П. о. обеспечивают важнейшие функции развивающегося организма до сформирования и начала функционирования дефинитивных органов, характерных для взрослых особей. Примеры П. о.: брюшные конечности и жабры личинок насекомых; жабры, ротовое «вооружение» и хвост головастиков; сосуды желточного мешка у зародышей рыб, пресмыкающихся и птиц; амнион, аллантоис и серозная оболочка у амниот. П. о. совр. организмов в ряде случаев позво-

ляют судить об организации их предков, что помогает устанавливать эволюцию определённых групп животных.

ПРОВИ́РУС (от греч. pró — перед, раньше, вместо и *вирус*), форма существования генома вируса, при к-рой этот геном объединён с генетич. материалом клетки-хозяина в единые молекулы ДНК. В состоянии П. могут существовать нек-рые бактериофаги (см. *Профаг*) и онкогенные вирусы. Репликация П. происходит совместно с ДНК клетки. В определённых условиях наблюдается индукция П., приводящая к освобождению генома вируса и к его автономной репродукции. См. также *Вирогения*, *Лизогения*.

ПРОВОДЯ́ЩИЕ ТКА́НИ (textus conductorii), растит. ткани, служащие для передвижения по растению питат. веществ. По к с и л е м е от корней к листьям передвигаются вода и растворённые в ней минер. вещества из почвы, по ф л о э м е от листьев к др. органам (корням, почкам, цветкам, плодам) — вещества, синтезируемые в листьях, гл. обр. продукты фотосинтеза. П. т. образуют в теле растения непрерывную разветвлённую систему, соединяющую все его органы. В состав П. т. входят проводящие, механич., запасающие, выделит. элементы. Водопроводящие элементы ксилемы (трахеиды, сосуды) быстро дифференцируются, древеснеют, теряют протопласт и долго функционируют в отмершем состоянии. Ситовидные элементы флоэмы формируются медленнее и функционируют как П. т. только в живом состоянии, в течение одного года. Ксилема и флоэма расположены обычно рядом, образуя тяжи, или *проводящие пучки*. Высокоспециализир. П. т. с сосудами развились в процессе эволюции только у высших наземных, т. н. сосудистых, растений. У моховидных их ещё нет. Первичные специализир. проводящие клетки в виде трахеид с кольчатыми и спиральными утолщениями оболочек обнаружены у первенцев наземной флоры — риниофитов. У более поздних групп наземных растений появились трахеиды с лестничными порами и утолщениями или со сплошным утолщением оболочки с многочисл. окаймлёнными порами. Наиб. совершенные проводящие элементы — сосуды — возникли у нек-рых папоротниковидных и голосеменных, наибольшего развития они достигли у покрытосеменных.

ПРОВОДЯ́ЩИЙ ПУЧО́К р а с т е н и й, совокупность элементов проводящих (сосудов, трахеид, ситовидных трубок), механич. и паренхимных тканей, сконцентриров. в одном пучке; осн. компонент

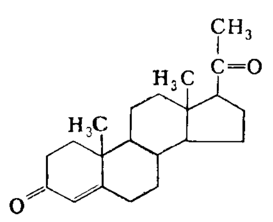


Проводящие пучки растений (схема): *1* — коллатеральный; *2* — биколлатеральный; *3* — концентрический (амфивазальный); *4* — концентрический (амфикрибральный); *5* — радиальный.

проводящей системы растений. Возникает из специализир. меристемы апексов побега и корня — прокамбия. Вокруг пучка формируется обкладка из живых клеток. П. п. по своей структуре могут быть полными и неполными (состоят только из ксилемы или флоэмы), открытыми (часть прокамбия сохраняется в виде камбия, у голосеменных и двудольных) и закрытыми (без камбия, у однодольных). В к о л л а т е р а л ь н ы х П. п. флоэма располагается кнаружи, а ксилема — к центру стебля; в открытых пучках между ксилемой и флоэмой залегает камбий, из к-рого образуется вторичная ксилема (древесина) и вторичная флоэма (луб). В б и к о л л а т е р а л ь н ы х П. п. образуется дополнит. пучок внутренней флоэмы (у тыквенных, паслёновых). В к о н ц е н т р и ч е с к и х П. п. или ксилема окружает флоэму (амфивазальные, у однодольных), или флоэма окружает ксилему (амфикрибральные, у папоротников). Р а д и а л ь н ы й П. п. — совокупность чередующихся групп флоэмы и ксилемы корня первичного строения; возникают из отд. тяжей прокамбия и располагаются по радиусам центр. цилиндра. Особенности строения П. п. устойчиво повторяются; изучение их позволяет восстановить пути эволюции целых групп растений. См. также рис. 2 при ст. *Корень*.

ПРО́ВОЛОЧНИКИ, п р о в о л о ч н ы е ч е р в и, личинки жуков сем. щелкунов (нар. назв. П. — костяники). Дл. 15—45 мм. Тело узкое, длинное, цилиндрич., жёлтое или буровато-коричневое, у большинства с очень жёсткими покровами, гладкое или с единичными волосками, упругое и малоподвижное. Обитают в почве, под корнями, в тнилой древесине. Питаются живыми и гниющими растениями, иногда хищничают. Развиваются 3—5 лет. Нек-рые виды, вбуравливаясь в подземные части стеблей и клубни, повреждают мн. с.-х. культуры, особенно свёклу, картофель, кукурузу, пшеницу, подсолнух.

ПРОГЕСТЕРО́Н, жен. стероидный половой гормон позвоночных, вырабатываемый жёлтым телом яичника, плацентой, а также (в небольших кол-вах) корой над-



почечников и семенниками. П. играет важную роль в жен. половом цикле у всех видов позвоночных, подготавливает матку к имплантации и питанию яйца, обеспечивает норм. развитие беременности у млекопитающих. Синтез и секреция П. регулируются лютеинизирующим гормоном и хорионическим гонадотропином. Концентрация П. в плазме крови у женщин зависит от фазы полового цикла: 0,03—0,2 (фолликулярная), 1—3,0 мкг% (лютеиновая); при беременности 15—20 мкг%. П. и его природные и синтетич. производные (гестагены) применяются в медицине. П. обнаружен у беспозвоночных (моллюсков, членистоногих, иглокожих) и в цветковых растениях.

ПРОГИМНОСПЕ́РМЫ, п р а г о л о с е м е н н ы е, п р е д г о л о с е м е н н ы е (Progymnospermopsida), класс вымерших высших растений. Иногда выделяют как неформальную группу (Progymnospermae). Занимали промежуточное положение между споровыми и голосеменными. Примитивные П. были гомоспоровыми, внешне сходными с примитивными прапапоротниками, но имели вторичную древесину в стеблях. Более продвинутые гетероспоровые П. по строению древесины близки к голосеменным (кордаитовым), но имели органы размножения, характерные для споровых. Произошли от тримерофитовых риниофитов в первой половине девонского периода, в конце его дали начало голосеменным (птеридоспермам). Известны до раннего карбона включительно.

ПРОГНАТИ́ЗМ (от греч. pró — впереди, вперёд и gnáthos — челюсть), сильное выступание вперёд лицевого отдела черепа у человека. П. наиб. типичен для представителей экваториальной расы, а также для юж. монголоидов, но встречается и в др. расовых группах. Ср. *Ортогнатизм*.

ПРОГРЕ́СС (от лат. progressus — движение вперёд) в ж и в о й п р и р о д е, совершенствование и усложнение организмов в процессе эволюции. В связи с использованием термина «П.» в биологии в разных значениях А. Н. Северцов (1925) предложил различать б и о л о г и ч е с к и й П. — результат успеха данной группы организмов в борьбе за существование, характеризующийся повышением численности особей данного таксона, расширением его ареала и распадением на подчинённые систематич. группы (ср. биол. *регресс*) и м о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к и й П. (арогенез, морфофункц. П.) — эволюцию организмов по пути усложнения и совершенствования их организации. По А. Н. Северцову, морфофизиол. П. характеризуется повышением стéпени дифференциации организма и интенсификацией функций, ведущими к повышению уровня общей энергии жизнедеятельности организма. Морфофизиол. П. — одно из нескольких возможных направлений эволюции (наряду с развитием частных приспособлений — *идиоадаптаций* и морфофизиол. регрессом), способствующих при соотв. образе жизни достижению биол. П. Морфофизиол. П. характерен в наиб. степени для тех групп организмов, к-рые ведут активный образ жизни, в частности, позвоночных и членистоногих. Эволюц. преобразования, ведущие к морфофизиол. П., А. Н. Северцов назвал *ароморфозами* (иногда этот термин используют как синоним морфофизиол. П.). Позднее рядом учёных были указаны другие важные критерии морфофизиол. П.: совершенствование интеграции живых систем (И. И. Шмальгаузен, 1938), повышение уровня их гомеостаза (Дж. Хаксли, 1942), рост объёма информации и совершенствование способов её обработки. Были также предприняты новые попытки систематизировать представления о П. в живой природе, имевшие частный характер по отношению к наиб. разработанной концепции А. Н. Северцова. В. Франц (1935) развивал представления о б и о т е х н и ч е с к о м П., оцениваемом такими показателями, как эффективность, экономичность, коэффициент полезного действия живых систем. Биотехнич. П. — один из аспектов морфофизиол. П. Дж. Хаксли предложил разграничивать понятия неограниченного и ограниченного П. Под н е о г р а н и ч е н н ы м П. понимается эволюция в направлении разумного существа (человека), характеризующаяся повышением уровня контроля организмов над внеш. средой и увеличением независимости их внутр. среды от внеш. условий. О г р а н и ч е н н ы й П. имел место в большинстве филетич. линий организмов, в к-рых особенности организации и возникавшие приспособления препятствовали эволю-

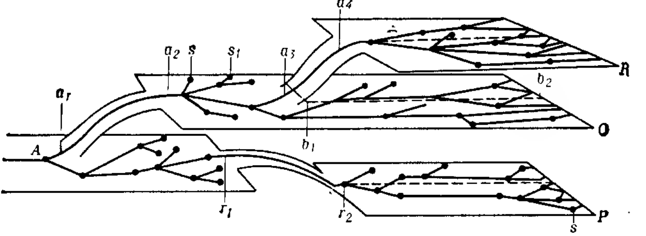


Схема соотношений между ароморфозами, идиоадаптациями и катаморфозами. *A* — исходный уровень организации; *O* и *R* — новые уровни организации, возникшие в результате ароморфозов ($a_1 - a_2$, $a_3 - a_4$); *P* — снижение уровня организации — катаморфоз ($r_1 - r_2$). Расходящиеся линии на каждом из уровней организации соответствуют идиоадаптациям. Отклонение от прямых пунктирных линий ($b_1 - b_2$) обозначает степень адаптивных изменений. Наиболее сильные уклонения ($s_1 - s_2$) соответствуют узкой специализации. (По А. Н. Северцову.)

ции в направлении неогранич. П. Идея неогранич. П. по своей сущности антропоцентрична; противопоставление неогранич. и огранич. П. условно. Ряд аспектов проблемы П. в биологии остаются дискуссионными и нуждаются в дальнейшей разработке.

● Шмальгаузен И. И., Пути и закономерности эволюционного процесса, М., 1939; Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч., т. 5, М.—Л., 1949; Давиташвили Л. Ш., Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе, М., 1956; Теоретические вопросы прогрессивного развития живой природы и техники, Л., 1970; Закономерности прогрессивной [биологической] эволюции, Л., 1972.

ПРОДЕЛЬФИ́НЫ (*Stenella*), род мор. дельфинов. Дл. до 2,5 м. Окраска спины и плавников тёмная, брюха — белая, боков — серая или белая с 1—2 полосами, иногда пятнистая. 5 видов, в тёплом и умеренном поясах Мирового ок. Держатся стадами, питаются рыбой и головоногими моллюсками. В дальневосточных морях СССР — полосатый П. (*S. caeruleoalbus*). См. рис. 11 в табл. 39.

ПРОДИГИОЗИ́Н, красный внутриклеточный пигмент, образуемый грамотрицат. неспоровыми энтеробактериями рода *Serratia*. Близкие пигменты синтезируют актиномицеты из родов *Actinomyces* и *Actinomadura*. Полагают, что П. и его гомологи участвуют в дыхании и выполняют роль своеобразного резерва пролина.

ПРОДОЛГОВА́ТЫЙ МОЗГ, луковица мозга (medulla oblongata, bulbus cerebri), часть ствола головного мозга позвоночных, переходящая вниз (кзади) в спинной мозг, а вверх (кпереди) — в варолиев мост. В П. м. расположены жизненно важные центры, регулирующие дыхание, кровообращение, обмен веществ. У круглоротых П. м. занимает ок. половины головного мозга и образован структурами, контролирующими положение тела в пространстве и деятельность жаберного аппарата. У костистых рыб в П. м. сформировались центры управления дыханием, кровообращением, пищеварением, выделились ядра вкусовых нервов. У земноводных и пресмыкающихся закончилась дифференциация сенсорных ядер черепных нервов и специализация их рецепторов. У пресмыкающихся получают развитие вестибулярные и кохлеарные ядра. *ретикулярная формация*. Для П. м. птиц характерен рост связей ретикулярной формации и вестибулярной системы со спинным мозгом. П. м. млекопитающих увеличился в объёме благодаря мощному развитию ретикулярной формации и длинных волоконных путей. Он состоит из серого вещества, представляющего собой скопление нервных клеток — ядер черепномозговых нервов (V, VIII, IX, X, XI, XII) и ретикулярной формации, и белого, представленного пучками нервных волокон.

Функции П. м. сложны и разнообразны. Специализир. группы нейронов ретикулярной формации (через системы мотонейронов языкоглоточного и блуждающего нервов, а также вентральных и боковых рогов грудного, поясничного и крестцового отделов спинного мозга) управляют дыханием, регулируют деятельность сердца и определяют тонус разл. сосудов, обеспечивают осуществление пищеварит. функции (пережёвывание и проглатывание пищи, секреция слюны, желудочного и панкреатич. сока, моторика висцеральных органов). С помощью нейронов ретикулярной формации и ядер шва регулируются двигательные рефлексы спинного мозга и ствола мозга, обеспечивающие поддержание позы и осуществление локомоции (статич. и статокинетич. вестибулярные рефлексы), осуществляются защитные функции (кашель, чихание, рвота), контролируется объём передаваемой сенсорной информации из спинного в головной мозг, а также уровень возбудимости центр. структур, в том числе и коры большого мозга. Рефлексы П. м. связаны также с функцией слуха (распознавание частоты, интенсивности и источника звука). См. рис. при ст. *Головной мозг*.

ПРОДОЛЖИ́ТЕЛЬНОСТЬ ЖИ́ЗНИ, длительность существования особи или клона. П. ж. регулируется комплексом фенотипич. и генотипич. факторов и является временно́й характеристикой взаимодействия повреждающих и восстанавливающих процессов в организме, приводящих его к старости и смерти. Для оценки П. ж. используют ряд критериев, из к-рых наиб. распространены средняя П. ж. (СПЖ — средняя арифметич. П. ж. всех особей популяции) и максимальная П. ж. для особей данного вида (МПЖ). СПЖ значит. колеблется в зависимости от внеш. условий, поэтому для сопоставления П. ж. разных видов чаще пользуются генетически детерминированной МПЖ.

У животных МПЖ в естеств. условиях у большинства наземных видов определяется по костным остаткам, зубам, у рыб — по размерам тела, чешуи и срезам плавникового луча (см. *Годичные кольца*). Определение МПЖ моллюсков по ростовым кольцам раковин лишь приблизительно, т. к. при остановке роста в неблагоприятных условиях годичные кольца не образуются. Непосредственная же регистрация МПЖ диких животных в естеств. условиях практически невозможна. При содержании животных в неволе регистрируется физиол. П. ж., или МПЖ в оптимальных условиях их содержания (она, по-видимому, как правило, выше, чем П. ж. в естеств. условиях). Долгоживущие виды встречаются на разных ступенях эволюц. развития. Напр., П. ж. осетровых достигает 50—100 лет, гигантская саламандра живёт св. 50 лет, жабы, тритоны — до 25—30 лет, лягушки — 12—13 лет; крокодилы, черепахи доживают до 50—150 лет; филин, ворон, беркут, белый пеликан, попугаи живут до 50—70 лет, чайки, журавли, кондор, африканский страус — 30—40 лет; нек-рые млекопитающие — до 70—110 лет. МПЖ внутри класса отличается обычно в неск. десятков раз, внутри отряда — в неск. раз. Так, у млекопитающих мелкие грызуны (мыши, крысы) живут до 3—4 лет, хищники (кошка, леопард, лев, собака, волк) — до 25—30 лет; парнокопытные (свинья, овца, корова, олень, лось) — до 15—30 лет, парнокопытные (осёл, зебра, лошадь, слон) — до 30—70 лет, обезьяны (орангутан, шимпанзе) — 25—45 лет. Для разных видов млекопитающих обнаружена положит. корреляция между МПЖ и массой тела или отд. органов (мозг, надпочечники, печень), напр., для 170 видов между МПЖ (годы) и массой тела (М в кг) обнаружена след. зависимость: МПЖ $= 10 \cdot M^{0,17}$; между П. ж. и интенсивностью теплопродукции (метаболизма) существует обратная зависимость. У холоднокровных животных, а также у теплокровных с непостоянной темп-рой тела (летучие мыши, ехидны) П. ж. зависит от темп-ры окружающей среды; в диапазоне оптимальных темп-р наблюдается обратная зависимость между П. ж. и темп-рой тела: по мере понижения темп-ры на каждые 10°С П. ж. холоднокровных обычно увеличивается в 2—3 раза. П. ж. теплокровных, способных впадать в состояние дневного оцепенения или зимней спячки, сопровождаемое снижением темп-ры тела, также в неск. раз больше, чем у близкородств. или аналогичных по размерам видов, лишённых подобной способности. Проблематичен вопрос о П. ж. одноклеточных и культур тканей с неогранич. потенциалом деления. Напр., клоны нек-рых амёб, размножающихся делением тела надвое, в богатых пищей средах могут жить неограниченно долго; нек-рые клоны парамеций живут до 10 лет.

В ходе эволюции, по-видимому, происходило накопление признаков, способствующих долголетию, что могло привести как к прогрессивному увеличению П. ж. существующих видов, так и к появлению новых с большей П. ж. Так, по оценкам, за последние 60 млн. лет МПЖ копытных и хищников увеличилась в 2—3 раза. Значит. рост СПЖ обнаружен в экспериментах, напр. при калорийно- или белковонедостаточных диетах, при снижении темп-ры тела.

У человека СПЖ в значит. мере зависит от социальных условий; при рассмотрении её динамики в историч. время наглядно проявляется неуклонное увеличение П. ж. Так, средняя П. ж. в Др. Греции была близка к 18 годам, в Др. Риме — 22, развитых странах Зап. Европы в ср. века и эпоху Возрождения — 35, в сер. 19 в. — 40, а в сер. 20 в. — 70. По сведениям Всесоюзной переписи населения 1970, предел долголетия в СССР — ок. 120 лет. В расчёте на 1 млн. населения живущих 100-летних в СССР приходится (1970) 80 чел., в ГДР — 39, во Франции 28 чел. В 20 в. благодаря успехам медицины и социальному прогрессу СПЖ людей увеличилась более чем на 20 лет и в развитых странах составила для мужчин ок. 70, для женщин ок. 76 лет. Предполагается, что при оптим. условиях окружающей среды СПЖ че-

ловека может достигнуть 85 лет. Для дальнейшего её увеличения, по-видимому, потребуются более глубокие знания и радикальное вмешательство в механизмы *старения*.

● Урланис Б. Ц., Эволюция продолжительности жизни, М., 1978; Феномен долгожительства. Антрополого-этнографический аспект исследования, М., 1982; Walford R. L., Maximum life span, N. Y., 1983.

Высшие растения по П. ж. обычно делят на одно-, дву- и многолетние. Это деление неск. условно, т. к. в зависимости от среды П. ж. одного и того же вида может изменяться (так, многолетняя в тропиках клещевина *Ricinus communis* в умеренном поясе — однолетнее растение; мятлик *Poa annua* — однолетник на равнинах, в горах развивается как многолетник). Число однолетних растений, значительное в жарком засушливом климате, к северу уменьшается и в Арктике они почти исчезают. Среди однолетников особенно краток жизненный цикл эфемеров. П. ж. травянистых многолетников сильно колеблется: у папоротника *Dryopteris filix-mas* она может превышать 100 лет, у мн. цветковых П. ж. длится неск. десятков лет, а у нек-рых, напр. горицвета *Adonis vernalis*,— св. 150. П. ж. большинства кустарников, полукустарников и кустарничков варьирует примерно также, но возраст нек-рых полукустарников, обитающих в высокогорьях, может превышать 300 и даже 800 лет (напр., терескен *Ceratoides papposa*, подушковидная азорелла *Azorella selago*). П. ж. св. 500 лет свойственна нек-рым кустарниковым можжевельникам. В среднем наиб. П. ж. среди растений отличаются деревья. Возраст секвойядендрона гигантского достигает 4000 лет; ещё больше, видимо, П. ж. баобаба; в США на границе штатов Калифорния и Невада были обнаружены деревья сосны остистой (*Pinus aristata*) в возрасте св. 4300 и 4680 лет; тисс, кипарис вечнозелёный, каштан, платан (а в особо благоприятных условиях — грецкий орех и дуб) могут жить св. 2000 лет; ок. 500 лет живут липа, сосна сибирская, кедровая и нек-рые др. деревья, но П. ж. мелколиств. пород (осины, берёзы, граба и т. д.) редко превышает 80—100 (150) лет. Неопределённо долго могут сохранять жизнеспособность мн. споры, семена и др. диаспоры. Так, удалось прорастить семена лотоса, пролежавшие в торфе 2000 лет, и семена арктического люпина, пролежавшие в вечной мерзлоте ок. 10 000 лет. П. ж. древесных растений определяют, сопоставляя толщину или объём ствола с ежегодным приростом, учитывая число мутовок, цвет и строение коры, но точнее всего — по годичным кольцам.

ПРОДУ́КЦИЯ (лат. productio, от produco — произвожу, создаю), суммарное количество биомассы, образованной к.-л. совокупностью растущих и размножающихся особей за конкретный период времени, или скорость её образования. П. группы животных или растений определяют как совокупность приростов массы всех особей, входивших в её состав в течение данного интервала времени, в т. ч. погибших и элиминированных. В величину П. включают также массы образованных семян, новорождённых особей, прижизненных выделений, линочных шкурок членистоногих и др. Величину П. относят обычно к ед. площади или объёма, напр. годовую П. рыб выражают в кг/га, планктона — в $г/м^2$ или в $г/м^3$ и т. д. П. иногда понимают как характеристику продукц. процесса за нек-рый момент времени и относят её к определённому

Первичная продукция различных экосистем.

его отрезку (сутки, месяц, год). Для сравнения продуктивности отд. сообществ или групп организмов определяют удельную продукцию (отношение продукции к.-л. сообщества к его биомассе за определённый отрезок времени).

Один из количеств. методов оценки П. предложил в 1919 П. Бойсен-Йенсен: $P = B_t - B_0 + B_e$, где P — П. за интервал времени (0, *t*), B_0 и B_t — биомасса популяции или любого сообщества в начале и конце этого интервала, B_e — биомасса особей, элиминированных в начале и конце этого интервала. Эта формула в виде $B_t - B_0 = P - B_e$ представляет общее уравнение динамики биомассы изолиров. популяции. П., определённая по этой формуле, отвечает чистой *первичной продукции* зелёных растений и вторичной П. (продукции животных). В прикладных биол. дисциплинах П. часто понимают как кол-во продукта, созданного за определённое время (урожай зерновых, годовой вылов рыб и т. п.), к-рый составляет только часть биол. П. В этом смысле П. близка к элиминации (B_e). Величина П. служит мерой *биологической продуктивности* любых сообществ растений и животных (лугов, лесов, болот, населения водоёмов и т. п.). Наряду с численностью (плотностью) особей и биомассой скорость и величина П. входят в число важнейших экологич. характеристик.

● Риклефс Р., Основы общей экологии, пер. с англ., М., 1979.

ПРОДУЦЕ́НТЫ (от лат. producens, род. падеж producentis — производящий, создающий), автотрофные организмы, создающие с помощью фотосинтеза или хемосинтеза органич. вещества из неорганических. П. противопоставляются гетеротрофным организмам — *консументам* и *редуцентам*. Основные П. в водных и наземных экосистемах — зелёные растения. П. составляют первый трофич. уровень в экосистеме (основание экологич. пирамиды).

ПРОЕХИ́ДНЫ (*Zaglossus*), род ехидновых. Дл. тела до 80 см, хвоста 5—7 см. На передних лапах первый и пятый пальцы редуцированы. «Клюв» в $^2/_3$ длины головы. Имеются небольшие ушные раковины. 3 вида, на Нов. Гвинее, от низменностей до высокогорий. П. Бруийна (*Z. bruijni*) — в Красной книге МСОП.

ПРОЗАУРОПО́ДЫ (Prosauropoda), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. ящеротазовых динозавров. Известны из среднего и верхнего триаса Евразии, Африки, Сев. и Юж. Америки. Дл. от 1 до 7 м. Двуногие формы с небольшим черепом, удлинённой шеей и мелкими, неск. уплощёнными зубами. Растительноядные и всеядные; промежуточная группа между хищными тероподами и растительноядными зауроподами. 3 сем., ок. 20 родов, более 30 видов. Типичные представители — платеозавры (*Plateosaurus*), анхизавры (*Anchisaurus*).

ПРОЗЕНХИ́МА (от греч. prós — сверх, возле и énchyma — налитое, наполняющее; здесь — ткань), растит. ткань, состоящая из вытянутых (длина во много раз превышает ширину) и заострённых на концах (в отличие от паренхимы) клеток, различных по происхождению и функциям. Между П. и паренхимой имеются переходы, напр. колленхима и лопастные ветвистые клетки мезофилла в листьях канны и др. растений.

ПРОЗОПИ́ГИИ (Prosopygia), 1) то же, что *щупальцевые*; 2) целомические (имеющие вторичную полость тела — целом) животные со смещённым вперёд анальным отверстием, т. е. щупальцевые, сипункулиды и крыложаберные.

ПРОЗО́ПИС (*Prosopis*), род растений сем. бобовых. Деревья или кустарники, часто колючие, иногда безлистные. Цветки мелкие, в пазушных кистях или головках. Плод — линейный невскрывающийся боб. Ок. 40 видов, в субтропиках и тропиках обоих полушарий, преим. в Америке; в СССР — 2 вида в культуре как декоративные. П. рожковое дерево (*P. algarobilla*) в Америке образует почти чистые леса. Бобы П. серёжкоцветного, или мескито (*P. juliflora*), из тропиков Америки, съедобны. К роду П. нередко относят род мимозка.

ПРОИСХОЖДЕ́НИЕ ЖИ́ЗНИ. Вопрос о П. ж., о возникновении живых существ является одной из центр. проблем естествознания. Диалектич. материализм рассматривает П. ж. как естеств. закономерный процесс в развитии материи. Теологи и философы-идеалисты связывают возникновение жизни с творч. актом некоего духовного начала — «высшего интеллекта», бога (см. *Креационизм*). Вплоть до нач. 20 в. естествознание рассматривало эту проблему как неразрешимую, относящуюся скорее к области веры, чем знания. В кон. 19 — нач. 20 вв. господствовало представление, согласно к-рому П. ж. можно понять только тогда, когда где-то в природе будет обнаружено самозарождение жизни. Широкое признание имела теория о занесении жизни на Землю извне (*панспермия*), позднее возникло представление о том, что П. ж.— результат случайного образования «живой молекулы», в строении к-рой был заложен весь план дальнейшего развития жизни. Все эти положения не подтверждаются данными науки, однако в той или иной степени имеют хождение до сих пор.

В 1924 А. И. Опариным, а позднее Дж. Холдейном (1929) на основе обобщения накопленных естествознанием фактов была сформулирована гипотеза, рассматривающая возникновение жизни как результат длительной эволюции углеродных соединений. Она легла в основу науч. представлений о П. ж.

В процессе становления жизни условно можно выделить четыре этапа: 1) синтез низкомолекулярных органич. соедине-

ний из газов первичной атмосферы; 2) полимеризация мономеров с образованием цепей белков и нуклеиновых к-т; 3) образование фазовообособленных систем органич. веществ, отделённых от внеш. среды мембранами; 4) возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в т. ч. репродуктивным аппаратом, гарантирующим передачу дочерним клеткам всех химич. и метаболич. свойств родительских клеток. Первые три этапа относят к периоду химической эволюции, с четвёртого начинается биологическая эволюция. Представления о химич. эволюции вещества подтверждены рядом модельных экспериментов. Начало этим работам было положено в 1953 С. Миллером и Г. Юри, к-рые при воздействии искрового разряда на газовую смесь из метана, аммиака и паров воды получили набор малых органич. молекул, впервые доказав возможность абиогенного синтеза органич. соединений в системах, имитирующих предположит. состав первичной земной атмосферы.

По данным совр. науки, возраст Земли оценивается в 4,6 млрд. лет, а первые признаки жизни на ней (по данным палеонтологии) появились ок. 3,8 млрд. лет назад. Условия на планете с начала её существования были благоприятными для синтеза и накопления органич. соединений. В первичной атмосфере, имевшей, по-видимому, восстановит. характер, под влиянием разл. видов энергии (ультрафиолетовое и радиоактивное излучение, электрич. разряды, вулканич. процессы, тепло и др.) из простейших соединений синтезировались молекулы аминокислот, сахаров, азотистых оснований, жирных к-т и др. При их концентрировании в растворе (возможно, с участием минеральных и органич. матриц) происходило образование биополимеров — примитивных белков и нуклеиновых к-т. Интересной особенностью органич. молекул, составляющих живые организмы, является их асимметрия: аминокислоты представлены только левыми формами, а углеводы — правыми. Возможность первичного образования асимметрических соединений вне живой природы, согласно Дж. Берналу, обусловлена тем, что абиогенный синтез органич. веществ происходил на поверхности асимметрич. кристаллов кварца. Высказываются также предположения, что возникновение асимметрии связано с внутриатомными явлениями, бета-распадом, магнитным полем Земли, воздействием циркулярно поляризованного света. Возникшие полимеры объединялись затем в многомолекулярные комплексы с образованием фазовообособленных систем (т. н. неспецифическая *самосборка*), способных взаимодействовать с внеш. средой (по типу открытых систем). Возможность образования таких систем подтверждается рядом гипотетических (теоретич. и эксперим.) моделей. В качестве протоклеток (пробионтов), напр., предложены коацерватные капли, построенные из смесей коллоидных частиц, и микросферы, возникающие при растворении и послед. конденсации протеиноидов. Было показано, что образование коацерватных суспензий или микросфер типично для полимеров и биофильных молекул в растворе. Уже на стадии формирования таких структур, вероятно, имел место отбор, в результате к-рого среди множества возможных сохранились соединения, наиб. пригодные для выполнения биол. функций и обеспечивающие высокую степень их «выживания». Эволюция пробионтов завершилась появлением примитивных организмов, обладавших генетич. и белоксинтезирующим аппаратами и обусловленным ими наследуемым обменом веществ (проблема возникновения *генетического кода* интенсивно разрабатывается как теоретически, так и экспериментально на модельных системах). Первые живые организмы были гетеротрофами, использовавшими для жизнедеятельности абиогенные органич. молекулы. Однако со временем происходило уменьшение концентрации свободного органич. вещества в окружающей их среде и преимущество получили организмы, способные синтезировать органич. соединения из неорганических. Таким путём, вероятно, ок. 2 млрд. лет назад возникли первые фотосинтезирующие клетки (типа цианобактерий), способные использовать световую энергию для синтеза органич. соединений из CO_2 и H_2O, выделяя при этом O_2, и изменившие состав атмосферы, после чего она стала приобретать окислит. характер. Т. о., жизнь, возникшая на Земле, изменила те условия, к-рые сделали возможным её появление.

Описанная последовательность событий, обусловивших возникновение жизни, очевидно, не является единственно возможной и неизбежной, определяемой природой элементов и существовавшими физич. условиями. Большую роль в решении вопроса о П. ж. могли бы сыграть данные космич. исследований, т. к. процесс становления жизни на разл. его этапах может иметь место и в др. областях Вселенной. Однако достоверных признаков жизни не обнаружено ещё ни на одной планете солнечной системы и за её пределами. См. также *Жизнь*, *Экзобиология*.

● Опарин А. И., Происхождение жизни, М., 1924; его же, Возникновение жизни на Земле, 3 изд., М., 1957; его же, Материя — жизнь — интеллект, М., 1977; Бернал Дж., Возникновение жизни, пер. с англ., М., 1969; Кальвин М., Химическая эволюция, пер. с англ., М., 1971; Фокс С., Дозе К., Молекулярная эволюция и возникновение жизни, пер. с англ., М., 1975; Фолсом К., Происхождение жизни. Маленький теплый водоем, пер. с англ., М., 1982; Haldane J. B. S., The origin of life, в кн.: Rationalist Annual, L., 1929.

ПРОКА́МБИЙ (от лат. pro — перед, раньше, вместо и *камбий*), часть верхушечной меристемы; эмбриональная фаза в развитии первичной проводящей системы. Закладывается в апексе побега, в области формирования листовых зачатков и близ дистальной зоны апекса корня. Клетки П. сильно вытянутые (прозенхимные), тонкостенные, слабовакуолизированные, расположены в виде тяжей, связывающих листовые примордии с зачаточным стеблем и образующих единую прокамбиальную систему. Число тяжей между стеблем и листом постоянно для вида (важный таксономич. признак). В корне П. имеет вид колонки и занимает центр. положение. В дальнейшем клетки П. дифференцируются в первичную проводящую ткань или в первичную проводящую ткань и камбий. В корнях, кроме того, из П. развивается перицикл.

ПРОКАРИО́ТЫ (от лат. pro — перед, раньше, вместо и греч. káryon — ядро), организмы, клетки к-рых не имеют ограниченного мембраной ядра — все бактерии, включая архебактерий и цианобактерий. Аналог ядра — структура, состоящая из ДНК, белков и РНК. Генетич. система П. (генофор) закреплена на клеточной мембране и соответствует примитивной хромосоме. При удвоении генофора его две копии расходятся, увлекаемые растущей клеточной мембраной. Митоз у П. отсутствует. Они лишены хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, центриолей, имеющихся у эукариот. Рибосомы П. отличаются по числу белков и коэффициенту седиментации от цитоплазматич. рибосом эукариот. Осн. структурный компонент клеточной стенки у многих П. — гликопептид муреин. П. способны осуществлять ряд специфич. физиол. процессов, напр. нек-рые П. фиксируют молекулярный азот. По строению клетки П. противопоставляют эукариотам, к к-рым относят все остальные организмы. Различия между П. и эукариотами так существенны, что в *системе организмов* их выделяют в надцарства. Согласно совр. взглядам, П. эволюционно, наряду с предками эукариот — уркариотами, относятся к наиб. древним организмам.

ПРОКОЛОФО́НЫ (Procolophonia), подотряд вымерших пресмыкающихся подкл. котилозавров. Известны от верхней перми до триаса из Евразии, Африки, Сев. и Юж. Америки, Антарктиды. Дл. до 0,5 м. Ящерицеобразные животные. Череп треугольный, с большими глазницами; конич. зубы, не только на челюстях но и на нёбе. Насекомоядные с тенденцией перехода к растительноядности, нек-рые, возможно, моллюскоядные. 3 сем., ок. 25—30 родов. См. рис. при ст. *Котилозавры*.

ПРОКО́НСУЛЫ (*Proconsul*), вымершие человекообразные обезьяны. Известны по многочисл. остаткам (черепа, зубам, челюстям, костям конечностей), впервые обнаруженным в 1933 в р-не оз. Виктория (Вост. Африка). Возраст — нижний и средний миоцен. Абс. возраст — 20—25 млн. лет. Первоначально выделялись в отд. род, впоследствии были включены как подрод с тремя видами в род дриопитеков. Возможно, предковые формы совр. шимпанзе и горилл.

ПРОКОРАКО́ИД (от лат. pro — перед, раньше и *коракоид*), передний коракоид, парная кость плечевого пояса нек-рых наземных позвоночных (зверообразные, клоачные). Развивается как самостоят. окостенение в вентральной части первичного плечевого пояса кпереди от заднего коракоида. Соответствует всему коракоиду большинства наземных позвоночных.

ПРОКСИМА́ЛЬНЫЙ (новолат. proximalis, от лат. proximus — ближний), расположенный ближе к центру тела или к его медианной плоскости. Первоначально термин был введён только по отношению к конечностям (напр., плечо — П. отдел по отношению к предплечью), затем он стал применяться к связкам, сосудам, мышцам, нервам. Напр., П. отдел сосуда — отдел, расположенный ближе к месту отхождения сосуда. Ср. *Дистальный*.

ПРОКТОТРУПО́ИДНЫЕ НАЕ́ЗДНИКИ (Proctotrupoidea), надсемейство паразитич. перепончатокрылых. Обширная и мало изученная группа. Дл. 0,2—5 мм. 9 сем., ок. 5000 видов. В СССР — ок. 800 видов. Есть короткокрылые и бескрылые формы. Личинки — эндопаразиты личинок сетчатокрылых, жуков, двукрылых, а также яиц насекомых (напр., теленомусы), реже пауков.

ПРОЛАКТИ́Н, лактогенный гормон, гормон позвоночных, вырабатываемый особыми ацидофильными клетками передней части аденогипофиза и обладающий широким спектром действия. У млекопитающих стимулирует развитие молочных желёз и лактацию, проявление

материнского инстинкта, рост внутр. органов; у крыс и мышей способствует также функционированию жёлтого тела яичников (отсюда более раннее назв. П.— лютеотропный гормон). У птиц регулирует секрецию молочка клетками зоба, стимулирует липогенез и отложение жира, рост перьев, внутр. органов, высиживание яиц и вскармливание потомства. У низших позвоночных контролирует осморегуляцию, водно-солевой обмен, пигментацию кожи, миграцию в период размножения. По химич. природе — белок, состоящий из 198 аминокислотных остатков; структурно близок гормону роста и плацентарному лактогенному гормону. Секреция П. регулируется гипоталамич. рилизинг-гормонами, эстрогенами, прогестероном и опиоидами мозга (β-эндорфином).

ПРОЛАМИ́НЫ, глобулярные белки, содержащиеся в зёрнах злаков. Вместе с глютелинами образуют запасные белки эндосперма семян и составляют осн. массу клейковины зерна пшеницы. Представляют собой полидисперсные вещества, комплекс белков с близкими свойствами. П. бедны нек-рыми незаменимыми аминокислотами, содержат большое кол-во глутаминовой к-ты (в глиадине 46%) и пролина (до 14%). Осн. представители П. — глиадин эндосперма зёрен пшеницы и ржи, гордеин ячменя, зеин кукурузы, кафирин сорго и авенин овса. Содержание П. в зёрнах злаков 5% от сухого веса. П.— важный белковый пищ. компонент хлебных злаков.

ПРОЛЕ́СКА (*Scilla*), род многолетних луковичных растений сем. лилейных. Невысокие, ранневесенние травы с прикорневыми линейными листьями. Цветки синие, голубые, реже фиолетовые или почти белые, собраны в кисть на верхушке безлистного цветоноса или одиночные. Плод — коробочка. Насекомоопыляемые растения. Ок. 50 видов, в Евразии, гл. обр. в Средиземноморье, а также в Юж. Африке; в СССР — 16 видов, в Европ. части, на Кавказе, Д. Востоке. Преим. эфемероиды, растут в лесах и на субальпийских лугах. П. сибирская (*S. sibirica*) встречается (иногда в изобилии) в лесостепных дубравах Европ. равнины, по опушкам лесов, в зарослях кустарников (видовой эпитет ошибочен — в Сибири отсутствует). Мн. виды П. декоративны и введены в культуру. Дальневосточная П. пролесковидная (*S. scilloides*) и закавказская П. Мищенко (*S. mischtschencoana*) — в Красной книге СССР.

ПРОЛЕ́СНИК (*Mercurialis*), род трав сем. молочайных. Листья супротивные, цельные. Цветки однополые (растения обычно двудомные), мелкие, зеленоватые, безлепестные, опыляются при помощи ветра, иногда насекомых; тычиночные цветки в пучках, собранных в длинные редкие пазушные соцветия, пестичные — одиночные или в многоцветковых соцветиях. 8 видов, в умеренном и субтропич. поясах Евразии и в Сев. Африке; в СССР — 4 вида, в Европ. части и на Кавказе. П. многолетний (*M. perennis*) растёт в тенистых, преим. широколиственных лесах и кустарниках; цветёт ранней весной. Все виды П. ядовиты.

ПРОЛИ́Н, гетероциклическая аминокислота. Входит в состав всех природных белков. Богаты П. растит. белки — проламины, фибриллярные белки, β-казеин. П.— составная часть инсулина, адренокортикотропного гормона, грамицидина и др. биологически важных пептидов. Единств. аминокислота, не образующая α-спирали и имеющая спец. значение для третичной структуры белка. В результате гидроксилирования входящий в пептиды П. переходит в оксипролин. Метаболизм П. тесно связан с глутаминовой к-той. Производные П.— 4-метил-П. и 4-оксиметил-П. встречаются в антибиотиках. Формулу см. в статье *Аминокислоты*.

ПРОЛИФЕРА́ЦИЯ (от лат. proles — отпрыск, потомство и fero — несу), 1) увеличение числа клеток (или только геномов при полиплоидии) путём митоза, приводящее к росту ткани, в отличие от др. способов увеличения её массы, напр. вследствие отёка. Интенсивность П. регулируется стимуляторами и ингибиторами, вырабатываемыми как вдали от реагирующих клеток (напр., гормонами), так и внутри них. В раннем эмбриогенезе П. происходит непрерывно. По мере дифференцировки периоды между делениями удлиняются. Нек-рые дифференцир. клетки, напр. нервные, не способны к П. 2) У растений П., или пролификация,— прорастание цветка или плода с образованием вегетативного побега или нового цветка над ними. Происходит вследствие удлинения оси цветоложа или плода в определённых условиях за счёт роста и дифференциации неиспользованной части верхушечной меристемы. П. обычна у розы, земляники, ананаса; встречается также у жен. шишек саговников, шишек хвойных.

ПРОЛО́МНИК (*Androsace*), род растений сем. первоцветных. Однолетние или многолетние травы, иногда полукустарники, образующие плотные дерновины или подушки, часто ксерофиты. Цветки мелкие, в зонтиковидном соцветии, редко одиночные. Семена высыпаются из коробочек при раскачивании ветром. Нек-рые виды размножаются столонами. Св. 100 видов, в холодном и умеренном поясах Сев. полушария, гл. обр. в Евразии; в СССР — ок. 35 видов, б. ч. в субальпийском и альп. поясах гор и в Арктике. В лесной зоне по сырым тенистым местам, часто вдоль лесных дорог растёт П. нитевидный (*A. filiformis*), по сухим лугам и склонам — П. северный (*A. septentrionalis*). Мн. виды П. разводят как декоративные. П. моховидный (*A. bryomorpha*) и П. Козо-Полянского (*A. koso-poljanskii*) — в Красной книге СССР. См. рис. 3 при ст. *Первоцветные*.

ПРОМЕЖУ́ТОЧНЫЙ МОЗГ, межуточный мозг (diencephalon), отдел головного мозга позвоночных, состоящий из множества взаимосвязанных ядер, расположенных вокруг 3-го желудочка мозга. Развивается из переднего мозгового пузыря. В составе П. м. в боковой стенке 3-го желудочка выделяют *таламус*, ниж. и нижнебоковая стенки формируют *гипоталамус* и субталамус, верх. — эпиталамус, сзади, в глубине мозговой ткани, расположен метаталамус. Снизу и сзади П. м. граничит со средним мозгом. Наруж. его граница представлена белым веществом (внутр. капсулой), отделяющим П. м. от базальных ядер конечного мозга. П. м., располагаясь непосредственно под корой больших полушарий и функционируя под её контролем, является коллектором всех видов чувствительности и служит важнейшим пунктом докорковой интеграции разл. систем мозга. Участвует в осуществлении вегетативных функций, а также сна, памяти, инстинктивного поведения, психич. реакций. Со структурами П. м. связано восприятие чувства боли, коррекция разл. видов чувствительности, регуляция желёз внутр. секреции, поддержание гомеостаза. См. рис. при ст. *Головной мозг*.

ПРОМИСКУИТЕ́Т (от лат. promiscuus — смешанный, общий), форма половых отношений у животных, при к-рой за один сезон размножения происходит беспорядочное спаривание с разными партнёрами. Соответствует понятию *панмиксия* в популяц. генетике.

ПРОНЕ́ФРОС (от греч. pró — перед, раньше, вместо и nephrós — почка), головная почка, предпочка, орган выделения у зародышей анамний; у амниот П. закладывается, но не функционирует. В процессе развития зародыша П. сменяется *мезонефросом*. Выделит. канальцы П. обычно имеют единый фильтрующий аппарат — сосудистый клубочек, расположенный вблизи воронок (нефростомов), к-рыми канальцы открываются в целом. Др. концы канальцев, сливаясь, образуют зачаток пронефрич. канала, к-рый растёт назад и впадает в клоаку. См. также *Почки*. См. рис. в ст. *Выделительная система*.

ПРОНУ́КЛЕУС (от лат. pro — перед, раньше, вместо и nucleus — ядро), каждое из двух гаплоидных ядер в яйце в период между проникновением в него сперматозоида и кариогамией. Муж. П. формируется из ядерного материала сперматозоида, жен. П. образуют хромосомы, остающиеся в яйце после выделения полярных телец. В виде исключения жен. П. бывает сформирован ещё до соединения гамет — у тех животных, у к-рых деления созревания завершаются до оплодотворения (кишечнополостные, морские ежи). Объединение отцовского и материнского наборов хромосом, заключённых в муж. и жен. П., приводит к образованию диплоидного ядра зиготы — синкариона и составляет осн. содержание процесса оплодотворения.

ПРОПЕРДИ́Н, белок сыворотки крови млекопитающих, один из факторов естеств. иммунитета. Состоит из 4 нековалентно связанных субъединиц. Активированный П. (напр., зимозаном, бактериальными эндотоксинами, ядом кобры и нек-рыми др. веществами) самостоятельно или активируя систему *комплемента* участвует в опсонизации и разрушении бактерий, простейших и вирусов. Концентрация в сыворотке крови здорового человека 10—20% мг/л, время полужизни ок. 80 ч. П.— гл. компонент особой системы совместно функционирующих белков сыворотки — т. н. системы П. Помимо П. в неё входят ещё 4 компонента и ион Mg^{2+}.

ПРОПЛИОПИТЕ́КИ (*Propliopithecus*), род ископаемых высших приматов. Известны по ниж. челюсти из отложений нижнего олигоцена, обнаруженной в окрестностях г. Эль-Файюм (Египет) в 1911 вместе с ниж. челюстью парапитека, к-рого считают предшественником П. По морфологич. особенностям зубов П. близки к совр. гиббонам, но сильно уступают последним по размерам тела. Обычно П. рассматривают как предковую форму дриопитеков, плиопитеков и совр. гиббонов.

ПРО́ПОЛИС (греч. própolis), пчелиный клей, уза, бурое смолистое вещество, к-рым пчёлы обмазывают стенки улья и заделывают щели; смесь клейких выделений, добываемых пчёлами из почек разл. растений, обогащённая продуктами собств. биосинтеза. Содержит гл. обр. флавоноиды. Обладает противомикробным действием. Используют в медицине и ветеринарии.

ПРОПО́РЦИИ ТЕ́ЛА человека (от лат. proportio — соразмерность, соотношение), соотношения размеров отдельных частей тела (туловища, конечностей и их сегментов и др.). Как правило, размеры отд. частей тела рассматриваются в соотношении с ростом (длиной тела) в целом, либо по отношению к длине корпуса или ниж. конечностей. Для характеристики П. т. наиб. значение имеют относит. величины ног и ширины плеч. Обычно выделяют 3 типа П. т.: долихоморфный (длинные конечности при узком туловище), брахиморфный (короткие конечности и широкое туловище) и мезоморфный, занимающий промежуточное положение между ними. Дети отличаются от взрослых относительно более короткими ногами, более длинным туловищем, более крупной головой. Женщинам свойственна бо́льшая ширина таза и меньшая ширина плеч по отношению к длине тела по сравнению с мужчинами. П. т. различны у представителей разных этнотерриториальных и расовых групп (эскимосы, напр., брахиморфны, высокорослые варианты негроидной расы — долихоморфны). П. т. иногда учитывают и при характеристике физического развития человека, для описания формы тела, при характеристике конституций и соматич. типов человека. Скульпторы и художники часто пользуются т. н. канонами, т. е. математически обоснованными правилами построения «идеальной» человеческой фигуры.

● Бунак В. В., Опыт типологии пропорций тела и стандартизации главных антропометрических размеров, «Уч. зап. МГУ», 1937, в. 10; Башкиров П. Н., Учение о физическом развитии человека, М., 1962.

ПРОПРИОЦЕ́ПТОРЫ, проприорецепторы (от лат. proprius — собственный, особенный и *рецепторы*), механорецепторы опорно-двигат. аппарата позвоночных животных. Самым распространённым видом П. являются свободные нервные окончания, а наиб. специализир. структурами — мышечные веретёна (МВ), впервые встречающиеся у земноводных и расположенные в скелетных мышцах, и органы Гольджи (ОГ), находящиеся в сухожилиях. МВ состоит из неск. интрафузальных (лат. fusus — веретено) поперечнополосатых мышечных волокон (1 — у пресмыкающихся, 10—15 — у приматов), окружённых капсулой. Каждое волокно имеет афферентные и эфферентные связи со спинным мозгом: в центр. его части (ядерная сумка) находятся окончания толстых афферентных нервных волокон, а полюсные сократимые участки иннервированы тонкими двигат. нейронами (γ-эфферентные волокна) спинного мозга. Одним концом интрафузальное волокно прикрепляется к волокну скелетной мышцы, а другим — к сухожилию. В ОГ нервные окончания оплетают сухожильные волокна. В отличие от МВ они менее возбудимы и не имеют собств. эфферентной иннервации. МВ располагаются в ткани параллельно мышечным волокнам, а ОГ — последовательно. Возбуждение в П. возникает при натяжении мышечных волокон, сухожилий, фасций, при сокращении или пассивном растяжении мышцы. При мышечном сокращении нагрузка на МВ уменьшается, а на ОГ возрастает и они возбуждаются. При растяжении мышцы возбуждаются оба типа рецепторов. Импульсы, поступающие в ЦНС от МВ, облегчают возникновение активности в двигат. нейронах своей мышцы и тормозят сокращение (угнетают мотонейроны) мышцы-антагониста. Импульсы, приходящие от ОГ, вызывают противоположный эффект. П. дают информацию в мозг о положении частей тела в пространстве, о состоянии мышц, о степени их напряжения. Благодаря малой способности П. к адаптации ЦНС получает непрерывные сигналы о состоянии скелетной мускулатуры, в результате чего может осуществляться непрерывная сложнокоординированная двигат. деятельность организма. Активность П. лежит в основе *мышечного чувства*. К П. относят иногда рецепторы вестибулярного аппарата, сердца и кровеносных сосудов.

Мышечное веретено (схема): *1* — конец интрафузального мышечного волокна, прикреплённый к скелетной мышце; *2* — конец того же волокна, прикреплённый к сухожилию; *3* — ядерная сумка со спиралевидными рецепторами; *4* — толстые чувствительные мышечные волокна, идущие от рецепторов мышечного веретена; *5* — тонкие γ-эфферентные, нервные волокна, регулирующие степень сокращения мышечного веретена; *6* — двигательное нервное волокно, идущее к скелетной мышце.

ПРОРАСТА́НИЕ СЕМЯ́Н, переход семян от состояния покоя к вегетативному росту зародыша и формирующегося из него проростка. П. с. начинается при оптимальном для каждого вида сочетании влажности и темп-ры среды, при к-ром семена набухают и в клеточных органеллах активизируются ферменты, усиливающие дыхание и гидролиз запасных веществ, образуются полирибосомы и начинается синтез белков и др. веществ. Субстраты для синтеза образуются при гидролизе белков, жиров и углеводов запасающих тканей эндосперма, перисперма и (или) семядолей зародыша. П. с. регулируется фитогормонами, к-рые активируются при набухании и перераспределяются между разл. частями семени. П. с. в с.-х. практике характеризуется всхожестью, т. е. процентом семян, давших норм. проростки в оптимальных для них условиях за определённый срок (напр., для полевых культур — от 6 до 10, для древесных пород — от 10 до 60 сут), а также способностью семян к быстрому и дружному прорастанию, т. е. энергией прорастания (процент нормально проросших семян в течение короткого, определённого для каждой культуры срока, напр., для полевых культур 3—5 сут).

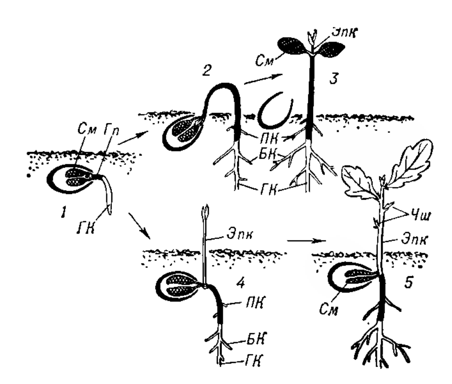


Схема прорастания семени двудольных: *1* — начало прорастания семени; *2*, *3* — надземное прорастание; *4*, *5* — подземное; *См* — семядоли; *Эпк* — эпикотиль; *ГК* — главный корень; *БК* — боковые корни; *ПК* — придаточные корни; *Чш* — чешуйки (листья). Гипокотиль окрашен в чёрный цвет.

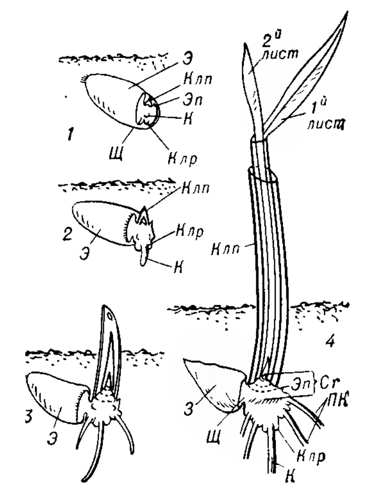


Схема прорастания семени злаков: *1—4* — последовательные стадии прорастания; *Э* — эндосперм; *Щ* — щиток; *Клп* — колеоптиль; *Клр* — колеориза; *К* — корень; *Пк* — придаточные корни; *Ст* — стеблевая часть проростка; *Эп* — эпибласт; *З* — зерновка.

ПРО́СО (*Panicum*), род однолетних или многолетних травянистых растений сем. злаков. Выс. 45—150 см. Соцветие — раскидистая, реже сжатая метёлка. Ок. 500 видов, в тропиках, субтропиках, отчасти в умеренных поясах обоих полушарий; в СССР — 8 видов, преим. заносные. Возделывают в осн. П. обыкновенное, посевное, настоящее, или метельчатое (*P. miliaceum*),— теплолюбивое, засухоустойчивое растение. В диком состоянии не встречается. В СССР культивируют в засушливых и полузасушливых р-нах Европ. части, Кавказа, Ср. Азии, Сибири и Д. Востока. Ценная пищ. продовольств. и кормовая культура. В Азии, Европе и Сев. Африке П. известно в культуре за 3 тыс. лет до н. э. На терр. СССР выращивали с незапамятных времён. Зерно используется как крупа («пшено»). В посевах культурного П. встречается П. сорное (*P. spontaneum*). Под назв. «П.» возделывают также растения др. родов сем. злаков, напр. ежовник (куриное П., японское П.), щетинник (итальянское П.), перистощетинник (африканское П.).

ПРОСТАГЛАНДИ́НЫ, биологически активные вещества, обнаруженные в тканях и органах большинства животных и человека, в нек-рых растениях. По химич. природе — жирные кислоты, имеющие скелет из 20 атомов углерода и содержащие циклопентановое кольцо. Пер-

$ПЕ_1$

$ПF_{3\alpha}$

воначально П. рассматривали как секрет предстательной железы (простаты, отсюда назв.). Известно ок. 20 природных П. В зависимости от структуры циклопентанового кольца различают П. типов E, F (физиологически более важные), A, B, C, D. Цифровой индекс, применяемый в назв. П., означает число двойных связей (1—3) в боковых цепях молекулы. Для обозначения П., имеющих разл. пространств. положение гидроксила в цикле при C-9, добавляется соотв. греч. буква (α или β). Биосинтез П. осуществляется в семенных пузырьках, матке, мозге, тромбоцитах, миокарде, эндокринных железах и др. тканях и органах. Наиболее богатый источник природных П.— горгониевый коралл *Plexaura homomalla*. Важнейшее физиол. действие П.— способность вызывать сокращение гладких мышц, особенно мышц матки и яйцеводов (содержание П. в тканях матки при родах и менструации значит. повышается), а также мышц пищеварит. и дыхат. систем, кровеносных сосудов. Кроме того, П. снижают способность тромбоцитов к агрегации, выделение желудочного сока и его кислотность, оказывают антилиполитич., лютеолитич. и противозачаточный эффекты, активируют деятельность ЦНС. П. разных типов обладают и специфич. действием. Так, П. A снижают кровяное давление, расширяя периферич. артерии и повышая их проницаемость, но не стимулируют гладкие мышцы др. органов, а П.E снижают кровяное давление и одновременно стимулируют гладкие мышцы др. органов. Вследствие чрезвычайно быстрого распада (доли секунды — 2 мин) П. действуют, в отличие от классич. гормонов, вблизи места секреции. Высокая и разнообразная физиол. активность П. осуществляется посредством регуляции синтеза цАМФ (цГМФ), к-рый влияет на синтез белков. П. участвуют в регуляции клеточного ответа на нейрогуморальные воздействия. Связь П. с циклич. нуклеотидами и гормонами указывает на принципиальную возможность посредством П. воздействовать на разл. процессы в организме. П. применяются в медицине.

● Варфоломеев С. Д., Мевх А. Т., Простагландины — молекулярные биорегуляторы, М., 1985.

ПРОСТЕ́ЙШИЕ (Protozoa), подцарство животных. Одноклеточные эукариотные организмы. У большинства ядро одно, есть многоядерные формы. Компоненты клеточного ядра типичны для эукариот, размеры и форма ядер разнообразны. В прогрессивной эволюции нек-рых групп П. происходило многократное увеличение целых хромосомных наборов или их частей, приводящее к высокой степени полиплоидности. Для инфузорий и мн. фораминифер характерен ядерный дуализм, выражающийся в дифференцировке ядер на вегетативные и генеративные (макронуклеусы и микронуклеусы). Филогения и систематика П. служат предметом дискуссий. Долгое время всех П. объединяли в один тип, к-рый обычно подразделяли на 5 классов: саркодовые, жгутиконосцы, споровики, инфузории и книдоспоридии, или миксоспоридии. Однако благодаря применению электронного микроскопа и др. методов исследования, изучению жизненного цикла, биохимич. и физиол. особенностей было установлено, что П. не обладают единым планом строения и в целом характеризуются больше различиями, чем единством. С др. стороны, осн. объединяющие их признаки (эукариотность, одноклеточность, микроскопич. размеры) не являются исключительно «протозойными». В настоящее время существует неск. систем П.: нек-рые учёные традиционно рассматривают их как тип, другие (большинство) как подцарство, включающее разл. число типов — 5, 7 или 9. Соответственно подчинённые таксоны получают в разных системах разл. ранги и часто не совпадают по объёму. Международный комитет по систематике П. выделил (1980) 7 типов: саркомастигофоры (Sarcomastigophora), лабиринтулы (Labyrinthomorpha), апикомплексы (Apicomplexa), микроспоридии (Microspora), асцетоспоровые (Ascetospora), миксоспоридии (Myxozoa, или Cnidosporidia), инфузории, или ресничные (Ciliophora). Эта классификация является наиб. общепринятой. Известно св. 40 тыс. видов (по др. данным, ок. 70 000), причём фауна П. изучена недостаточно. Почти все П. микроскопич. размеров, различны по уровню морфофизиол. дифференцировки (просто устроены амёбы, не имеющие постоянных органелл движения и захвата пищи, наиб. сложно — инфузории). П. свойственны бесполое размножение путём разных форм деления, а также разнообразные формы полового процесса. У многих П. в результате закономерного чередования форм размножения складываются сложные жизненные циклы (особенно сложны у споровиков). Многие П. способны инцистироваться. П. распространены всесветно и играют существ. роль в круговороте веществ в биосфере. Среди П. много паразитов, вызывающих тяжёлые заболевания человека, с.-х. и диких промысловых животных, растений. Разрабатываются методы использования паразитич. П. для борьбы с насекомыми — вредителями с.-х. и лесных культур. Разные виды П. (амёбы, инфузории и др.) широко применяются при цитологич., генетич., биофизич. и др. исследованиях. Изучаются сложные взаимоотношения П. с бактериальной почвенной флорой (предполагается, что П. могут способствовать повышению плодородия хорошо увлажнённых почв). Мор. П., имеющие минеральный скелет (радиолярии, фораминиферы), известны в ископаемом состоянии и играли важную роль (особенно фораминиферы) в формировании осадочных пород (мел, известняки). Наука о П.— протозоология.

● Серавин Л. Н., Простейшие... Что это такое?, Л., 1984.

ПРОСТЕ́КИ (от греч. prosthḗkē — добавление, дополнение), цитоплазматич. выросты или выступы у нек-рых бактерий, ограниченные клеточной стенкой и цитоплазматич. мембраной. Форма нитчатая, шиповидная или сферическая. Характерны для простекобактерий, стебельковых бактерий, гифомикробов, нек-рых зелёных бактерий. У почкующихся бактерий участвуют в репродукции клеток. Предполагают также, что П. увеличивают клеточную поверхность, прикрепляют клетки к разл. субстратам, участвуют в конъюгации бактерий рода *Caulobacter*.

ПРОСТЕКОБАКТЕ́РИИ, обладают спец. выростами — простеками. Большинство П. обнаружено среди олиготрофных микроорганизмов, обитающих в воде. У фотосинтезирующих зелёных бактерий рода *Prosthecochloris* в простеках располагаются хлоросомы, содержащие бактериохлорофилл.

ПРОСТЕТИ́ЧЕСКАЯ ГРУ́ППА, небелковый компонент сложных белков (протеидов), в т. ч. нек-рых ферментов (напр., флавиновых). Прочно связана с белком и стабилизирует его структуру.

ПРОСТРЕ́Л (*Pulsatilla*), род многолетних трав сем. лютиковых. Прикорневые листья черешчатые, стеблевые — обычно сидячие, при основании сросшиеся и б. или м. рассечённые. Цветки крупные, одиночные, правильные, нередко колокольчатые и поникающие, б. ч. фиолетовые с простым венчиковидным околоцветником. Плод — многоорешек; семена (орешки) распространяются ветром. П. цветут рано весной, опыляются пчёлами и шмелями. Св. 35 видов, в умеренном, субтропич. и отчасти холодном поясах Сев. полушария; в СССР — 33 вида. П. раскрытый, или сон-трава (*P. patens*), произрастающий в Европ. части и Зап. Сибири, и П. луговой (*P. pratensis*), встречающийся на западе Европ. части, растут по сухим склонам и холмам, светлым сосновым борам; цветут рано весной. Ядовитые и лекарств. растения. Нек-рые П. разводят как декоративные. 3 вида, в т. ч. П. луговой, в Красной книге СССР. Прострелом изредка наз. также аконит. См. рис. 5 в табл. 22.

ПРОСЯ́НКА (*Emberiza calandra*), птица семейства овсянковых. Дл. в ср. 18 см. Распространена в Европе, Сев.-Зап. Африке и Юго-Зап. Азии; в СССР — от Ю. Белоруссии до Ю.-В. Казахстана. Населяет поля, луга с высоким бурьяном и степи с кустами на равнинах и горах. Гнёзда на земле.

ПРОТАЛЛА́КС, проталлаксис (от греч. prṓtos — первый и állaxis — обмен), приспособительное эволюц. изменение в эктосоматич. (наружных) органах животных, происходящее вследствие непосредств. их связи с факторами внеш. среды. Термин «П.» ввёл А. Н. Северцов (1912). Ср. *Дейталлакс*.

ПРОТА́ЛЛИЙ (от греч. pró — перед, раньше и thallós — отпрыск, ветвь), половое поколение (гаметофит) папоротников, хвощей, плаунов, селагинелл; то же, что *заросток*.

ПРОТА́НДРИЯ (от греч. prṓtos — первый и andréios — мужской), протерандрия, созревание пыльников ранее рылец пестиков в цветках, напр. у сложноцветных, зонтичных. Препятствует самоопылению. Ср. *Протогиния*.

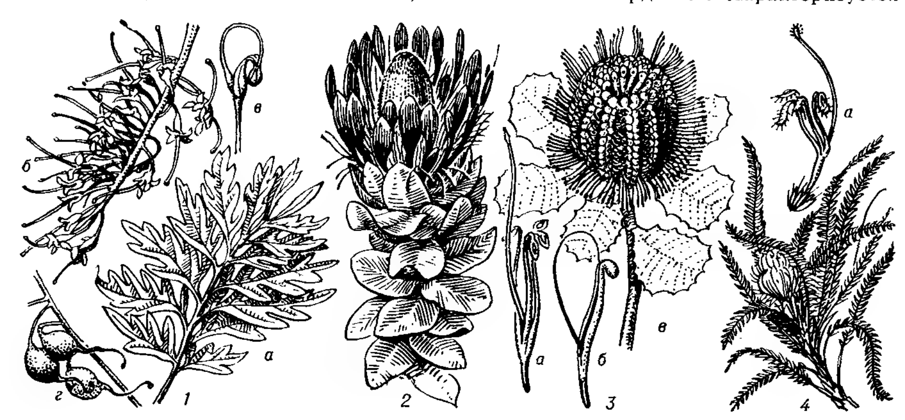
ПРОТЕ́И (Proteidae), семейство хвостатых земноводных. Дл. от 16 до 40 см. Тело вытянутое, хвост длинный, веслообразный, с плавниковой складкой. Конечности слабые (на передних по 3 пальца, на задних — по 2). В течение всей жизни сохраняется 3 пары наруж. жабр. Для П. характерна неотения, полная утрата способности к метаморфозу. 2 рода, 2 (по др. данным, 5) вида, в Зап. Европе и Сев. Америке. Европейский П. (*Proteus anguinus*) обитает в пещерных водоёмах (зап. часть Югославии), глаза его редуцированы, покровы депигментированы и имеют бледно-розовый цвет. В естеств. условиях живородящий. Редок, в Крас-

ной книге МСОП. Американский П. (*Necturus maculosus*) образует 4 подвида (их часто считают видами), обитающих в чистых озёрах с песчаным дном и богатой растительностью. Глаза хорошо заметны, окраска изменчива (коричнево-красная или серая с голубовато-чёрными пятнами). Осеменение внутреннее. Откладывает неск. десятков яиц. См. рис. 4 в табл. 41.

ПРОТЕИДЫ (от греч. prṓtos — первый, важнейший и éidos — вид), сложные белки, содержащие небелковый компонент — простетическую группу. В зависимости от химич. природы последней П. подразделяют на нуклеопротеиды, липопротеиды, фосфопротеиды и др. К П. относятся мн. ферменты.

ПРОТЕИНЫ (франц. protéine, от греч. prṓtos — первый), простые белки, состоящие только из остатков аминокислот. К П. относятся мн. ферменты. Иногда термин «П.» употребляют как синоним всех белков. Ср. *Протеиды*.

ПРОТЕЙНЫЕ, порядок (Proteales) двудольных растений и единств. его сем. (Proteaceae). П. занимают изолированное положение в системе и их филогенетич. связи не вполне ясны; возможно, что они происходят от предков камнеломковых. Деревья и кустарники, редко кустарнички с цельными или многораздельными листьями. Цветки обычно обоеполые, 4-членные, безлепестные, с венчиковидной чашечкой, часто в крупных головчатых соцветиях, похожих на соцветия сложноцветных, редко одиночные. Гинецей апокарпно-мономерный; завязь полунижняя. Семена с прямым зародышем, без эндосперма. Цветки протандричны, опыляются насекомыми, птицами, летучими мышами, мелкими нелетающими сумчатыми, грызунами. Ок. 1050 видов (по др. данным, до 1400), объединённых в 60 родов, гл. обр. в Юж. полушарии, особенно в Австралии и Юж. Африке. Большинство видов — ксерофиты. Наиб. крупные роды — *Grevillea* (св. 200 видов), *Nakea* (св. 100 видов), *Protea* (ок. 130 видов), *Leucodendron* (ок. 70 видов). Нек-рые виды дают ценную древесину, другие — съедобные семена. Мн. виды из родов *Banksia*, *Grevillea* и др. разводят как декоративные (в СССР — только в оранжереях).



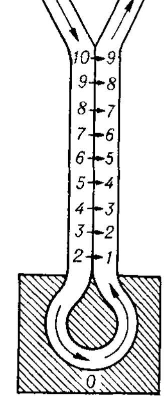
Протейные. 1 — гревилея мощная (*Grevillea robusta*): *а* — ветвь с листьями, *б* — соцветие, *в* — бутон (столбик в виде пружины), *г* — плоды; 2 — протея исключительная (*Protea eximia*), растение с соцветием; 3 — банксия ярко-красная (*Banksia coccinea*): *а* — цветок, *б* — бутон, *в* — ветвь с соцветием; 4 — дриандра северная (*Dryandra arctotidis*): *а* — цветок.

ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИЕ ФЕРМЕНТЫ, протеазы, ферменты класса гидролаз; катализируют расщепление пептидных связей в белках и пептидах. Содержатся во всех живых организмах. Экзопептидазы катализируют отщепление аминокислотных остатков с аминного (аминопептидазы) или карбоксильного (карбоксипептидазы) конца молекулы белка или пептида, эндопептидазы гидролизуют преим. внутр. пептидные связи. П. ф. желудочно-кишечного тракта (пепсин, реннин, трипсин, химотрипсин, карбоксипептидаза) синтезируются в форме неактивных предшественников — проферментов, что предотвращает самопереваривание тканей. П. ф. применяют в лабораториях (для установления строения белков и пептидов), в пищ. (напр., для мягчения мяса, в сыроварении) и лёгкой (удаление шерсти со шкур и мягчение кож) пром-сти, в медицине (для рассасывания тромбов, удаления катаракт).

● Мосолов В. В., Протеолитические ферменты, М., 1971.

ПРОТЕРОЗОЙ, протерозойский эон (от греч. próteros — более ранний и zōḗ — жизнь), второй эон в истории Земли. Следует за археем, предшествует палеозою. Начало по абс. исчислению 2600 ± 100 млн. лет, конец — 650 —680 ± 20 млн. лет назад, длительность ок. 2 млрд. лет. Характеризуется активными процессами осадкообразования. П.— время массового развития синезелёных водорослей (цианобактерий), от к-рых сохранились следы их жизнедеятельности — строматолиты, онколиты, разл. микрофоссилии. В П. возникли первые эукариоты, вначале одноклеточные, а затем многоклеточные. См. *Геохронологическая шкала.*

ПРОТИВОТОЧНАЯ СИСТЕМА в организме, приспособит. структура в нек-рых органах животных, состоящая из двух соприкасающихся сосудов или каналов, по к-рым жидкости движутся в противоположных направлениях. П. с. может осуществлять уравновешивание, разделение или концентрирование (умножение) состава жидкостей. В зависимости от функции П. с. могут работать и как противоточные обменники (ПО), создающие условия для сохранения и обмена тепла, газов, и как противоточные умножители (ПУ), к-рые служат механизмами увеличения концентрации веществ. Принцип противотока осуществляется в деятельности разл. физиол. систем организма. Напр., у рыб и нек-рых моллюсков полное насыщение крови кислородом в жабрах происходит вследствие противотока крови и воды в них. По этому же принципу действует система маточно-плацентарного кровообращения, кровеносная система в мышцах



Принцип действия противоточного обмена тепла в сосудах: длинные стрелки — направление движения крови; полукруг — капилляр (кровь течёт к сердцу); цифры — температура в условных единицах.

акул и тунцов, в конечностях арктич. птиц и млекопитающих. У нек-рых арктич. животных холодная венозная кровь, оттекающая от погружённых в снег или холодную воду конечностей, нагревается артериальной кровью, поступающей к ним. Т. о., в общую кровеносную систему поступает венозная кровь, имеющая почти такую же темп-ру, как и кровь в сердце, а в конечности — охлаждённая артериальная кровь, что снижает потерю тепла и поддерживает температурный баланс тела. ПУ обеспечивают процессы осмотич. концентрирования мочи в почках у птиц и млекопитающих и накопления и удержания газов в плават. пузыре рыб. П. с. нефрона создаётся петлёй Генле, плават. пузыря — «чудесной сетью» сосудов.

ПРОТИСТОЛОГИЯ (от греч. prṓtistos — самый первый и *...логия*), раздел биологии, изучающий одноклеточные организмы — протисты. Термин «протисты» ввёл в 1866 Э. Геккель, к-рый наряду с многоклеточными животными и растениями выделил третье царство Protista, включив в него бактерий, простейших, одноклеточные водоросли и низшие грибы. Нек-рые совр. авторы относят к протистам (выделяя их также в отд. царство) только эукариотные организмы — простейших, нек-рые водоросли и грибы, другие ещё более расширяют границы этого царства, включая в него все ядросодержащие водоросли и все низшие грибы.

Термин «П.» иногда используют как синоним протозоологии.

● Догель В. А., Общая протистология, М., 1951.

ПРОТО... (от греч. prṓtos — первый), часть сложных слов, указывающая на первичность, первооснову или предшествующий этап развития чего либо. Напр., *протонефридии, протоплазма.*

ПРОТОГИНИЯ (от *прото...* и греч. gynḗ — женщина), протерогиния, созревание рылец пестиков ранее созревания пыльников в цветках, напр. у жимолостных, мн. злаков. Препятствует самоопылению. Ср. *Протандрия.*

ПРОТОДЕРМА (от *прото...* и *дерма*), наруж. слой клеток верхушечной меристемы побега и корня. Клетки П. в процессе развития дифференцируются в эпидерму (на побеге) или ризодерму

(на корне), реже дают начало нек-рым субэпидермальным тканям.

ПРОТОЗОЕ́А (от *прото...* и греч. zōḗ — жизнь), пелагич. личинка десятиногих ракообразных, у большинства видов к-рых эта стадия проходит в яйце. Свободноплавающая П. свойственна, напр., нек-рым креветкам (следует за *метанауплиусом*). Имеет сегментиров. грудь, головогрудный щит (карапакс), несегментированное брюшко, пару сложных (фасеточных) сидячих глаз. После линьки переходит в стадию *зоеа.* См. рис. 25 при ст. *Личинка.*

ПРОТОЗООЛО́ГИЯ (от новолат. Protozoa — простейшие и *...логия*), раздел зоологии, изучающий одноклеточных животных — простейших. Ср. *Протистология.*

ПРОТОНЕ́МА (от *прото...* и греч. nḗma — нить), предросток, микроскопич. нитевидное или пластинчатое образование у водорослей и моховидных, развивающееся из споры или в результате регенерации клеток гаметофита или спорофита и дающее начало одному или неск. макроскопич. талломам.

ПРОТОНЕФРИ́ДИИ (от *прото...* и *нефридии*), органы выделения и осморегуляции у большинства плоских и первичнополостных червей, немертин, нек-рых кольчатых червей, у ланцетника, а также у трохофорных личинок, личинок форонид и нек-рых моллюсков. П. состоят из одного или неск. ветвящихся канальцев эктодермального происхождения, концы к-рых со стороны полости тела замкнуты концевой клеткой с пучком ресничек («пламенная» клетка) или с одним или неск. жгутиками (соленоцит). Через спец. клетки — циртоциты — осуществляется фильтрация на замкнутом конце. Биение ресничек или жгутиков способствует постоянному току жидкости из окружающей среды во внутриклеточный капиллярный каналец, в к-ром образуется моча. Канальцы впадают в гл. канал, открывающийся обычно во внеш. среду 1—2 или неск. порами. У сосальщиков, коловраток и нек-рых др. форм П. открываются в мочевой пузырь, обладающий сократит. стенками, у скребней и приапулид — в половые протоки.

ПРОТОНИ́МФОН (от *прото...* и *нимфа*), личинка мор. пауков. Имеет 3 пары конечностей с коготками; первая пара (хелифоры) обычно несёт клешни, а иногда и длинные нитевидные придатки у основания последних, сосательный хоботок и пару глаз. Наруж. сегментации нет. Развивается из яйца, обычно паразитирует на теле или в гастральной полости гидроидных полипов. После каждой линьки в задней зоне роста П. появляются нов. сегменты и конечности (анаморфоз) и происходит частичная или полная замена личиночных ножек дефинитивными.

ПРОТОПЛА́ЗМА (от *прото...* и *плазма*), содержимое живой клетки — её цитоплазма и ядро.

Представление о П. возникло в связи с развитием клеточной теории. В 40-х гг. 19 в. осн. структурой клетки считалась оболочка, а содержимое её, т. е. П., признавалось второстепенным, но уже к сер. 19 в. стало ясно, что именно П. — осн. субстрат жизни. Впервые термин «П.» применил в 1839 Я. Пуркине для обозначения вещества (подобного камбию у растений), из к-рого развиваются клетки животных. Ф. Кон в 1850 показал, что П. растит. клеток и студенистое вещество, или саркода, корненожек и др. простейших по существу одна и та же субстанция. Согласно коллоидной теории Э. Уилсона (1925), П. — многофазный коллоид, где дисперсной средой служит вода, а основой дисперсной фазы — белки и липиды. Начиная с 40—50-х гг. 20 в. в результате изучения ультраструктуры П. были открыты новые и детально изучены уже известные внутриклеточные органоиды, выяснена важная роль биол. мембран. Иногда термином «П.» неправильно наз. внеядерную часть клетки, т. е. *цитоплазму.* В настоящее время многие считают, что понятие П. имеет лишь историч. интерес.

ПРОТОПЛА́СТ (от *прото...* и греч. plastós — вылепленный, образованный), у растений — клетка, полностью лишённая клеточной стенки и имеющая только клеточную мембрану, к-рая ограничивает цитоплазму с разл. органоидами и др. включениями. П. растений получают искусственно для их клонирования и регенерации из них целых растений, применения в клеточной инженерии (слияние П., принадлежащих разным видам) и др. У микроорганизмов П. могут образовываться в результате мутаций, автолитич. процессов, действия нек-рых антибиотиков и др. агентов. Микоплазмы и L-формы бактерий представляют собой П. Его получают и искусственно для исследоват. целей. Ср. *Сферопласт.*

ПРОТОПОДИ́Т (от *прото...* и греч. pús, род. падеж podós — нога), первые два членика конечности членистоногих (предтазик и тазик).

ПРОТОРАКА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от греч. pró — перед, раньше, вместо и thṓrax — грудь), эндокринные железы насекомых, вырабатывающие гормон линьки — экдизон. Характерны для насекомых с полным превращением, для сосущих насекомых и нек-рых видов тараканов и термитов. Расположены гл. обр. в переднегруди (отсюда назв.), иногда заходят в среднегрудь. Иннервируются переднегрудными и иногда подглоточными и среднегрудными ганглиями. В клетках П. ж. многочисленны митохондрии и микротрубочки, сильно развит гранулярный эндоплазматич. ретикулум, а в активном состоянии для клеток П. ж. характерны глубокие впячивания плазматич. мембраны. Лизируются в конце куколочного или в самом начале имагинального периода. Активируются мозговым гормоном.

ПРОТОСТЕ́ЛА (от *прото...* и *стела*), гаплостела, древний примитивный тип строения центр. цилиндра (стелы) растений. Состоит из ксилемы (в центре) и окружающей её флоэмы. Характерна для теломов риниофитов, побегов нек-рых папоротников и для корней всех растений. См. рис. при ст. *Стелярная теория.*

ПРОТОСТИЛИ́Я (от *прото...* и *...стилия*), подвижное соединение верх. челюсти с мозговым черепом без участия подъязычной дуги; наиб. примитивная форма подвески челюстей к черепу у позвоночных. П. существовала у древнейших рыб из группы акантод. В ходе эволюции П. сменилась более совершенными типами подвески челюстей — *амфистилией, аутостилией, гиостилией.*

ПРОТРОМБИ́Н, сложный белок (гликопротеид) плазмы крови, важнейший компонент системы свёртывания крови (фактор II). Мол. м. ок. 70 000; белковая часть молекулы состоит из одной полипептидной цепи. Неактивный предшественник фермента тромбина, участвующего в образовании тромба. В организме П. активируется протеолитич. ферментом, фактором свёртывания крови X_a в присутствии фактора V (проакцелерина) и ионов Ca^{2+} на поверхности фосфолипидов мембран стимулированных клеток (тромбоциты, моноциты, эндотелиальные и гладкомышечные клетки). Биосинтез П. протекает в клетках печени и регулируется витамином K. Содержание П. в плазме крови здорового человека 7—17 *мг%*.

ПРОФА́Г (от греч. pró — перед, раньше, вместо и *...фаг*), геном умеренного бактериофага, находящийся в бактериальной клетке и реплицирующийся одновременно с репликацией хромосомы; латентная (скрытая) неинфекц. форма бактериофага. Как правило, геном умеренных фагов (напр., фага λ) при переходе в состояние П. встраивается (интегрирует) в определённый участок бактериальной хромосомы, что контролируется спец. областью фагового генома. Иногда бактериофаг не присоединяется к хромосоме и существует в бактериальной клетке в качестве изолированной кольцевой молекулы ДНК. Гены П., контролирующие лизис клетки, репрессированы, поэтому он непатогенен для содержащей его бактерии, придаёт ей иммунность к заражению гомологичным фагом и может сохраняться в лизогенной клетке много поколений. Однако в части растущих лизогенных бактерий (1 клетка на миллион) происходит индукция П. — его спонтанный переход в инфекц., литич. состояние, что приводит к лизису бактериальной клетки. Частота индукции П. может быть повышена рядом агентов (напр., УФ-лучами). Интеграция и индукция П., встроенных в хромосому бактерий, осуществляются за счёт сайт-специфич. рекомбинации и катализируются ферментами, кодируемыми фаговым геномом. При индукции П. в геном фага могут включаться близлежащие участки бактериальной хромосомы (в случае П., встроенных в хромосому) или фрагменты бактериальной ДНК (в случае П., не присоединённых к хромосоме). Такие фаги используют в опытах по специфич. и общей *трансдукции.* См. также *Лизогения.*

● Фаг лямбда, пер. с англ., М., 1975.

ПРОФЕРМЕ́НТЫ (от лат. pro — перед, раньше, вместо и *ферменты*), неактивные предшественники ферментов. В виде П. образуются мн. протеолитич. ферменты (напр., пепсин в форме пепсиногена, трипсин в форме трипсиногена), что предотвращает разрушение клеток и тканей, в к-рых осуществляется биосинтез этих ферментов. Превращение П. в активные формы регулируется физиол. и биохимич. факторами.

ПРОХЛОРОФИ́ТОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Prochlorophyta), отдел водорослей. Прокариотические организмы, сходные с синезелёными водорослями (цианобактериями). В отличие от них имеют хлорофиллы *a* и *b*, дополнит. красные и голубые пигменты отсутствуют. Известен один род *Prochloron*, объединяющий одноклеточные шаровидные организмы, живущие в асцидиях. Некоторые относят их к синезелёным водорослям или считают самостоят. обособленной группой прокариот. Открыты в 1976.

ПРОХОДНЫ́Е РЫ́БЫ, экологич. группа рыб, совершающих нерестовые миграции из морей в реки (анадромные миграции) или из рек в моря (катадромные миграции).

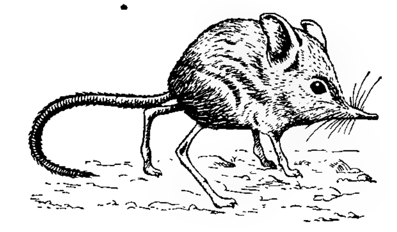
Анадромные миграции (от греч. ana — вверх и drаuein — двигаться, плыть) свойственны сельдёвым, лососёвым, осетровым и некоторым др. Часть этих рыб имеет озимые расы (входят в реки осенью с незрелыми половыми продуктами и размножаются весной) и яровые (входят в реки с почти зрелыми половыми продуктами и вскоре нерестятся). Катадромные миграции (от греч. kata — вниз и drаmein — плыть) совершают нек-рые бычки, речной угорь, тропич. виды сомов. П. р. обычно способны адаптироваться к сильным колебаниям солёности воды. В связи с большими затратами энергии при преодолении разл. препятствий (быстрого течения, порогов, водопадов) П. р. перед миграцией накапливают резервные вещества (гл. обр. жир). В СССР нерестилища П. р. охраняются. Ср. *Полупроходные рыбы*, *Жилые рыбы*.

ПРОЦЕРКО́ИД (от греч. pró — перед, раньше, вместо и kérkos — хвост), личинка амфилинид и нек-рых ленточных червей отр. Pseudophyllidea (напр., у широкого лентеца, ремнецов). Дл. ок. 0,5 мм. Задний конец тела (церкомер) отделён перетяжкой и снабжён хитиноидными крючками. Развивается в теле первого промежуточного хозяина (ракообразного) из личинки ликофоры (у амфилинид) или из онкосферы (у лентецов). После проглатывания заражённого рачка вторым промежуточным хозяином (рыбой) П. в её теле превращается в *плероцеркоид*. См. рис. 13 при ст. *Личинка*.

ПРОЦЕ́ССИНГ (англ. processing — обработка, переработка, от лат. procedo — прохожу, продвигаюсь), совокупность реакций, ведущих к превращению первичных продуктов транскрипции и трансляции в функционирующие молекулы. П. подвергаются функционально неактивные молекулы-предшественники разл. рибоуклеиновых к-т (тРНК, рРНК, мРНК) и мн. белков. При П. РНК-предшественников в наиб. простых случаях удаляются избыточные нуклеиновые последовательности с обоих концов этих молекул. В клетках эукариот обнаружен особый тип П.— сплайсинг (от англ. splice — сращивать, соединять), к-рому подвергаются предшественники всех мРНК, а также нек-рые тРНК и рРНК. В молекулах этого типа кодирующие (экзоны) и некодирующие (интроны) последовательности нуклеотидов чередуются между собой. При сплайсинге интроны удаляются, а экзоны сшиваются друг с другом, образуя активные (зрелые) мРНК. В нек-рых случаях возможны альтернативные варианты компановки кодирующих участков (альтернативный сплайсинг) и в таком случае из одного предшественника могут возникать разные мРНК, кодирующие разные белки. За редким исключением П. эукариотических РНК происходит в ядре. Для каждого типа молекул он осуществляется спец. ферментом или группой ферментов, к-рые узнают специфичную первичную, а часто и вторичную структуру РНК в точках П. Исключение составляет сплайсинг рРНК ресничной инфузории *Tetrahymena* — каталитич. функцию в этой реакции осуществляет сама РНК, подвергающаяся сплайсингу. При П. молекул-предшественников белков (пищеварит. ферментов, коллагена, лёгких цепей иммуноглобулинов, гормонов и др.) наиб. часто удаляется т. н. сигнальный пептид на NH_2-конце полипептидной цепи. Новосинтезиров. полипептид, напр. проинсулин, может содержать последовательности разных полипептидных цепей, к-рые при П. вырезаются с удалением избыточных последовательностей, а затем образуется зрелый белок. Первичный продукт трансляции может расщепляться при П. на большое число белков с разл. функцией. П. белков осуществляется спец. протеазами, узнающими специфичные аминокислотные последовательности.

ПРУДОВИКИ́ (Lymnaeidae), семейство пресноводных моллюсков отр. сидячеглазых. Раковина правозавитая, выс. от 5 до 70 мм, стройная, обычно тёмной окраски. У мн. видов последний оборот её сильно расширен и устье может приобретать форму уха. Более 100 видов. В СССР неск. десятков видов, большинство из к-рых относятся к роду *Lymnaea*, с 7 подродами (иногда их считают отд. родами). Распространены повсеместно в водоёмах разл. типов. Малый прудовик *Lymnaea* (*Galba*) *truncatula* встречается в заболоченных участках пойм, живёт в горных и северных водоёмах, не поднимаясь на поверхность, в этом случае лёгкое заполнено водой. Растительноядные; крупные виды П. могут поедать остатки погибших животных и даже живых мелких беспозвоночных (личинок комаров и т. п.). Промежуточные хозяева гельминтов. Местамиосн. пища рыб и водоплавающих птиц. См. рис. 26 в табл. 31.

ПРЫГУ́НЧИКОВЫЕ (Macroscelididae), семейство насекомоядных. Известны, очевидно, с миоцена. Дл. тела 9,5—31 см, хвоста 8—26 см. Задние конечности иамного длиннее передних. Подхвостовая кожная железа выделяет пахучий секрет.



Короткоухий прыгунчик (*Macroscelides proboscideus*).

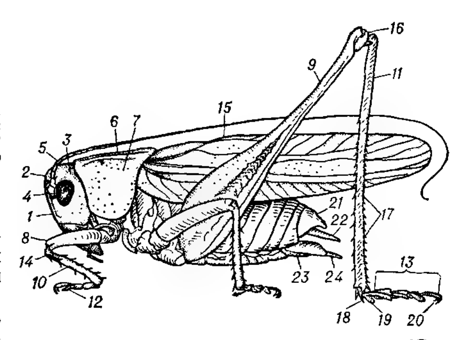
4—5 родов, 14—15 видов, в Центр., Юж. и Вост. Африке, на кустарниковых или травянистых равнинах, скальных обнажениях. Часто передвигаются прыжками на задних ногах. Рождают 1—2 детёнышей, к-рые сразу способны передвигаться. Иногда П. выделяют вместе с тупайями в особый отряд или включают в отр. приматов.

ПРЫГУНЫ́, тити (*Callicebus*), род цепкохвостых обезьян. Дл. тела ок. 35 см. Хвост не хватательный, намного длиннее тела. Волосяной покров густой, пушистый. Голова округлая, уши почти скрыты в длинных шелковистых волосах. 3 вида: воротничковый прыгун, или тити-вдовушка (*C. torquatus*), черноголовый П. (*C. personatus*) и прыгун-молох, или тити-маска (*C. moloch*), 14 подвидов. Живут в тропич. лесах Юж. Америки, гл. обр. в басс. Амазонки и Ориноко. Дневные или сумеречные животные. Ведут древесный образ жизни, передвигаются прыжками или карабкаются по стволам, как белки. Держатся небольшими семейными группами или парами, занимая небольшую территорию (чаще вблизи рек), к-рую защищают пронзит. криками. Отдыхают и спят парами в характерной позе — слегка сгорбив тело, держатся всеми конечностями за ветку, хвосты при этом опущены и обвивают друг друга. Всеядные. За детёнышем обычно ухаживает самец. Черноголовый П.— в Красной книге МСОП.

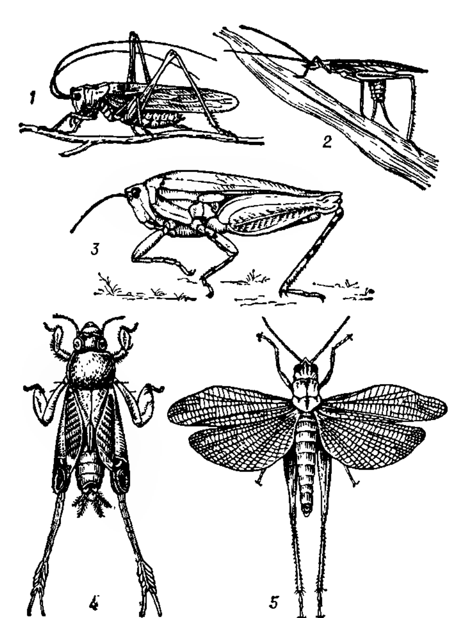
ПРЯДИ́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, железы насекомых, вырабатывающие вещество (смесь белков фиброина и серицина), к-рое затвердевает на воздухе в крепкую нить — шелковинку. Шёлк выделяется мн. насекомыми и служит для постройки коконов и гнёзд, свёртывания и опутывания листьев, прикрепления куколки. П. ж. обычно являются видоизменёнными нижнегубными (лабиальными) слюнными железами (у всех гусениц, личинок мн. перепончатокрылых). У гусениц П. ж. парные, трубчатые, соединяющиеся в общий выводной проток, открывающийся на вершине нижнегубного сосочка. В области протока расположен сложный прессующий аппарат, регулирующий толщину нити. У личинок нек-рых долгоносиков, у ряда сетчатокрылых шёлкоотделительные функции выполняют мальпигиевы сосуды. У эмбий П. ж. заключён в первом вздутом членике передних лапок. Наиб. сильно П. ж. развиты у шелкопрядов.

ПРЯМА́Я КИШКА́ (intestinum rectum, rectum), конечный отдел толстой кишки млекопитающих (кроме клоачных), открывающийся наружу анальным отверстием. Передняя часть П. к. расширяется, образуя ампулу П. к., а в задней части её находится мышечный сфинктер, замыкающий анальное отверстие. В П. к. скапливаются каловые массы и осуществляется обратное всасывание воды.

ПРЯМОКРЫ́ЛЫЕ (Orthoptera, или Saltatoria), отряд насекомых. Известны с верхнего карбона. У большинства видов развиты обе пары крыльев. Задние ноги прыгательные. Церки обычно нечленистые, яйцеклад развит. Часто развиты также спец. органы слуха и стрекотания. 2 подотр.: длинноусые (Ensifera), с надсем. эдисхидовых, кузнечиковых, сверчкообразных, сверчковых, и короткоусые (Caelifera), с надсем. триперстовых, тетригидовых, бестимпанальных, пузырчатых, саранчовых. Ок. 20 тыс. видов, обитающих в разных частях земного шара, особенно в тропиках и субтропиках; в СССР — св. 700 видов. П. наиб. обильны на юге, характерны для открытых ландшафтов. Превращение неполное. Обычно дают одно поколение в году, у многих П. зимуют яйца. Преим. растительноядные, нек-рым свойственно смешанное



Строение тела самца серого кузнечика (*Decticus verrucivorus*): *1* — лоб; *2* — темя; *3* — затылок; *4* — глаз; *5* — усик; *6* — переднеспинка; *7* — боковая лопасть; *8* — переднее бедро; *9* — заднее бедро; *10* — передняя голень; *11* — задняя голень; *12* — передняя лапка; *13* — задняя лапка; *14* — слуховое отверстие; *15* — надкрылье; *16* — колено; *17* — шипы; *18* — шпора; *19* — лопастинка; *20* — коготок; *21* — последний тергит; *22* — церк; *23* — генитальная пластинка; *24* — грифелёк.



Прямокрылые: *1* — зелёный кузнечик (*Tettigonia viridissima*); *2* — обыкновенный стеблевой сверчок, или обыкновенный трубачик (*Oecanthus pellucens*); *3* — тонкоусый тетрикс (*Tetrix tenuicornis*); *4* — обыкновенный триперст (*Tridactylus variegatus*); *5* — темнокрылая кобылка (*Stauroderus scalaris*).

питание, есть хищники (ряд кузнечиков). Часть П., гл. обр. саранчовые, медведки и немногие кузнечиковые, могут серьёзно повреждать с.-х. культуры.

● Шаров А. Г., Филогения ортоптероидных насекомых, М., 1968.

ПРЯМОШО́ВНЫЕ КОРОТКОУ́СЫЕ (Brachycera-Orthorrhapha), подотряд двукрылых насекомых. Сем.: бекасницы, горбатки, жужжала, зеленушки, ктыри, львинки, слепни, толкунчики и др. Гл. обр. хищные, паразитич. (на беспозвоночных) и сапрофаги. При вылуплении взрослого насекомого оболочка куколки разрывается по прямому (линейному или крестообразному) шву (отсюда назв.).

ПСАММО́Н (от греч. psámmos — песок), организмы, обитающие гл. обр. в поверхностном слое влажного песка вблизи берегов рек и озёр, выше уровня воды. В состав П. входят мн. диатомовые и протококковые водоросли, цианобактерии, из животных — инфузории, раковинные амёбы, коловратки, ресничные и др. черви, личинки хирономид и др.

ПСАММОФИ́ТЫ (от греч. psámmos — песок и ...*фит*), растения подвижных песков, гл. обр. пустынь. Имеют ряд приспособлений для существования на перевеваемых ветром песках, оголяющих корневую систему или засыпающих растения и затрудняющих прорастание семян. Древесные и кустарниковые П. образуют мощные придаточные корни на стволах, погребённых в песке (саксаул, кандым), и побеги из придаточных почек на оголённых корнях (песчаная акация и др.). Травянистые П. образуют подземные побеги иногда в виде длинных, быстро растущих корневищ, прорастающие сквозь толщу песка (осока песчаная — *Carex arenaria*). Многие П. — эфемеры. Многолетние П. имеют мелкие, сильно редуцированные листья или лишены листьев; фотосинтез и транспирацию у них осуществляет стебель (напр., у саксаула). Благодаря разл. придаткам плоды П. летучи и не погребаются песком.

ПСЕВДА́НТОВАЯ ТЕО́РИЯ происхождения цветка (от *псевдо*... и греч. ánthos — цветок), одна из гипотез происхождения цветка. Наиб. подробно развивал её Р. Веттштейн. Согласно П. т., цветок образовался из собрания раздельнополых стробилов голосеменных; процесс сопровождался укорочением оси, на к-рой располагались стробилы. На первом этапе возникли раздельнополые цветки с простым околоцветником, происшедшим из кроющих листьев стробилов, на втором — более сложно устроенные обоеполые цветки (в связи с приспособлениями к опылению насекомыми). Венчик имеет тычиночное происхождение. С позиций П. т. наиб. примитивны казуариновые, гнетовые, ивовые и семейства, сходные с ними по строению цветка, к-рое и должно быть поставлено, согласно этой теории, в основание системы цветковых растений. Ср. *Эвантовая теория*, *Теломная теория*.

ПСЕ́ВДО... (от греч. pséudos — ложь), часть сложных слов, означающая: ложный, мнимый, кажущийся, иногда — поддельный, напр. *псевдоподии*.

ПСЕВДОГА́МИЯ (от *псевдо*... и ...*гамия*), ложное оплодотворение, 1) у грибов и низших растений — то же, что *псевдомиксис*. 2) У покрытосеменных растений и у животных следствием П. может быть *андрогенез* или *гиногенез*.

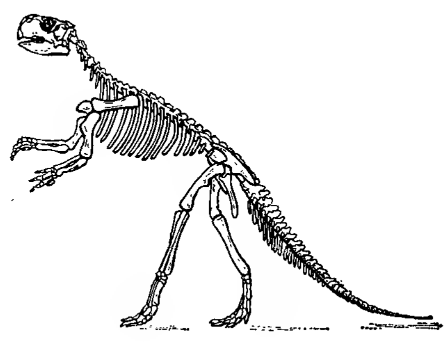
ПСЕВДОЗУ́ХИИ (Pseudosuchia), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. текодонтов. Известны от верхней перми до верхнего триаса из Евразии, Африки, Сев. и Юж. Америки; в СССР — гл. обр. из нижнего триаса Оренбургской обл. Дл. от 20 см до 6 м. Ящерицеобразные и крокодилообразные формы. П. — исходная эволюционная группа для большинства архозавров (крокодилы, динозавры, птерозавры) и птиц. Передвигались на четырёх или на двух ногах. Нек-рые П. были покрыты панцирем из костных щитков. Большинство П. — наземные хищники. Более 10 сем., ок. 80 родов, ок. 100 видов. Типичные представители — эритрозухи, орнитозухи.

ПСЕВДОМИ́КСИС (от *псевдо*... и греч. míxis — смешение, соединение), особый тип процесса размножения, при к-ром происходит слияние двух вегетативных клеток, морфологически не дифференцированных по признаку пола; известен у мн. грибов.

ПСЕВДОМОНА́ДЫ (от *псевдо*... и греч. monás, род. падеж monádos — одиноким), бактерии в виде прямых или слегка изогнутых палочек с полярно расположенными жгутиками. Грамотрицательны, как правило, одиночные. Покоящиеся стадии отсутствуют. Преим. аэробы, есть факультативные анаэробы, растущие за счёт восстановления нитратов и нитритов. Большинство — хемоорганотрофы; используют в качестве источников углерода и энергии разл., в т. ч. нек-рые трудно доступные для разложения вещества, включая неприродные соединения. Быстрое приспособление к окислению неприродных соединений обусловлено наличием плазмид деградации. Нек-рые виды П. способны к автотрофии и получению энергии в результате окисления мол. водорода. П. легко выделяются в лабораторную культуру. Типовой род *Pseudomonas*. Широко распространены в почве и воде. Среди П. есть виды условно патогенные и патогенные для человека, животных и растений.

ПСЕВДОПО́ДИИ (от *псевдо*... и греч. pús, род. падеж podós — нога), ложноножки, временные цитоплазматич. выросты у одноклеточных организмов (корненожек, нек-рых жгутиконосцев, споровиков, слизевиков), а также у нек-рых клеток многоклеточных животных (лейкоцитов, макрофагов, яиц губок, кишечнополостных, нек-рых ресничных червей). Служат для т. н. амёбоидного движения и захвата пищи или посторонних частичек. В П. особенно много микротрубочек. П. возникают и втягиваются в разл. местах клетки, поэтому её форма при амёбоидном движении постоянно меняется.

ПСИТТАКОЗА́ВРЫ (*Psittacosaurus*), род вымерших пресмыкающихся подотр. орнитопод. Известны из нижнего мела Центр. Азии, в СССР — Ю. Вост. Сибири. Дл. до 2 м. Череп высокий, короткий. Передняя часть челюстей покрыта



Скелет пситтакозавра *Psittacosaurus mongoliensis*.

клювом, по форме напоминающим клюв попугаев (отсюда назв., psittakós — по-греч. попугай). Зубы немногочисленные, обычно двурядные. Обитали, вероятно, в зарослях по берегам водоёмов. По форме черепа близки, возможно, к предкам рогатых динозавров. 6—7 видов.

ПСИХРОФИ́ЛЬНЫЕ МИКРООРГАНИ́ЗМЫ (от греч. psychrós — холодный и ...*фил*), криофильные микроорганизмы, способны хорошо расти при 0°C и более низких темп-рах (до −10°C). Оптим. темп-ра роста у облигатных П. м. 10—15°C и ниже, у факультативных — 25—30°C. Верх. температурный предел у облигатных П. м. не превышает 20°C, у факультативных — 30°C, т. е. их температурные диапазоны перекрываются с таковыми у *мезофильных микроорганизмов*. Для П. м. характерны слабая чувствительность метаболич. процессов к холоду, в т. ч. низкие температурные оптимумы действия ферментов, особенности липидного обмена (увеличение относит. содержания ненасыщенных жирных к-т) и др. Известны почти среди всех групп микроорганизмов (кроме актиномицетов). Облигатные П. м. живут в относительно стабильных температурных условиях, факультативные могут существовать и в средах с резкими перепадами темп-р. П. м. широко распространены в природе. Часто встречаются в водах Арктики и Антарктики, в пещерах, на поверхности снега и ледников в горах. Нек-рые виды микроскопич. водорослей (чаще *Chlamydomonas nivalis*) образуют оранжевые или красные пигменты, окрашивая снег в красный цвет (т. н. красный снег). Ср. *Термофильные организмы*.

● Лях С. П., Адаптация микроорганизмов к низким температурам, М., 1976; Жизнь микробов в экстремальных условиях, пер. с англ., М., 1981.

ПСИХРОФИ́ТЫ (от греч. psychrós — холодный и ...*фит*), растения, произрастающие на влажных и холодных почвах. Приспособились к продолжит. зиме, короткому вегетац. периоду, низкой темп-ре воздуха и почвы, сильным ветрам, иссушающим почву летом и уплотняющим снег зимой, малому кол-ву осадков и связанному с этим маломощному снежному покрову, относительно высокой влажности воздуха, пониженному снабжению растений питат. веществами и др. К П. относятся нек-рые водоросли и лишайники, из высших растений — дриада, кедровый стланик, рододендрон камчатский и др. У них преобладает вегетатив. размножение (для созревания семян вегетац. период слишком короткий).

ПТЕНЦО́ВЫЕ ПТИ́ЦЫ, птицы, у к-рых масса желтка в яйце относительно мала и к моменту вылупления птенца расходуется почти полностью, птенцы вылупляются беспомощные, со слаборазвитой мускулатурой конечностей, слепые, с неустановившейся терморегуляцией. У П. п. развита забота о потомстве: родители кормят птенцов, обогревают их или защищают от солнца. Птенцы остаются в гнезде от 10—14 дней (мелкие воробьиные) до 3 мес (грифы). Типичные П. п.— воробьинообразные, дятлообразные, ракшеобразные, стрижеобразные, кукушкообразные, попугаеобразные, голубеобразные, веслоногие, т. е. преим. птицы, гнездящиеся на деревьях и кустарниках. Неск. уклоняются от них аистообразные, трубконосые, соколообразные, совы и рачьи ржанки, птенцы к-рых покрыты густым пухом и вылупляются зрячими (исключение — совы). П. п. преобладают в тропиках. Ср. *Выводковые птицы.*

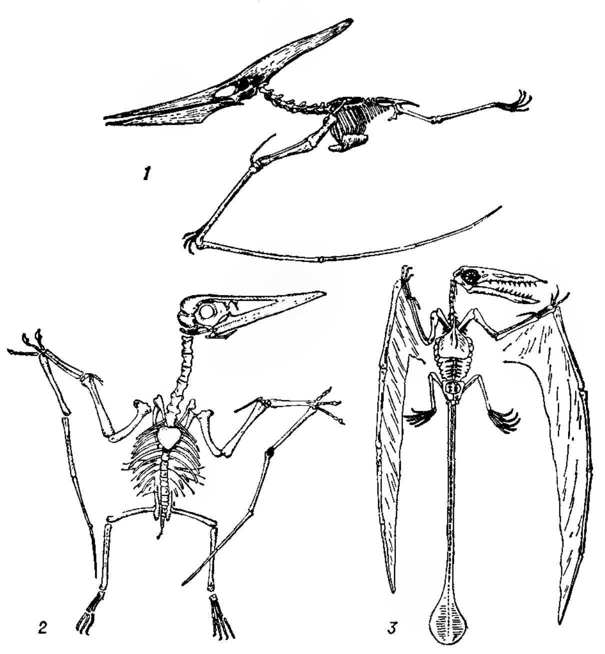
ПТЕРАНОДО́НЫ (*Pteranodon*), род гигантских вымерших пресмыкающихся подотр. птеродактилей. Известны из позднего мела США. Челюсти удлинены, зубы замещены длинным роговым клювом. Противовесом клюву служил огромный затылочный гребень (дл. до 1 м), выступающий назад до середины туловища. Крылья сильные и длинные, в размахе до 8—9 м. П. были способны к быстрым поворотам и пикированию. В полёте голова закидывалась так,что затылочный гребень (руль направления и отчасти стабилизатор) располагался позади центра тяжести, при пикировании голова выносилась вперёд. Обитали по берегам морей. Рыбоядные хищники. Неск. видов. См. рис. при ст. *Птерозавры.*

ПТЕРИДОСПЕ́РМОВЫЕ, семенные папоротники, подкласс (Pteridospermae, или Cycadofilices) или класс (Pteridospermopsida) ископаемых голосеменных растений. Появились в конце девона, вымерли в позднем мелу. Происходят от прогимноспермов. В отличие от большинства др. голосеменных не имели ясно выраженных муж. или жен. стробилов. Включают порядки: лагеностомовые, или лигиноптеридные (Lagenostomales, или Lyginopteridales), тригонокарповые, или медуллезовые (Trigonocarpales, или Medullosales), каламопитиевые (Calamopityales), каллистофитовые (Callistophytales), пельтаспермовые (Peltaspermales), кейтониевые (Caytoniales). Первые два порядка иногда включаются в класс Cycadopsida, а остальные — в класс Ginkgoopsida. Семена сидели на безлистных осях или листоподобных органах. По форме листьев и (или) строению муж. органов размножения сходны с папоротниками или прогимноспермами. Разные группы П., по-видимому, дали начало цикадовым, беннеттитовым и хвойным.

ПТЕРИ́ЛИИ (от греч. pterón — перо и hýlē — лес), участки кожи птиц, покрытые контурными перьями и обычно перемежающиеся с аптериями, на к-рых перья не растут; лишь у нек-рых птиц (пингвины, бескилевые, паламедеи) всё тело покрыто перьями равномерно. Важнейшие П.: спинная, плечевые, бедренные, грудная, шейная, головная, крыловая, ножная, хвостовая, анальная. Развитие П. и аптерий связано с облегчением движения отд. участков кожи и с терморегуляцией. Расположение и форма П.— важный систематич. признак. См. рис. при ст. *Аптерии.*

ПТЕРОДА́КТИЛИ (Pterodactyloidei, или Ornithocheiria), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. птерозавров. Известны из верх. триаса Зап. Европы и юры и мела всех материков. Передние конечности с удлинённым пястным отделом. Крылья мощные, широкие, в размахе от 10 см до 15 м; летат. пальцы складывающиеся. Хвост рудиментарный. Полёт П. был маневренным. Мелкие П. питались насекомыми, крупные — рыбой. Ок. 20 родов, в т. ч. птеранодоны.

ПТЕРОЗА́ВРЫ, летающие ящеры (Pterosauria), отряд вымерших пресмыкающихся подкласса архозавров; иногда выделяют в самостоят. класс. Известны из позднего триаса Европы (Италия), юры и мела всех материков, кроме Антарктиды и Австралии; в СССР — из поздней юры Казахстана и позднего мела Поволжья. Произошли от псевдозухий. Специализация в строении тела связана с приспособлением к полёту: скелет прочный, лёгкий, пневматичный, в отличие от скелета др. пресмыкающихся не содержит губчатой костной ткани. Череп, сочленённый с осевым скелетом под прямым углом, имел большие глазницы и удлинённые челюсти. Зубы у нек-рых редуцированы и замещены роговым клювом. Головной мозг с крупными полушариями и зрит. долями, обеспечивавшими ориентацию в полёте. Мозжечок уступал по размерам птичьему. Шея удлинённая, подвижная, грудина мощная, расширенная в виде щита. Передние конечности П. преобразованы в крылья (размах от 7—8 см до 15 м), переходящие в кожные складки, разраставшиеся от тела. Перепончатое крыло поддерживалось резко увеличенным 4-м пальцем кисти, первые 3 пальца были нормальных размеров и с когтями, 5-й палец редуцирован. Тело было покрыто густыми волосовидными придатками («шерстью»). П., вероятно, были гомойотермными животными. Формы, обладавшие перепонкой между пальцами задних конечностей, возможно, могли плавать и подниматься в воздух с воды. Обитали в прибрежной зоне морей и дельтах рек. Питались преим. рыбой, а также водными беспозвоночными и возд. насекомыми. Виды, имевшие горловые мешки, могли действовать клювом как черпаком. Вероятно, были яйцекладущими. 2 подотр.: рамфоринхи и птеродактили, ок. 35 родов, ок. 110 видов. П.— пример конвергенции пресмыкающихся с птицами и млекопитающими (рукокрылые).



Скелеты птерозавров (реконструкция): *1* — птеранодона *Pteranodon ingens*; *2* — птеродактиля *Pterodactylus spectabilis*; *3* — рамфоринха *Ramphorhynchus ramphorhynchus*.

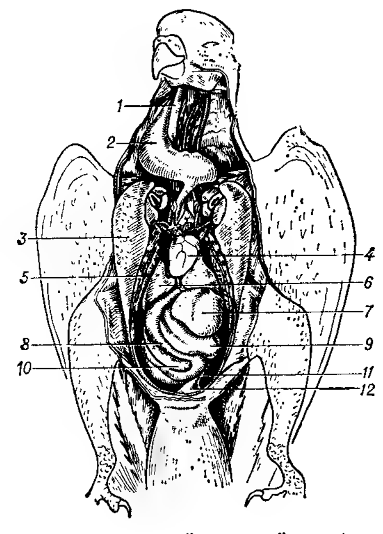
ПТИЦЕЕ́ДЫ НАСТОЯ́ЩИЕ (Aviculariidae), семейство пауков подотр. Mygalomorphae. Дл. до 10 см. Тело покрыто многочисл. волосками. Две пары лёгких. Ок. 600 видов, гл. обр. в Юж. Америке; обитатели тропич. лесов. Многие способны к планирующим прыжкам. Питаются крупными насекомыми и мелкими позвоночными, включая птенцов (отсюда назв.). Виды родов *Acanthoscurria, Theraphosa* и др. опасны для человека (яд поражает ЦНС). В период линьки теряют агрессивность. См. рис. 9 при ст. *Паукообразные.*

ПТИЦЕМЛЕ́ЧНИК (*Ornithogalum*), род луковичных растений сем. лилейных. Листья линейные или ремневидные, с беловатой средней жилкой. Цветки трёхчленные, без запаха, в кистевидных или щитковидных соцветиях. Плод — коробочка. Ок. 200 видов, преим. в Средиземноморье и Юж. Африке, а также в Евразии, Сев. Африке, 1 вид в Юж. Америке; в СССР — ок. 30 видов. П. зонтичный (O. *umbellatum*), П. широколиственный (O. *latifolium*) и др. выращивают как декоративные в открытом грунте, П. хвостатый (O. *caudatum*), П. тирсовидный (O. *thyrsoides*) и др.— в оранжереях. Мн. виды П. ядовиты. 4 вида в Красной книге СССР.

ПТИЦЕТА́ЗОВЫЕ ДИНОЗА́ВРЫ (Ornithischia), отряд вымерших пресмыкающихся. Известны от верхнего триаса до конца мела из отложений Евразии, Африки, Сев. и Юж. Америки, Австралии. Дл. до 10—15 м. Для большинства характерно четырёхлучевое «птичье» стро-

ение таза с двуветвистой лонной костью. Передний конец челюстей лишён зубов и покрыт роговым клювом. Зубы, сжатые с боков, с листовидными коронками. Концевые фаланги пальцев у поздних П. д. уплощены в виде копыт. Растительноядные. Преим. сухопутные четвероногие животные, исключая орнитопод. 4 подотр.— орнитоподы, стегозавры, анкилозавры и цератопсы (Ceratopsia), 15 сем., ок. 120 родов и ок. 210 видов.

ПТИЦЫ (Aves), класс позвоночных животных. Ведут начало, по-видимому, от триасовых пресмыкающихся отр. псевдозухий. Остатки ископаемых П. редки и малочисленны, первые находки — отпечаток пера и скелет юрского *археоптерикса*. По нек-рым морфологич. признакам (роговые чешуи на задних конечностях, роговой покров клюва и др.), а также особенностям физиологии (яйцерождение)



Вскрытый волнистый попугайчик (схема): *1* — трахея; *2* — зоб; *3* — грудная мышца (разрез); *4* — сердце; *5* — лёгкое (разрез); *6* — печень; *7* — мускульный желудок; *8* — тонкая кишка; *9* — слепая кишка; *10* — поджелудочная железа; *11* — толстая кишка; *12* — клоака.

П. сходны с пресмыкающимися; в отличие от них тело П. покрыто перьями, к-рые осуществляют теплоизоляцию, обеспечивают его обтекаемость и образуют несущие плоскости (крылья, хвост) в полёте. Способность к полёту (у пингвинов, страусов и нек-рых др. она вторично утрачена) наряду со способностью к др. локомоциям (ходьба, бег, плавание, ныряние) определила специфич. строение опорно-мышечной системы П. С появлением крыльев у П. перестроились скелет и мышцы передних конечностей и плечевого пояса (развился киль на грудине, летат. мускулатура составляет до 25% массы тела); сохранять равновесие при передвижении по земле помогают слитный сложный крестец и мышцы задних конечностей. Рёбра, состоящие из двух подвижносочленённых частей, позволяют изменять объём грудной клетки, т. е. прогонять воздух через малоэластич. лёгкие в воздушные мешки, соединённые с воздухоносными полостями костей. Разнообразная пищ. специализация способствовала перестройке пищевода (у нек-рых П. образовался зоб), обособлению мускульного желудка, удлинению кишечника. Органы выделения — крупные почки (до 1—2% массы тела), мочевого пузыря нет. Пищеварит. тракт, мочеточники и выводные протоки половой системы открываются в клоаку. Из-за откладки крупных яиц с жёсткой скорлупой у П. увеличен тазовый пояс. Из двух яйцеводов и яичников обычно развиты только левые. Размеры семенников и яичников зависят от фазы полового цикла (к началу гнездования семенники увеличиваются в 300—1000 раз). Все особенности кровеносной системы П. (относительно большие размеры и высокая интенсивность работы сердца, высокое кровяное давление) соответствуют интенсивному обмену веществ. Острота зрения (цветовое) и слуха обеспечивает П. быструю дальнюю и ближнюю ориентацию, служит важным средством при внутри- и межвидовом общении. Способность к акустич. анализу сочетается у П. со способностью издавать разнообразные звуки (см. *Пение птиц*). Головной мозг с хорошо развитыми базальными ядрами, крупными зрит. долями и мозжечком обеспечивает П. более высокий по сравнению с пресмыкающимися уровень нервной деятельности и более сложное поведение. У П. отчётливо проявляются элементы активного приспособления среды к своим потребностям — гнездостроение, запасание пищи и т. п.

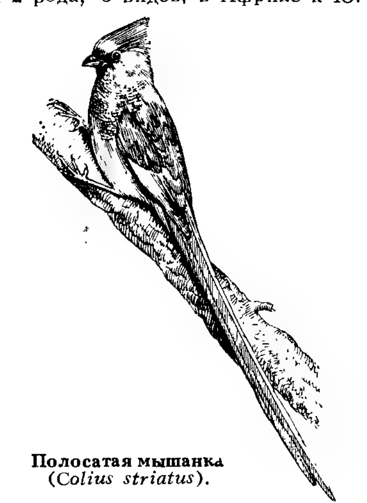
В классе П., самом многочисленном среди наземных позвоночных,— 2 подкл.: ящерохвостые П. (с единств. вымершим одноим. отрядом) и веерохвостые П., объединяющие 34 отряда, в т. ч. 28 современных; ок. 9000 видов. Распространены П. от Арктики до побережий Антарктиды, во всех природных зонах. Большинство видов (ок. 80%) приурочены к тропич. зоне. В фауне СССР — ок. 800 видов из 18 отрядов. По местообитанию можно выделить неск. крупных экологич. групп П., в т. ч. древесно-кустарниковые, П. открытых пространств, болотные, водные. На занимаемой терр. одни П. живут оседло, другие после сезона размножения совершают групповые кочёвки, многие совершают сезонные миграции (см. *Перелёты птиц*). Размножение у П. происходит циклически в соответствии с сезонным развитием половых желёз под влиянием внутр. (гормональных) и внеш. (длина светового дня и др.) факторов. Места и способы гнездования очень разнообразны. Число яиц в кладке от 1 до 20—25, насиживание от 12 до 80 сут. Птенцы вылупляются либо слепыми и долго остаются в гнезде (птенцовые П.), либо зрячими, способными кормиться самостоятельно (выводковые П.).

Значение П. в природе и для человека многообразно: опыление растений и распространение их семян, уничтожение (и т. о. регуляция численности) насекомых, грызунов и др.; нек-рые П. вредят садам, посевам зерновых. П. издавна служат объектом охоты, ряд видов одомашнен. Нек-рые П. переносят возбудителей инфекций. Велико эстетич. значение П., оживляющих своим присутствием и пением леса и парки.

С нач. 17 в. вымерло 94 вида П. Численность мн. видов сокращается, ряд видов находится на грани исчезновения. Первые офиц. решения по охране П. были приняты в 1868 (в Вене). В 1922 создан Междунар. совет охраны птиц (СИПО), объединяющий (к 1979) более 60 нац. секций (в т. ч. СССР). Большую работу по сохранению редких видов П. проводит ряд специализир. орг-ций, напр. Объединение по водоплавающим птицам (Слимбридж, Великобритания). В Красной книге МСОП 209 видов и 83 подвида редких и исчезающих П , в т. ч. 8 видов авифауны СССР; в Красной книге СССР 43 вида, находящихся под угрозой исчезновения, и 37 редких видов.

● Дементьев Г. П. (сост.), Позвоночные. Птицы, М.— Л., 1940 (Руководство по зоологии, т. 6); Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. 1—6, М., 1951—54; Карташев Н. Н., Систематика птиц, М., 1974; Степанян Л. С., Состав и распределение птиц фауны СССР, [т. 1—2], М., 1975—78; Иванов А. И., Каталог птиц СССР, Л., 1976; Птицы СССР. История изучения. Гагары. Поганки. Трубконосые, М., 1982; Птицы, пер. с англ., М., 1983; Van Tyne J., Berger A. J., Fundamentals of ornithology, 2 ed., N. Y.—[a. o.], 1976; Avian biology, ed. by D. S. Farner and J. R. King, v. 1—5, N. Y.— L., 1971—75.

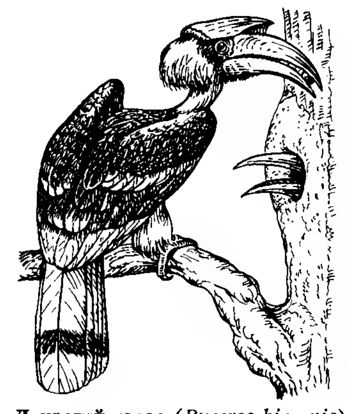
ПТИЦЫ-МЫШИ, мышанки (Coliiformes), отряд птиц. Дл. 30—36 см. Оперение мягкое, тусклых тонов. 1 сем., 1 или 2 рода, 6 видов, в Африке к Ю. от



Полосатая мышанка (*Colius striatus*).

Сахары. Обитают в зарослях кустарников, на опушках леса, в садах. П.-м. ловко лазают в густых колючих кустах, цепляясь за ветки клювом, как попугаи Стайные. Спят прицепившись к ветке, образуя своеобразный плотный клубок из 12—15 особей. Моногамы. Гнёзда на деревьях, в кладке 2—7 (обычно 2—4) яиц. Насиживают самка и самец. Растительноядные; местами вредят садам.

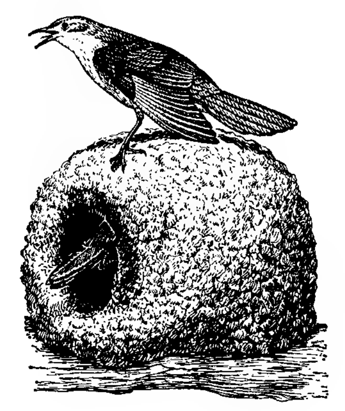
ПТИЦЫ-НОСОРОГИ (Bucerotidae), семейство ракшеобразных. Дл. 38—160 см. Клюв большой, часто с наростом, но очень лёгкий (из-за губчатого строения кости). Веки с ресницами. Оперение



Двурогий калао (*Buceros bicornis*).

чёрное или бурое с белым. 12 родов, 40—45 видов, в тропич. лесах Африки, Юж. и Юго-Вост. Азии (от Индии до Соломоновых о-вов). Древесные стайные птицы, 1 вид живёт в саванне. Гнёзда в дуплах. Насиживающая самка с помощью самца заделывает глиной вход в дупло, оставив узкую щель, через к-рую самец её кормит. В кладке 1—5 яиц. У одних видов самка остаётся в дупле до вылета птенцов (80—112 сут), у других линяет в гнезде, затем его покидает и помогает самцу кормить птенцов, к-рые после вылета самки заделывают вход. Рогатый ворон (*Bucorvus leadbeateri*), гнездящийся в скалах, не замуровывает самку. 1 вид в Красной книге МСОП.

ПТИ́ЦЫ-ПЕЧНИКИ́, горшечники (Furnariidae), семейство тираннов. Дл. 12—28 см, 58 родов, ок. 220 видов, в Америке (от Центр. Мексики до крайнего Ю. Чили и Аргентины). Обитают в тропич. лесах, пампасах, по берегам рек и



Рыжий печник (*Furnarius rufus*) на гнезде.

морей (на скалах). Строят крытые гнёзда на деревьях, гнездятся в норах и дуплах или расселинах скал, нек-рые лепят массивные крытые гнёзда из глины (отсюда назв.). В кладке 2—5 яиц, насиживают самец и самка. Питаются насекомыми, пауками, нек-рые виды — также семенами.

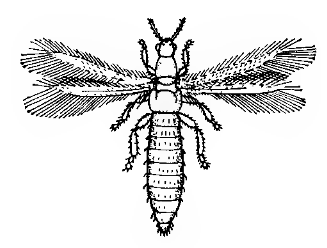
ПТИ́ЧЬИ БАЗА́РЫ, массовые колониальные гнездовья птиц, обычно расположенные на скалах, круто обрывающихся к морю. Распространены на побережьях Европы, Азии, Сев. и Юж. Америки, Юж. Африки, Нов. Зеландии и на океанич. о-вах Юж. полушария. Нек-рые П. б. простираются на десятки км и насчитывают десятки тысяч пар гнездящихся птиц. В СССР крупнейшие П. б. находятся на о-вах Баренцева м. (Нов. Земля, Земля Франца-Иосифа), характерные обитатели — толстоклювые кайры, чистики, глупыши, люрики, чайки-моевки и бургомистры; на о-вах сев. части Тихого ок. (Командорские и Курильские о-ва, о. Тюлений и др.), характерные обитатели — толстоклювые и тонкоклювые кайры, топорики, ипатки, большие конюги, белобрюшки, глупыши, беринговы бакланы, чайки-моевки. На П. б. обычно сосуществуют птицы, различающиеся в выборе гнездовых участков (одни предпочитают карнизы скал, другие — каменистые осыпи, третьи — норы в мягком грунте), наборе кормов и способах их добывания. Гнездование на П. б. даёт птицам ряд преимуществ, напр. меньшую гибель яиц и птенцов от хищников (чайки и крачки совместными усилиями отгоняют песцов и лисиц). Обитатели П. б. играют существ. роль в биол. балансе моря. На С. издавна существовал промысел яиц (гл. обр. кайр) и самих птиц; в Перу и Чили разрабатываются залежи гуано. В СССР П. б. охраняются.

ПУДРЕ́ТКИ (от франц. pudrette, уменьшит. от poudre — пыль, порошок), небольшие участки кожи, покрытые мягкими и ломкими т. н. порошковыми перьями, или порошковым пухом. Развиты у нек-рых птиц (цапли, туканы, попугаи), расположены обычно на брюшной стороне, в области поясницы и надхвостья. Вершинные бородки порошковых перьев, обламываясь, образуют порошок (пудру), к-рый покрывает оперение и предохраняет его от намокания, заменяя секрет недостаточно развитой копчиковой железы.

ПУ́ДУ (*Pudu*), род оленевых. Дл. тела 80—90 см, масса 7—10 кг. Рога неветвящиеся, короткие, дл. 7—10 см. 2 вида, в Юж. Америке. Андский П. (*P. mephistophiles*) распространён в Андах Колумбии и Эквадора, обыкновенный П. (*P. pudu*) сохранился лишь в прибрежных р-нах Ю. Чили и на о. Чилоэ. Обитают в кустарниковых зарослях. Питаются травой, плодами, семенами, листьями кустарников. Андский П. — в Красной книге МСОП. См. рис. 7 при ст. *Оленевые*.

ПУЗАНКИ́, три вида рыб рода алоз. Дл. до 25—35 см. Тело высокое, сжатое с боков, хвостовой отдел укорочен. По бокам от 1 до 8 тёмных пятен. Черноморско-каспийский П. (*Alosa caspia*) с 7 подвидами распространён в Каспийском, Чёрном и Азовском морях, большеглазый П. (*A. saposhnikovi*) и круглоголовый П. (*A. sphaerocephala*) — только в Каспийском м. Планктофаги. Есть полупроходные и проходные формы. Живут до 6—10 лет. Плодовитость от 10 до 40 тыс. икринок, икра полупелагич., при слабом течении опускается на дно. Ценный объект промысла. См. рис. 8 при ст. *Сельдеобразные*.

ПУЗЫРЕНО́ГИЕ, бахромчатокрылые, трипсы (Physopoda, или Thysanoptera), отряд насекомых. Дл. обычно 0,5—2 (редко до 14) мм. 2 пары узких крыльев, усаженных по краю бахромой из тонких волосков; нередко



Табачный трипс (*Thrips tabaci*).

крылья редуцированы или отсутствуют. Между коготками лапок — пузыревидная присоска. Ротовой аппарат колюще-сосущий. Св. 2 тыс. видов, распространены широко; в СССР — ок. 230 видов. Обитают на цветках, листьях и плодах растений, во мху, на коре деревьев. Питаются соками растений, нек-рые — хищники. Превращение неполное, усложнённое (гиперморфоз). Яйца откладывают в ткани растений, в цветки, пазухи листьев и т. д. Развитие 2—3 мес. Есть виды, повреждающие с.-х. культуры, нек-рые — переносчики возбудителей (вирусы, грибы) заболеваний растений.

ПУЗЫРЧА́ТКА (*Utricularia*), род насекомоядных многолетних растений сем. пузырчатковых порядка норичниковых. Ок. 250 видов, в тропич. (большинство), субтропич. и умеренных поясах. Растут во влажных местах, часто как эпифиты, многие — в воде. В СССР 6—8 видов, все — водные. Корневая система отсутствует. Растущие в умеренных поясах водные П. перезимовывают в виде опадающих почек. На листьях — ловчие пузырьки (отсюда назв.) диам. 2—4 (редко до 6) мм, с отверстием, снабжённым упругим клапаном, открывающимся только вовнутрь (попадающие в пузырёк вместе с водой мелкие беспозвоночные, напр. дафнии, обратно выйти не могут). Ферменты, выделяемые стенками пузырька, переваривают добычу. П. растут на субстратах, бедных азотистыми соединениями, недостаток к-рых восполняется за счёт животной пищи. См. рис. 7 в табл. 15.

ПУЗЫ́РЧАТЫЕ (Pneumoroidea), надсемейство прямокрылых. Звуковой аппарат в виде зазубренного валика на 3-м тергите брюшка, о к-рый трётся заднее бедро. 3 сем., 22 вида, связанных с кустарниковой и лесной растительностью Юж. Африки и Сев. Америки.

ПУКЦИ́НИЯ, пуччиния (*Puccinia*), род ржавчинных грибов. Телейтоспоры двуклеточные, с 1 ростковой порой в каждой клетке, сидящие на ножке, коричневые, с утолщённой оболочкой. Эцидии с перидием. Паразитируют преим. на злаках, осоках, лилейных, зонтичных и сложноцветных. М. б. однохозяйными и двухозяйными, с полным или неполным циклом развития. Ок. 1800 видов, распространены широко. Наиб. обычна П. злаковая, или стеблевая ржавчина злаков (*P. graminis*), поражающая разл. виды этого семейства.

ПУ́ЛЬПА (от лат. pulpa — мякоть), 1) зубная мякоть, заполняющая коронковую и корневую полости зуба. Состоит из соединит. ткани, богатой нервными окончаниями, лимфатич. и кровеносными сосудами. Образуется из ткани зубного сосочка. Обеспечивает питание и рост зубов. 2) Частое назв. осн. массы селезёнки. Различают красную П. (ретикулярная ткань с эритроцитами) и белую П. (ретикулярная ткань с лимфоидными клетками).

ПУЛЬС (от лат. pulsus — удар, толчок), периодич. толчкообразное расширение стенок артерий, синхронное с сокращениями сердца. Частота П. зависит от пола, возраста животного (человека), массы тела, эмоц. состояния, физич. нагрузки, темп-ры тела и окружающей среды. Напр., у слона (масса 3000 кг) частота П. ок. 25 ударов в минуту, у землеройки (масса 3 г) — более 600. У бодрствующей, но находящейся в покое летучей мыши частота П. составляет 250—450, в состоянии возбуждения — 880, во время дневного сна — 120—180, во время зимней спячки — 18 ударов в минуту. У взрослого человека частота П. в среднем — 70—80 ударов в минуту, при физич. нагрузке может увеличиться до 150—200 ударов. Урежение частоты П. ниже ср. нормы называют брадикардией, учащение — тахикардией. Брадикардия — обязат. физиол. реакция сердца у ныряющих животных (напр., у нек-рых тюленей при нырянии частота П. урежается от 140 до 10 ударов в минуту). Кроме средней частоты П. отмечают ряд др. его характеристик: ритмичность, наполнение и др.

ПУ́МА, кугуар (*Felis concolor*), млекопитающее рода кошек. Самый круп-

ный представитель рода — дл. тела 100—197 см, хвоста 60—82 см. Уши широкие, закруглённые на концах. Лапы мощные. Окраска одноцветная, желтовато-бурая, низ светлый. Котята пятнистые. Шерсть густая, короткая. Обитает в Сев. и Юж. Америке (от Канады до Патагонии), в осн. в горных лесах, встречается и в джунглях на равнинах. Детёнышей рождает (обычно в помёте 2—3, изредка до 5) раз в 2—3 года. Охотится на грызунов, обезьян, тапиров и др. 2 подвида в Красной книге МСОП.

ПУ́НА (исп. puna, на яз. индейцев кечуа — пустынный), горное низкотравье, разрежённые растит. формации дерновинно-кустовых злаков с отд. ксерофильными кустарниками. Приурочены к высокогорным плато Юж. Америки (от сев. р-нов Перу до сев. р-нов Чили) с сильными ветрами и значит. суточными колебаниями темп-р. Для типичной П. характерен длит. (4—7 мес) засушливый зимний период и прохладное дождливое лето. В сообществах П. доминируют виды овсяницы, ковыля, вейника, встречаются кактусы. Местами возвышаются как огромные свечи растения из сем. бромелиевых — *Puya raimondii* (выс. 10 м) и *Pouretia gigantea* (выс. до 15 м). В тропич. высокогорьях Вост. Африки встречаются подобные формации из подушковидных форм бессмертника и дерновинных злаков. П. наз. также одну из физико-геогр. областей Анд.

ПУ́НОЧКА (*Plectrophenax nivalis*), птица сем. овсянковых. Дл. в среднем 16,5 см. Самец белый с чёрной спиной и чёрными концами крыльев, осенью и зимой на перьях ржавые каёмки; самка буроватая. Распространена кругополярно в тундре. На зиму отлетает к югу в зону степей. Гнёзда на земле. В Якутии была объектом промысла во время весеннего пролёта.

ПУПА́ВКА (*Anthemis*), род одно- и многолетних трав, реже полукустарничков сем. сложноцветных. Краевые язычковые цветки в корзинке с белым, жёлтым, золотисто-жёлтым и изредка розовым отгибом (у нек-рых язычковых цветков нет). Ок. 150 видов, в Евразии и Сев. Африке, большинство в Зап. Азии и Средиземноморье; в СССР — ок. 50 видов, преим. на Кавказе. Цветки П. красильной (*A. tinctoria*) пригодны для окраски тканей, инсектицидны; однолетняя П. собачья (*A. cotula*) — сорное растение. Неск. видов разводят как декоративные. 2 вида в Красной книге СССР.

ПУПОВИ́НА, пупочный канатик (funiculus umbilicalis), тяж, соединяющий у всех плацентарных животных и человека плод с плацентой и через неё — с организмом матери. Состоит в осн. из соединит. ткани студенистой консистенции (т. н. вартонов студень), в к-рой проходят две пупочные артерии и пупочная вена. При доношенном плоде толщина П. у человека 1—1,5 см, дл. ок. 50 см.

ПУРИ́НОВЫЕ ОСНОВА́НИЯ, группа природных соединений (аденин, гуанин, а также минорные П. о.); производные гетероциклич. азотистого основания пурина. Входят в состав нуклеозидов, в к-рых П. о. связаны с рибозой или дезоксирибозой, а также нуклеотидов (фосфорных эфиров нуклеозидов) — структурных компонентов нуклеиновых к-т. Содержание П. о. в ДНК равно содержанию пиримидиновых оснований; в РНК П. о. обычно больше, чем пиримидиновых. В нуклеиновых к-тах П. о. и пиримидиновые основания осуществляют кодирование генетич. информации и её реализацию в процессе биосинтеза белка. Производные П. о. играют также важную роль в биоэнергетике клетки (АТФ), в механизме гормональной регуляции (цАМФ, цГМФ), входят в состав нуклеотидных коферментов (НАД, ФАД), витаминов, антибиотиков и др. биологически активных соединений. Биосинтез П. о. осуществляется из малых молекул (глицина, аспартата, фолиевой к-ты, CO_2 и глутамина) и начинается с D-рибозо-5'-фосфата, на к-ром надстраивается пуриновый цикл. В результате образуется инозиновая к-та, мононуклеотид гипоксантина — исходное соединение для синтеза аденинового нуклеотида АМФ (через стадию аденилоянтарной к-ты) и гуанинового нуклеотида ГМФ (через стадию ксантиловой к-ты). Деградация П. о., образовавшихся при распаде нуклеиновых к-т, протекает в осн. по аэробному пути по схеме: П. о. → мочевая к-та → аллантоин → аллантоиновая к-та → мочевина → аммиак. Природа конечного азотсодержащего продукта зависит от видов животных (у большинства рыб и земноводных — мочевина, у пресмыкающихся и большинства млекопитающих — аллантоин, у приматов и нек-рых др. млекопитающих, птиц, нек-рых рептилий — мочевая к-та, у мн. беспозвоночных — аммиак, у пауков — гуанин). У ряда организмов обнаружен анаэробный неокислит. путь распада П. о., заканчивающийся образованием глицина, муравьиной к-ты и аммиака.

ПУ́РКИНЕ ВОЛО́КНА (myocyti conducens cardiacus), клетки проводящей системы миокарда желудочков сердца. Описаны Я. Э. Пуркине в 1845. Изучались гл. обр. у млекопитающих, но имеются, по-видимому, и у др. позвоночных. П. в. особенно крупные у жвачных. Будучи клетками мышечного происхождения, П. в. в значит. степени утратили сократит. функцию и специализировались на проведении возбуждения к сократимым элементам миокарда. П. в., как правило, толще сократимых волокон миокарда, богаты митохондриями и гликогеном, но бедны миофибриллами.

ПУ́РКИНЕ КЛЕ́ТКИ (neurocytus piriformis), нейроны ганглиозного слоя коры мозжечка. Описаны Я. Э. Пуркине в 1837. Имеют грушевидную форму, крупное тело и 2—3 мощных дендрита, ветвящиеся строго в плоскости, перпендикулярной к направлению извилины мозжечка. По т. н. ползучим волокнам продолговатого мозга или через отростки звездчатых и корзинчатых клеток (вставочных нейронов) на П. к. замыкаются все афферентные стимулы, приходящие в кору мозжечка. Аксоны П. к. (единств. волокна, покидающие пределы коры) заканчиваются на клетках ядер мозжечка.

ПУ́РПУР античный, красновато-фиолетовый краситель; содержится в выделениях гипобранхиальных желёз мор. брюхоногих моллюсков — иглянок. По химич. природе является производным природного красителя индиго (6,6'-диброминдиго). С древности использовался для окраски тканей (в сер. 2-го тыс. до н. э. города Финикии уже славились произ-вом П.), а также в живописи, косметике и др. Добывали П. из моллюсков *Bolinus* (*Murex*) *brandaris* (из 12 000 особей удаётся выделить 1,5 г красящего вещества).

ПУРПУ́РНЫЕ БАКТЕ́РИИ, группа фотосинтезирующих бактерий. Сферич., палочковидные, извитые (0,5—6,0 × 1,0—15 мкм и более), неподвижные и подвижные (имеют жгутики), грамотрицательные. Размножаются делением надвое или почкованием. Содержат бактериохлорофилл *a*, реже *в*, каротиноиды (ликопин, спириллоксантин и др.). Фотосинтез без выделения O_2, т. к. в качестве восстановителя (донора электронов) используют сероводород, тиосульфат, сульфит, серу, водород, органич. вещества. Кроме CO_2, фотоассимилируют ацетат, пируват и др. органич. соединения. Мн. виды фиксируют N_2 и выделяют H_2. Анаэробы и факультативные анаэробы. Нек-рые растут в темноте. Выделено более 50 видов П. б., входящих в 3 сем. Пурпурные серобактерии, составляющие сем. Chromatiaceae и Ectothiorhodaceae, хорошо растут в фотоавтотрофных условиях. Пурпурные несерные бактерии (сем. Rhodospirillaceae) предпочитают фотогетеротрофные условия. Распространены в пресных и солёных водоёмах. Нек-рые виды — экстремальные галофилы. Пурпурные серные бактерии часто образуют видимые скопления. Участвуют в биогеохимич. циклах серы, азота, углерода. Широко используются для изучения механизмов фотосинтеза. См. также *Серобактерии.*

● Кондратьева Е. Н., Фотосинтезирующие бактерии и бактериальный фотосинтез, М., 1972.

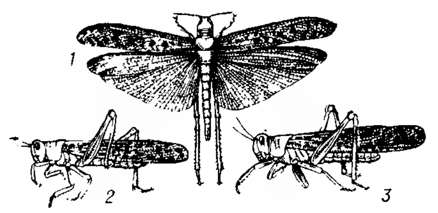
ПУСТЕЛЬГА́ (*Cerchneis tinnunculus*), птица сем. соколиных. Дл. ок. 35 см. Оперение рыжее, самец ярче самки. Распространена в Евразии (кроме Крайнего Севера) и Африке. В СССР — везде, кроме

Пустельга (самец).

тундр; в горах (на Памире) обитает на выс. до 4000 м; перелётная птица. Быстро привыкает к человеку, охотно селится в садах, парках, на гор. зданиях. Гнёзда на деревьях (занимает чужие), на скалах, обрывах и в заброшенных строениях (выстилает сама). Селится как поодиночке, так и колониями по нескольку десятков или даже сотен пар. Питается грызунами, ящерицами, мелкими птицами и насекомыми. Высматривая добычу, зависает в воздухе трепеща крыльями (отсюда местное назв. — трясулька).

ПУСТЫ́ННАЯ САРАНЧА́, схистоцерка, шистоцерка (*Schistocerca gregaria*), насекомое из сем. настоящих саранчовых (Acrididae). Дл. до 61 мм. Распространена в Африке (от юж. р-нов Сахары и Судана на юг до Кении и Танзании) и Азии (страны Аравийского п-ова, Пакистан, пустынные р-ны сев.-зап. Индии). Периодически совершает вылеты в страны Сев. Африки, Юж. Евро-

пы, Бл. и Ср. Востока. Массовые залёты половозрелых особей на терр. СССР были в 1928 и 1930 в Закавказье, а в 1929 и 1962 — в Ср. Азию. Яйца откладывает с начала — середины мая до начала июня (по 30—130 в кубышке, дл. 7—10 см); отрождение личинок через 15—20 сут, в конце июня — июле — окрыление. Даёт 1—2 поколения в год в зависимости от кол-ва осадков. При массовом размножении П. с. сильно повреждает все с.-х. культуры, древесные и кустарниковые насаждения, пастбища, но особенно хлопчатник и бобовые. Залёты



Пустынная саранча: *1*, *2* — стадная; *3* — одиночная.

П. с. на терр. СССР, Ирана и Афганистана подавляются совместными противосаранчовыми экспедициями.

● Щербиновский Н. С., Пустынная саранча шистоцерка, М., 1952.

ПУСТЫ́НЯ, группа биомов, распространённых в областях с крайне засушливым климатом; характеризуется сильно разрежёным и обеднённым растит. покровом. Годовая сумма осадков в П. разл. природных поясов и зон не превышает 200 мм (в наиб. аридных р-нах — менее 50 мм) при испаряемости, превышающей её в 7—10 раз. П. покрывают $^1/_3$ поверхности суши Земли и занимают обширные пространства в Сев. и Юго-Зап. Африке, Ср. и Центр. Азии, Австралии, на зап. побережье Юж. Америки. По эдафич. признаку выделяют след. типы П.: песчаные, песчано-галечниковые, щебнистые, каменистые, суглинистые, лёссовые, глинистые, солончаковые. П.— область широкого распространения ксерофильной, суккулентной и галофильной растительности. Доля покрытой растительностью площади в П. не превышает 10—20%; до 75% биомассы может находиться в почве. В наиб. засушливых областях высшие растения на значит. площадях отсутствуют. Особняком стоят арктич. П., зависящие не от сухости климата, а от низких темп-р, где на участках суши, свободных ото льда, существует чрезвычайно разрежённая растительность, в составе к-рой доминируют лишайники и мхи. Для пустынной фауны характерно относительно большое число видов млекопитающих, гл. обр. грызунов (песчанки, тушканчики, суслики и др.), копытных (кулан, джейран, вилорогая антилопа и др.), хищников (волк, койот, фенек, корсак, каракал, барханный кот и др.). Из птиц обычны саджа, рябки, дрофа-красотка, жаворонки. Много пресмыкающихся, насекомых и паукообразных. Из-за возросшего воздействия человека на П. и применения несовершенных методов землепользования их хрупкие экосистемы быстро разрушаются. По данным ООН, площади П. ежегодно расширяются на 50—70 тыс. км², гл. обр., по-видимому, под влиянием антропогенных факторов (чрезмерной пастбищной нагрузки, разрушения почвы и др.) и под прямым воздействием ветровой и дождевой эрозии и пр. См. табл. 16.

● Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», т. 2, М.— Л., 1956; Петров М. П., Пустыни земного шара, Л., 1973; Мирошниченко Ю. М., Динамика и продуктивность пустынной растительности, Л., 1986.

ПУСТЫ́РНИК (*Leonurus*), род травянистых растений сем. губоцветных. Ок. 15 видов, в умеренном поясе Евразии; в СССР 10—11 видов. П. сердечный (*L. cardiaca*) — многолетник, встречающийся во мн. р-нах Европ. части, на Кавказе и в юж. р-нах Зап. Сибири,— возделывается как лекарств. растение. Медонос.

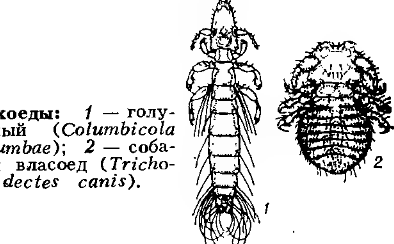
ПУТАССУ́ (*Micromesistius*), род рыб сем. тресковых. Ниж. челюсть выдаётся вперёд. 3 спинных плавника разделены широкими промежутками, 1-й анальный плавник длинный. Усика на подбородке нет. 2 вида: северная П. (*M. poutassou*), дл. до 47 (обычно 30—35) см, масса до 1 кг, в сев. части Атлантич. ок., и южная П. (*M. australis*), дл. до 55 см, масса до 1—1,2 кг, в юго-зап. части Атлантич. ок. и у Нов. Зеландии. Пелагич. рыбы, встречаются от поверхности до глуб. 800 м, реже у дна. Половая зрелость в 2—4 года. Нерест на континентальном склоне, на глуб. 180—360 м. Молодь разносится течениями. П. обычно планктофаги, но иногда питаются молодью рыб. Объект промысла.

ПУТОРА́КИ (*Diplomesodon*), род землеройковых. Дл. тела 5,5—7,5 см, хвоста 2—3 см. На спине характерное белое пятно. Кисти и ступни расширены и несут по краям оторочку из жёстких волос — приспособление для передвижения в песках. 1 вид — пегий П. (*D. pulchellum*), эндемик СССР, распространён в песчаных пустынях Ср. Азии и Казахстана. Размножается, по-видимому, 3 раза в год.

ПУ́ФЫ, пуффы (франц. pouf, англ. puff), утолщения на гигантских многонитчатых (политенных) хромосомах, являющиеся результатом деспирализации функционально активных участков хромосом с образованием открытых петель ДНК. Чем крупнее П. (крупные П. наз. кольцами Бальбиани) и чем более разрыхлён в них материал, тем выше скорость транскрипции (синтеза иРНК) в данном участке. Наиб. изучены П. в ядрах клеток слюнных желёз нек-рых двукрылых (комар-дергун, дрозофила). Число и положение П. на политенных хромосомах стабильно для каждой стадии онтогенеза особи, поэтому П. используют для определения возраста. Изучение динамики образования П. и, следовательно, активности отд. генов позволяет понять, как один и тот же хромосомный набор, принципиально сходный во всех клетках организма, участвует в дифференцировке разл. клеточных систем.

ПУХ (pluma, plumula), 1) у птиц — разновидность перьев с сильно укороченным стержнем и длинными, мягкими, не сцепленными между собой бородками. П. служит для улучшения термоизоляции. У взрослых птиц обычно скрыт под контурными перьями, но у нек-рых на голове и шее выступает наружу (грифы). П. либо равномерно распределён по всему телу (гусеобразные, веслоногие, аисты, чистики, попугаи и др.), либо приурочен только к птерилиям (тинаму) или аптериям (цапли, козодои, совы, стрижи, большинство воробьиных). У куликов и кукушек П. развит слабо, у взрослых особей нек-рых видов (бескилевые, голуби) отсутствует. У цапель, попугаев и нек-рых др. птиц есть участки кожи с т. н. порошковым пухом — *пудретки*. 2) У млекопитающих П. (пуховые волосы, подпушь) — наиб. тонкие волосы ниж. яруса мехового покрова на значит. поверхности тела, предохраняющие его от переохлаждения. Напр., у выхухоли 99,3% всех волос составляет П.

ПУХОЕ́ДЫ (Mallophaga), отряд насекомых. Дл. 1—11 мм. Тело густо покрыто щетинками. Бескрылые. Ротовой аппарат грызущий. Усики в покое вкладываются в усиковые ямки. Нек-рые безгла-



Пухоеды: *1* — голубиный (*Columbicola columbae*); *2* — собачий власоед (*Trichodectes canis*).

зые. Ноги бегательные. Ок. 2500 видов, в СССР — ок. 400 видов. Паразитируют на птицах (большинство видов) и млекопитающих (власоеды) в перьях и волосяном покрове, нек-рые — на коже, в стержнях перьев, во рту. Питаются эпидермисом, частицами пера, кровью, кожными выделениями. Превращение неполное. Яйца откладывают на перья или волосы, прикрепляя их клейкими выделениями. Развитие 3—4 нед. Личинки отличаются от взрослых лишь размерами, расположением и формой щетинок, отсутствием копулятивного аппарата. П. специализированы в отношении видов-хозяев; при массовом заражении домашних животных снижают их жизнеспособность.

● Благовещенский Д. И., Пухоеды (Mallophaga), М.—Л., 1959 (Фауна СССР. Насекомые. Пухоеды, т. 1, в. 1. Нов. сер. № 72).

ПУШИ́ЦА (*Eriophorum*), род растений сем. осоковых. Многолетние травы с ползучим или укороченным корневищем. Цветки обоеполые, протогиничные, в колосках, одиночных или собранных в зонтиковидное соцветие. Околоцветник из многочисл. белых, редко рыжеватых

Пушица многоколосковая (*E. polystachion*): *а* — цветущая; *б* — в период плодоношения, с пуховками; *в* — соцветие; *г* — плод с удлинившимися волосками.

волосков, после цветения сильно удлиняющихся и образующих при плодах т. н. пуховку. Цветут ранней весной; зимуют в зелёном состоянии. Ок. 20 видов, в холодном, умеренном и отчасти в субтропич. поясах Сев. полушария, 1 вид — в Юж. Африке; в СССР — 14 видов, преим. в тундре, лесной зоне и альп. поясе гор. П. влагалищная (*E. vaginatum*) — характерное растение верховых болот, часто образует обширные кочкарники. П. встречаются обычно в массовом количестве, образуя благодаря пуховкам характерный пушицевый аспект. Мн. виды — ценный ранневесенний корм для оленя и лося.

ПЧЕЛИ́НАЯ ВОШЬ (*Braula coeca*), муха сем. браулид (Braulidae) подотр. круглошовных короткоусых. Дл. 1,4—1,5 мм. Крыльев нет. Широко распространена в качестве комменсала медоносной пчелы. Живёт на теле пчёл (матки, рабочих, реже трутней), преим. между грудью и брюшком, удерживаясь зазубренными коготками, питается пищей, к-рой рабочие пчёлы кормят матку и потомство. На одной пчеле может быть до 75 мух. Яйца откладывают на крышечки ячеек сотов, к-рые личинка минирует, питаясь воском и содержащейся в нём пыльцой. П. в. наз. и нек-рые др. близкие виды сем. Braulidae, обитающие на пчёлах.

ПЧЕЛИ́НЫЕ ВО́ЛКИ (*Philanthus*), род роющих ос. 135 видов, распространены широко, кроме Юж. Америки и Австралии; в СССР — 16 видов. Гнёзда в земле, личинок выкармливают пчёлами. П. в. обыкновенный (*P. triangulum*) — наиб. крупный вид в СССР (дл. до 17 мм), кормит своих личинок медоносными (домашними) пчёлами и может наносить значит. вред пчеловодству, поселяясь большими колониями вблизи пасек. См. рис. 12 в табл. 25.

ПЧЕЛИ́НЫЙ ЯД, смесь секретов ядовитых желёз жалящего аппарата пчелы. Химич. состав точно не установлен. Содержит белки (в т. ч. ферменты гиалуроиидазу, лецитиназу А), муравьиную, соляную и ортофосфорную к-ты, минер. вещества и нек-рые др. соединения. Препараты П. я. применяют в медицине.

ПЧЕЛОЖУКИ́ (*Trichodes*), род жуков сем. пестряков. Дл. 8—25 мм. Св. 80 видов, в Сев. полушарии; в СССР — 28 видов. Хищники; жуки встречаются на цветках зонтичных и крестоцветных, личинки развиваются в кубышках саранчовых или в гнёздах пчёл и ос, уничтожая их личинок и куколок. В Европ. части СССР обычен пчелиный пестряк (*T. apiarius*), дл. 9—16 мм.

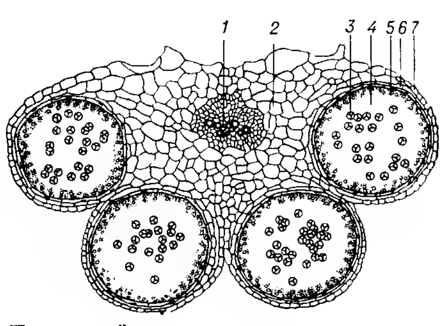
ПЧЁЛЫ, пчелиные (Apoidea), надсемейство жалящих перепончатокрылых. Близки к роющим осам. Лапки и волоски вместе образуют аппарат для сбора пыльцы, а длинный хоботок служит для сбора нектара. Семейства: Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae, Anthophoridae, Apidae. Ок. 30 тыс. видов, распространены широко; в СССР — св. 3,5 тыс. видов. Подавляющее большинство видов П. — одиночные, нек-рые из них, напр. андрены (*Andrena*), селятся колониями, остальные — общественные (по числу особей в целом они сравнимы с одиночными, а иногда значительно превосходят их). Все П. строят гнёзда, в к-рых выкармливают личинок смесью нектара и пыльцы. Среди П. встречаются гнездовые паразиты, напр. шмели-кукушки. Все П.— опылители цветковых растений, в т. ч. культурных. 20 видов П. в Красной книге СССР. См. *Общественные пчёлы*, *Одиночные пчёлы*.

ПШЕНИ́ЦА (*Triticum*), род растений сем. злаков. Однолетние травы с прямостоячими стеблями (выс. 40—200 см) и линейными листьями. Колоски с 2—6 обоеполыми цветками, собраны по одному в двурядные колосья. Цветки обоеполые, самоопыляющиеся, реже опыление перекрёстное (ветром). Зерновки (часто наз. зерном) свободные (не срастаются с цветковыми чешуями); у т. н. плёнчатых П. они трудно отделяются от чешуй при молотьбе, у т. н. голозёрных П. легко выпадают из них. Ок. 30 видов, из к-рых 12 эндемичны для Передней Азии. К последним относятся все дикорастущие виды: однозернянки — П. беотийская (*T. boeoticum*), П. Урарту (*T. urartu*), и двузернянки, или полбы,— П. араратская (*T. araraticum*), П. ближневосточная (*T. dicoccoides*) — по-видимому, предковые для остальных видов П. В СССР — 19 видов, многие из них встречаются только в Закавказье, к-рое является одним из центров происхождения П. В результате окультуривания и гибридизации между П. и родственным ей родом эгилопс ещё в древности возникли более урожайные тетраплоидные и гексаплоидные П., к-рые делятся на группу двузернянок, или полб, и группу твёрдых П. Дикорастущие диплоидные П. и полбы имеют плёнчатые зерновки. Более эволюционно продвинутые твёрдые П. относятся к голозёрным и включают только культивируемые виды. Среди них наиб. широко распространена П. твёрдая (*T. durum*), из зерновок к-рой получают богатую белками высококачеств. муку. Своего рода вершиной эволюции П. является наиб. урожайная и почти повсеместно культивируемая гексаплоидная П. мягкая (*T. aestivum*). Оба вида представлены в культуре многочисл. сортами (св. 4000), озимыми и яровыми. Некоторые плёнчатые П. в древности получили широкое распространение, особенно в Средиземноморье и Центральной Европе, др. виды остались эндемичными для Передней Азии. Обычно считают, что плёнчатые П. начали уступать место голозёрным в 3-м тыс. до н. э., хотя первые археологические находки зерновок голозёрной П. летней в качестве примеси к плёнчатым двузернянкам обнаружены в юго-вост. Анатолии (М. Азия), в слоях, датируемых 5—6-м тыс. до н. э. Виды П.— араратская, Урарту, беотийская, Тимофеева (*T. timopheevii*) — в Красной книге СССР. См. рис. 7 в табл. 21. См. также *Эгилопс*.

● Вавилов Н. И., Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых, бобовых, льна и их использование в селекции. Пшеница, М.— Л., 1964; Культурная флора СССР, т. 1 — Пшеница, Л., 1979.

ПЫЖЬЯ́Н, ледовитоморский сиг (*Coregonus lavaretus pidschian*), полупроходная и озёрно-речная рыба рода сигов, подвид обыкновенного сига. Дл. до 40 см, масса до 1,6 кг. Распространён в реках и озёрах Европ. Севера и Сибири. Половая зрелость на 5—9-м году. Нерест в реках поздней осенью, на галечном грунте. Плодовитость 8—50 тыс. икринок. В реке живёт до 5 лет. Питается беспозвоночными. Растёт быстро, особенно речной П. из Оби и байкальский озёрный (баргузинский). Ценный объект промысла.

ПЫ́ЛЬНИК (anthéra), осн. часть тычинки, состоящая из двух симметричных половин, соединённых связником — продолжением тычиночной нити. У большинства цветковых растений каждая из половин П. несёт 2 пыльцевых гнезда — микроспорангия (П. тетраспорангиатный, или четырёхгнёздный). Стенка микроспорангия состоит из неск. слоёв клеток. Наруж. слой — эндотеций — лежит непосредственно под эпидермой и достигает наиб. развития к моменту высевания микроспор. Внутр. слой — тапетум — выстилает полость гнёзд и питает материнские клетки микроспор (микроспороциты). Между ними располагаются 1—2 средних слоя клеток, обычно исчезающих во время мейоза. При созревании пыльцы перегородка между микроспорангиями каждой половины исчезает и он становится двугнёздным, или биспорангиатным. У нек-рых семейств (напр., рестиевых) П. первоначально двугнёздный, при созревании становится одногнёздным. Зрелые П. вскрываются продольными щелями, после чего пыльцевые зёрна могут быть перенесены на рыльце пестика.



Поперечный разрез пыльника капусты огородной (*Brassica oleracea*): *1* — проводящий пучок; *2* — связник; *3* — тетрады микроспор; *4* — гнездо пыльника; *5* — тапетум; *6* — эндотеций; *7* — эпидерма.

ПЫЛЬЦА́ (pollen), совокупность пыльцевых зёрен — пылинок, образующихся в гнёздах пыльника (микроспорангиях) и служащих для полового воспроизведения. Обычно П. состоит из отд. пылинок. В ряде случаев оболочка материнской клетки микроспор не исчезает и пылинки остаются соединёнными в тетрады и более крупные группы по 8, 12, 16 и 32, образуя т. н. сложную П. (у кутровых, непентовых, вересковых, орхидных и др.). Способы соединения такой П. различны у разных сем. и являются систематич. признаком. Иногда вся П. пыльника бывает соединена в т. н. поллиний. П. ветроопыляемых растений, как правило, очень сухая, с гладкой поверхностью экзины, мелкая (у лиственных) или крупная, но со спец. приспособлениями для переноса ветром — воздушными мешками (у хвойных). У энтомофильных растений П. клейкая, маслянистая, крупная, со скульптурированной поверхностью экзины, привлекающая насекомых ярким цветом и запахом. Запасается пчёлами в виде перги, а также др. насекомыми для кормления личинок.

ПЫЛЬЦЕВА́Я ТРУ́БКА (tubus pollinicus), трубчатый вырост пыльцевого зерна семенных растений. Образуется при прорастании пыльцы путём выпячивания интины с протопластом вегетативной клетки через апертуру. У голосеменных П. т. образуется в пыльцевой камере семязачатка. У покрытосеменных пыльцевые зёрна прорастают, попав на рыльце пестика. В семяпочку П. т. проникает чаще через микропиле (порогамия), реже через халазу (халазогамия) или сбоку, через интегумент (мезогамия). Вещества рыльца и пестика способствуют прорастанию

пыльцы, у нек-рых растений они вызывают хемотропизм П. т., направляя её рост. В зародышевом мешке П. т. вскрывается, освобождая спермии, после чего происходит двойное оплодотворение.

ПЫЛЬЦЕВО́Е ЗЕРНО́, пылинка (granum pollinis), муж. гаметофит семенного растения. Начинает развитие из микроспоры в микроспорангии и завершает его после опыления, т. е. перенесения в пыльцевую камеру семязачатка (у голосеменных) или на рыльце пестика (у покрытосеменных). П. з. покрыто спородермой, наруж. слой к-рого — экзина — имеет разнообразное строение и обладает высокой прочностью и стойкостью к внеш. воздействиям; внутр. слой — интина — состоит из клетчатки и пектиновых веществ. Ко времени опыления П. з. состоит из одной (у покрытосеменных) или неск. (у голосеменных) вегетативных клеток и генеративной клетки. Вегетативная клетка даёт начало пыльцевой трубке, а генеративная делится с образованием двух спермиев, к-рые по пыльцевым трубкам доставляются к архегониям жен. заростков (у голосеменных) или к зародышевым мешкам (у покрытосеменных). Форма П. з. часто радиально-симметричная (округлая, эллипсоидальная) или билатерально-симметричная (у сосны, ели), у водных растений сильно вытянутая. Размеры П. з. варьируют от 2 (незабудка) до 250 (тыква) мкм. Признаки морфологич. строения П. з. видоспецифичны и широко используются в таксономии, филогении и спорово-пыльцевом анализе.

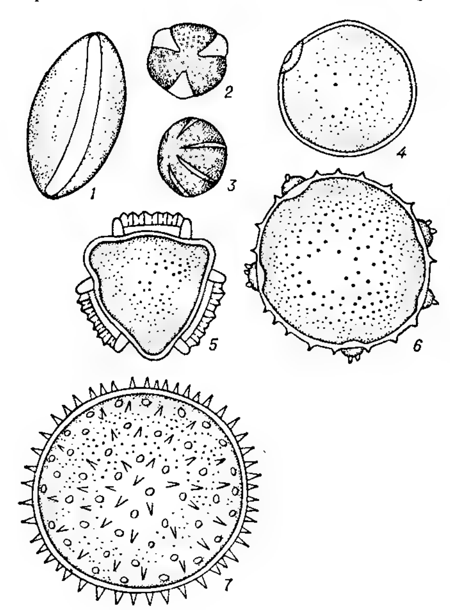


Рис. 1. Формы пыльцевых зёрен: *1* — однобороздное у магнолии; *2* — трёхбороздное у пиона; *3* — многобороздное у гименократера (*Hymenocrater*); *4* — однопоровое у многолетней пшеницы; *5* — трёхпоровое у кок-сагыза; *6* — многопоровое у тыквы; *7* — гигантское многопоровое у хатьмы (*Lavatera*).

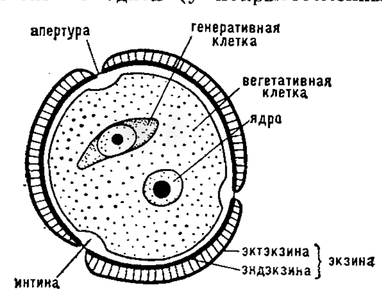


Рис. 2. Строение пыльцевого зерна (схема).

ПЫЛЬЦЕЕ́ДЫ (Alleculidae), семейство жуков подотр. разноядных. Близки к чернотелкам, с к-рыми их часто объединяют в одно семейство. Дл. 4—25 мм, тело овальное, ноги длинные, с характерными гребенчатыми коготками. Ок. 1300 видов, распространены широко; в СССР — до 100 видов. Жуки встречаются на листьях и особенно на цветках, к-рыми питаются. Личинки — *ложнопроволочники*. Для степной зоны Европ. части СССР характерны дагестанский П. (*Podonta daghestanica*,), желтоплечий П. (*Mycetochara humeralis*). См. рис. 57 в табл. 28.

● Оглоблин Д. А., Знойко Д. В., Пыльцееды (сем. Alleculidae), М.— Л., 1950 (Фауна СССР. Жесткокрылые, т. 18, в. 8).

ПЫРЕ́Й (*Elytrigia*), род растений сем. злаков. Многолетние, длиннокорневищные или образующие дерновины травы. Цветки в многоцветковых колосках, расположенных двумя рядами на оси колоса. Колосковых чешуй 2; ниж. цветковые чешуи без остей или с верхушечной остью. Ок. 30 видов, во внетропич. областях обоих полушарий. В СССР — 20 видов (иногда в род П. включают род житняк как подрод), б. ч. в степях, на лугах, каменистых склонах и скалах. П. ползучий (*E. repens*) с длинными корневищами — трудноискоренимый сорняк полей и плантаций разл. культур; ценное сенокосное и пастбищное растение (как и нек-рые др. виды). П. ситниковый (*E. juncea*) и близкие виды пригодны для закрепления песков, особенно приморских дюн. П. удлинённый (*E. elongata*), П. средний (*E. intermedia*) и др. виды используются в селекции для получения морозо- и холодоустойчивых пшенично-пырейных гибридов, дающих зерно хорошего качества. Эндемик СССР П. ковылелистный (*E. stipifolia*), растущий в степях Европ. части и Предкавказья, в Красной книге СССР.

ПЬЯ́ВИЦА [*Oulema* (*Lema*) *melanopus*], жук сем. листоедов. Дл. 4—5 мм, окраска синяя с металлич. отливом, переднеспинка и ноги красные, усики и лапки чёрные. Распространена в Евразии, Сев. Африке, в СССР — в Европ. части, Ср. Азии, Сибири (кроме сев. части). Личинки серые, мясистые, живут открыто на листьях, покрывая своё тело слизью и экскрементами. Окукливание в плотном коконе в почве. Жуки и личинки повреждают листья культурных злаков, особенно овса, значительно снижая урожай.

ПЯ́ДЕ́НИЦЫ (Geometridae), семейство бабочек. Крылья в размахе 13—50 мм, иногда до 80 мм, широкие, обычно буровато-серые или желтоватые, с поперечными полосами или штрихами, иногда очень яркие и пёстрые; в покое распластаны (у нек-рых складываются крышеобразно или подняты вверх). Хоботок иногда редуцирован. Резко выражен половой диморфизм: у ряда видов, появляющихся в холодные сезоны, самки часто бескрылые или короткокрылые. Среди бабочек и особенно гусениц развиты криптич. окраска и форма. До 15 000 видов (второе по числу видов сем. чешуекрылых после совок), особенно многочисленны в тропич. и широколиств. лесах; в СССР — ок. 1300 видов. П. активны в сумерках, ночью, нередко и днём. Гусеницы по форме и окраске похожи на веточки или стебли; при движении петлеобразно выгибают тело, подтягивая брюшные ноги к грудным,— как бы пядями (пяде́нями) измеряют путь (отсюда назв.). Большинство питается листьями древесных или травянистых растений, нек-рые — генеративными органами, отмирающими частями растений, лишайниками; есть хищники. Окукливание в почве, лесной подстилке, иногда в рыхлых коконах или открыто на растении (прикрепляется пояском). Зимуют куколки, реже гусеницы и яйца, ещё реже бабочки. Широко известны берёзовая П., весенница берёзовая (*Archiearias parthenias*), настоящая большая П. (*Geometra papilionaria*), а также крыжовниковая П. (*Abraxas grossulariata*) и многие др., вредящие в садах, лесах и парках. 2 вида в Красной книге СССР. См. рис. 6 при ст. *Гусеница* и рис. 4 в табл. 27.

ПЯСТЬ (metacarpus), средний отдел кисти позвоночных. Обычно состоит из 5 удлинённых трубчатых косточек — метакарпалий, сочленённых проксимально с костями запястья, а дистально с фалангами пальцев. У приспособленных к быстрому бегу копытных происходит сокращение числа метакарпалий при одновременном их удлинении. У парнокопытных сохраняется от четырёх до двух сросшихся вместе метакарпалий, у непарнокопытных — от четырёх до одной, соответствующей 3-му пальцу. См. рис. при ст. *Кисть*.

ПЯТНИ́СТАЯ ГИЕ́НА (*Crocuta crocuta*), млекопитающее сем. гиеновых. Единств. вид рода. Дл. тела 127—165 см, хвоста 25—33 см. Телосложение массивное. Шерсть грубая. Окраска жёлто-серая с тёмными пятнами. Обитает в Африке к

Ю. от Сахары, преим. на песчаных равнинах, в саваннах и в зарослях кустарников. Убежища в нишах, пещерах. Детёнышей в помёте 1—3 (обычно 2). Добывает пищу охотой либо питается падалью.

ПЯТНИ́СТЫЙ ОЛЕ́НЬ (*Cervus nippon*), млекопитающее рода оленей. У самцов рога с 3—4 отростками, гл. стволы лировидно изогнуты. Окраска летом рыжая, с многочисл. светлыми пятнами, зимой буровато-серая. Дл. 90—120 см, масса до 150 кг, самки мельче самцов. 6 подвидов, в Вост. Китае, на Корейском п-ове, в Японии, на о. Тайвань, во Вьетнаме. В СССР — небольшая (1200—1300 особей в кон. 70-х гг.) аборигенная популяция

(подвид — *C. n. hortulorum*), в Юж. Приморье. Живут П. о. небольшими группами в дубово-широколиств. и кедрово-широколиств. лесах, иногда собираются в табуны. Пасутся в сумерки и ночью. Самки участвуют в размножении с 2 лет, самцы — с 3—4. Беременность 7,5 мес, рождается обычно 1 телёнок. Широко акклиматизирован в Европ. части СССР (в Аскания-Нова завезён в 1909), ради пантов разводится в оленеводч. совхозах в Приморье, на Алтае, Сев. Кавказе, в Казахстане. Общая численность в СССР к нач. 1980-х гг. оценивалась в 80 тыс. особей. 5 подвидов на грани исчезновения, в Красной книге МСОП; уссурийский П. о.— в Красной книге СССР. См. рис. 12—13 при ст. *Оленевые*.

РАБДИТИ́ДЫ (Rhabditida), отряд нематод подкл. сецернентов. Дл. червей 0,3—3 мм. Кутикула кольчатая. Ротовая полость цилиндрич., гладкостенная, в глубине её между глоточными буграми расположены мелкие зубчики (онхи). Мускулистый пищевод из 3 отделов, в заднем отделе есть «дробильный» аппарат, размельчающий комок пищи. Самцы имеют хвостовые бурсальные крылья (для надёжной фиксации на самке, находящейся в постоянном движении и поисках пищи даже во время спаривания). 15 сем.; свободноживущие почвенные и сапробиотические (обитающие в очагах разложения органич. вещества) нематоды, есть паразиты растений и животных. Самка за время жизни (неск. дней) откладывает 250—300 яиц, из к-рых в течение 1—2 дней развиваются личинки, а из них — новые самки и самцы. Неразвившиеся личинки остаются в почве в ожидании благоприятных условий. Почвообразователи.

РАБДОВИ́РУСЫ (Rhabdoviridae), сем. РНК-содержащих вирусов. Вирусные частицы пулевидной формы, дл. 175 нм, диам. 70 нм; нуклеокапсид двухнитевой, спиральный, в липопротеидной оболочке. Содержат единичную одноцепочечную линейную молекулу РНК (мол. м. 4 000 000). Размножаются в цитоплазме клеток растений, насекомых, птиц, рыб, млекопитающих. Нек-рые Р. переносятся членистоногими. 2 рода — везикуловирусы (поражают позвоночных и беспозвоночных) и лиссавирусы (группа вируса бешенства). К Р. относят также вирусы жёлтой карликовости картофеля и жёлтого некроза салата.

РА́БДОМ (от греч. rhábdos — палочка, полоска), з р и т е л ь н а я п а л о ч к а, совокупность рабдомеров зрит. клеток беспозвоночных. Каждый рабдомер — светочувствит. структура клетки, образованная множеством параллельно лежащих ультратонких (≈500 нм) трубочек-микровилл, в стенках к-рых заключён фотопигмент. Р. обладает свойством волновода, обеспечивающим более полное поглощение фотонов. В замкнутом (слитом) Р. рабдомеры соприкасаются у центр. оси омматидия, в открытом Р. они разобщены. В оптикосуперпозиционных *фасеточных глазах* Р. развит только в базальной части омматидиев, а в аппозиционных глазах он простирается по всей длине ретинулы.

РАВНОВЕ́СИЯ О́РГАНЫ, воспринимают изменения положения тела в пространстве, а также действия на организм ускорений и изменений гравитац. сил. У беспозвоночных Р. о. представлены *статоцистами*, у позвоночных — *вестибулярным аппаратом*. У позвоночных Р. о. связаны с мозжечком и ретикулярной формацией, что обусловливает координацию их деятельности с др. сенсорными системами. Взаимодействие между вестибулярными центрами и нервными механизмами, осуществляющими глубокое мышечное чувство, обеспечивает тонкую регуляцию тонуса мышц. Совокупность сигналов от статорецепторов лабиринтов, глаз, проприо- и механорецепторов вызывает статокинетич. рефлексы, к-рые регулируют у животных и человека нормальную ориентацию по отношению к направлению силы тяжести. См. также *Полукружные каналы*.

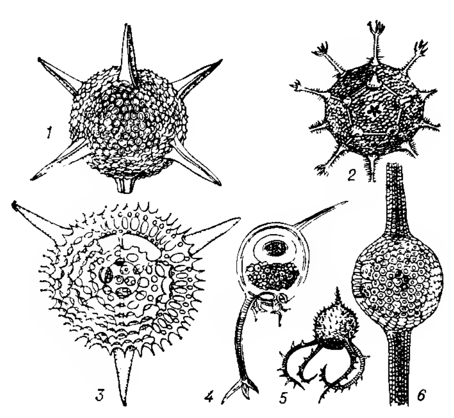
РАВНОКРЫ́ЛЫЕ (Homoptera), отряд насекомых. Известны с раннего карбона. Мелкие (подотр. алейродидовые, кокцидовые, листоблошковые, тлёвые, часть цикадовых) и крупные (сем. певчие цикады) формы. Голова малоподвижная, ротовой аппарат сосущий, с членистым хоботком. Крыльев 2 пары с одинаковым жилкованием, часто развиты только передние, иногда отсутствуют обе пары. Св. 25 000 видов, на всех материках; в СССР — ок. 4000 видов. Превращение неполное. Цикл развития у нек-рых усложнён чередованием половых и партеногенетич. поколений. Питаются соками растений, нередко вызывают галлообразование; мн. виды образуют колонии. Ряд Р. повреждает с.-х. и лесные культуры; нек-рые выделяют сладкие экскременты на листья растений, на которых развиваются паразитические грибы; есть переносчики возбудителей заболеваний растений.

РАВНОНО́ГИЕ (Isopoda), отряд высших раков. Известны с триаса, остатки хорошо сохранились в олигоценовых отложениях. Дл. обычно от 1 до 5 см, глубоководного *Bathynomus giganteus* — до 37 см. Тело у большинства уплощено в спинно-брюшном направлении. С головой срастаются 1, реже 2 грудных сегмента. Карапакса нет. Глаза сидячие, у подземных и глубоководных Р. отсутствуют. Грудные конечности одноветвистые, ходильные, часто на 1—3 парах ложные клешни. Брюшко короче груди, число его сегментов обычно сокращено, часть из них или все срастаются с тельсоном, образуя плеотельсон. Брюшные ноги двуветвистые, листовидные, расположены под плеотельсоном, передние преобразованы в жабры. Ок. 4500 видов; морские (от зоны заплеска до предельных океанич. глубин), пресноводные (в поверхностных и подземных водах) и наземные формы. Плотоядные, растительноядные, всеядные и грунтоеды; некоторые морские виды используют в пищу древесину (сверлящие Р. рода *Limnoria*); есть паразиты рыб, др. ракообразных. Яйца развиваются в выводковой камере на груди самки. Широко известны мокрицы, водяной ослик, морской таракан и др.

РАДИОБИОЛО́ГИЯ (от лат. radius — луч и *биология*), наука о действии всех видов ионизирующих излучений на живые организмы и их сообщества. Исследование биол. действия ионизирующих излучений началось почти тотчас за открытием этих излучений В. К. Рентгеном (1895), А. Беккерелем (1896) и радия М. Склодовской-Кюри и П. Кюри (1898). Однако как самостоят. наука Р. сформировалась в 1-й пол. 20 в. благодаря быстрому развитию ядерной физики и техники. Осн. проблемы Р.: исследование радиац. поражения организмов при их тотальном облучении, познание причин разл. радиочувствительности организмов, изыскание разл. средств защиты организма от излучений и путей его пострадиац. восстановления от повреждений, прогнозирование опасности для человечества повышающегося уровня радиации окружающей среды, изыскание новых путей использования ионизирующих излучений в медицине, с. х-ве, пищ. и микробиол. пром-сти. Многогранность задач, стоящих перед совр. Р., привела к развитию радиац. микробиологии, радиац. генетики, космич. Р., радиоэкологии и др. направлений. Мн. открытия Р. (напр., открытие радиац. мутагенеза, а также ферментов, репарирующих радиац. повреждения ДНК) способствовали существенному развитию знаний об общих закономерностях жизни. См. также *Биологическое действие излучений*, *Загрязнение биосферы*.

● Основы радиационной биологии, М., 1964; К у з и н А. М., К а у ш а н с к и й Д. А., Прикладная радиобиология, М., 1981; К р и в о л у ц к и й Д. А., Радиоэкология сообществ наземных животных, М., 1983; Я р м о н е н к о С. П., Радиобиология человека и животных, М., 1984; C o g g l e J. E., Biological effects of radiation, 2 ed., L., 1983.

РАДИОЛЯ́РИИ, л у ч е в и к и (Radiolaria), подкласс саркодовых. Размеры от 40 мкм до 1 мм, иногда более (обычный размер осн. части клетки 0,2 —0,8 мм). Св. 7000 совр. и ископаемых видов. Мор. планктонные организмы. Имеют внутриклеточную центр. капсулу, ограничивающую эндоплазму, и минеральный (из аморфного кремнезёма) скелет (формы скелета чрезвычайно разнообразны). Снаружи тела выдаются нитевидные псевдоподии: филоподии и аксоподии; последние отличаются от ложноножек др. саркодовых наличием стереоплазматич. решётки, состоящей из белковых микротрубочек. Аксоподии есть также у акантарий и солнечников, в связи с чем эти группы и Р. теперь объединяют в надкл. актинопод (Actinopoda). В вегетативной клетке Р. обычно одно полиплоидное ядро. Размножаются делением. Многократно делящееся ядро образует ядра двужгутиковых зооспор — бродяжек. Проследить весь жизненный цикл Р. пока не удалось. Скелеты Р., опускаясь на дно, сохраняются, образуя радиоляриевый ил, входят в состав осадочных пород. Т. н. ин-



Радиолярии: 1 — *Hexastulus marginatus*; 2 — *Circorrhegma dodecahedra*; 3 — *Trigonocicla triangularis*; 4 — *Euphysetta staurocodon*; 5 — *Medusetta craspedota*; 6 — *Pipetta tuba*.

фузорная земля, или трепел, целиком состоит из скелетов Р.

РАДИОПРОТЕ́КТОРЫ (от лат. radius — луч и protector — защитник), радиозащитные средства, химич. соединения, применяемые для защиты биол. объектов от ионизирующих излучений. Вводятся в среду или в организм до или во время облучения. К эффективным Р. относятся вещества, содержащие сульфгидрильные группы (—SH), напр. цистеин, а также меркаптоамины, индолилалкиламины и др. Р. оказывают действие, понижая внутриклеточное или внутритканевое напряжение кислорода или увеличивая содержание эндогенных тиолов, что сопровождается уменьшением окислит.-восстановит. потенциала. Величину действия Р. выражают в виде фактора уменьшения дозы (ФУД), равного отношению доз излучений, вызывающих одинаковый эффект в присутствии Р. и в их отсутствии. ФУД при облучении в условиях гипоксии значительно меньше, чем при облучении в присутствии кислорода, а при действии излучений с высокой линейной потерей энергии (ЛПЭ) (α-частицы, нейтроны, тяжёлые ионы) меньше, чем при действии излучений с низкой ЛПЭ (рентгеновские и γ-лучи). Защитное действие Р. видоспецифично. Так, нек-рые Р. могут защищать микроорганизмы и клетки в культуре и не защищать млекопитающих. См. также *Радиочувствительность*.

РАДИОЧУВСТВИ́ТЕЛЬНОСТЬ, чувствительность биол. объектов к действию ионизирующих излучений. Мерой Р. является доза облучения, вызывающая гибель 50% клеток или организмов ($ЛД_{50}$). У разных биол. объектов Р. может различаться в сотни и тысячи раз: $ЛД_{50}$ для клеток млекопитающих 200—350 рад, для бактерий и дрожжей 10—45 тыс. рад, инфузорий и амёб 300—500 тыс. рад, для взрослых насекомых 30—50 тыс. рад, а для млекопитающих от 350—700 до 1000—1200 рад. В экспериментах с млекопитающими $ЛД_{50}$ определяют обычно для разных сроков после облучения — 3, 5, 15, 30 и т. д. суток. Получаемые значения $ЛД_{50/5}$, $ЛД_{50/30}$ и т. п. отражают Р. тех систем организма, преим. поражение к-рых ответственно за его гибель в течение того или иного отрезка времени. В общем случае Р. клеток растёт с увеличением содержания ДНК, числа и размеров хромосом. На Р. влияют также химич. состав клеток (напр., содержание эндогенных тиолов), физиол. состояние (фаза клеточного цикла, фаза дифференцировки), условия во время облучения (могут оказывать радиозащитное и радиосенсибилизирующее действие) и условия в пострадиационный период (могут способствовать или препятствовать осуществлению репарации и проявлению первичных повреждений). Р. многоклеточных организмов обусловливается гл. обр. Р. их клеток (в случае млекопитающих — Р. стволовых клеток, кроветворных органов и желудочно-кишечного тракта) и факторами, влияющими на успешность регенерации повреждённых облучением органов и тканей за счёт размножения выживших клеток. Разработаны способы радиосенсибилизации, т. е. искусств. увеличения Р. биол. объектов. Изучение Р. важно для разл. областей науки и практики (лечение лучевых повреждений, радиотерапия раковых опухолей, радиап. мутагенез и др.).

РА́ДУЖНАЯ ОБОЛО́ЧКА, радужка (iris), тонкая подвижная диафрагма глаза у позвоночных с отверстием (зрачком) в центре; расположена за роговицей, между передней и задней камерами глаза, перед хрусталиком. Практически светонепроницаема. Содержит пигментные клетки (у млекопитающих меланоциты), круговые мышцы, сужающие зрачок, и радиальные, расширяющие его. Недостаток пигмента в Р. о. (в этом случае глаза имеют красноватый оттенок) сочетается с недостаточной пигментацией кожи, волос (альбинизм). Р. о. большинства рыб не содержит мышц, и зрачок не меняет диаметра. Р. о. головоногих моллюсков — радужина. См. рис. при ст. *Глаз*.

РА́ДУЖНИЦЫ (Donaciinae), подсемейство жуков сем. листоедов. Дл. до 15 мм. Окраска обычно яркая, с металлич. отливом, задние ноги большие, часто с шипами. Ок. 150 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, единичные виды — в тропиках; в СССР — св. 60 видов. Живут на водных растениях, особенно на осоках и кувшинках, питаясь их листьями. Жуки могут погружаться в воду и даже жить в воде. Воздух для дыхания получают из тканей растений, прокалывая их шипами, способны и к кожному дыханию растворённым в воде кислородом. Личинки живут в воде на корнях и стеблях растений. Окукливание в воде в плотном коконе, наполненном воздухом. В Европ. части СССР и в Сибири обычна Р. толстоногая (*Donacia crassipes*), дл. 9—13 мм, обитающая на кувшинках. См. рис. 8 в табл. 29.

РА́ДУЛА (от лат. radula — скребок, скребница), тёрка, гибкая хитиноидная пластинка, несущая зубы и лежащая на поверхности мускулистого языка (одонтофора) на брюшной стенке глотки у моллюсков (кроме двустворчатых). Служит для соскрёбывания частиц пищи с поверхности пищ. куска. Многочисленные (иногда до 500) поперечные ряды зубов расположены на основной пластине. Их форма, распределение и число в одном ряду — важный систематич. признак. У брюхоногих Р. иногда дополняется парной или непарной роговой челюстью на спинной стороне глотки; у головоногих имеются наруж. челюсти в виде рогового клюва. Нек-рые виды брюхоногих и головоногих утратили Р. частично или полностью.

РАЗДРАЖИ́МОСТЬ, способность живых клеток, тканей или целого организма реагировать на внеш. или внутр. воздействия — раздражители; лежит в основе их приспособления к изменяющимся условиям среды. Р. проявляется на всех уровнях развития жизни и сопровождается комплексом неспецифич. изменений, выражающихся в сдвигах обмена веществ, электрич. потенциала, состояния протоплазмы, а у высокоорганизов. животных связана с выполнением специфич. функций (проведение нервного импульса, сокращение мышцы, выделение секрета железистой тканью и т. д.).

Р. у растений обусловлена структурными и функц. изменениями мембран и лежит в основе их регуляторной системы. Наиб. ярко она проявляется в реакциях на свет (фототропизм, фотопериодизм), на гравитац. поле (геотропизм), в двигат. реакциях (настии).

У животных, не имеющих нервной системы, реакции на раздражения охватывают всю протоплазму и выражаются гл. обр. в форме двигат. реакций (таксисов). У многоклеточных животных нервная и мышечная ткани обеспечивают быстрые и точные ответные реакции на раздражения; развиваются формы опосредованной реактивной связи с раздражителем (рефлекторно) через высшую нервную деятельность и сознание. Способность нервных и мышечных клеток отвечать на раздражение наз. *возбудимостью*. Иногда местные реакции тканей или клеток наз. реактивностью, а возникновение волнообразного распространяющегося процесса — возбудимостью; часто термин «Р.» используется как синоним возбудимости.

РАЗДРАЖИ́ТЕЛЬ, стимул, любое воздействие, способное вызвать биол. реакцию живой ткани, изменение её структуры и функции. Реакция ткани на Р. наз. раздражением. Внешние Р.— разнообразные изменения окружающего мира — световые и звуковые волны, химич. и механич. изменения, действующие на клетки, органы чувств. Внутренние Р.— изменение состава и физич. свойств жидких сред организма, а также степени наполнения полых органов. Р. различают также по виду энергии, силе, длительности и характеру воздействия, по физиол. значению (адекватные и неадекватные, условные и безусловные) и др. признакам. Клетки более чувствительны к адекватным Р., к восприятию к-рых они приспособлены (напр., свет — адекватный Р. для фоторецепторов, недостаток кислорода в артериальной крови — для хеморецепторов аортальных и каротидных гломусов). См. также *Порог раздражения*.

РАЗМНОЖЕ́НИЕ, присущее всем организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. Способы Р. крайне разнообразны. Обычно выделяют три осн. формы Р.: бесполое (у простейших — деление надвое, *шизогония*, у высших растений — с помощью спор), вегетативное (размножение многоклеточных организмов путём обособления частей тела и восстановление их до целого индивидуума, *почкование*) и половое (обоеполое, т. е. в результате оплодотворения, и однополое девственное — партеногенез). Две первые формы Р. по признаку отсутствия полового процесса нередко объединяют вместе под назв. бесполого, хотя природа и происхождение их различны: при бесполом Р. особь развивается из одной клетки, не дифференцированной в половом отношении, а при вегетативном Р. новой особи дают начало многоклеточные зачатки разл. происхождения. Половому Р. многоклеточных предшествует

образование гамет (путём мейоза), сливающихся в процессе оплодотворения в зиготу; при этом происходит объединение наследств. информации, заключённой в ДНК хромосом. У одноклеточных слияние гамет в цикле развития не связано с увеличением числа особей, поэтому по отношению к простейшим вместо термина «половое Р.» пользуются термином «половой процесс». В течение онтогенеза Р. может быть однократным (такие организмы наз. моноциклическими и обычно приносят многочисл. потомство) или многократным (полициклич. организмы, как правило, менее плодовитые). Для жизненного цикла мн. видов животных характерно закономерное чередование разных форм Р., к-рое может сочетаться с чередованием морфологически разл. поколений: половое и бесполое, обоеполое и партеногенез, обоеполое и вегетативное. Чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений имеет место и у растений. На сроки и интенсивность Р. большое влияние оказывают условия среды — темп-ра, длина светового дня, пища и т. д. У высших животных деятельность органов Р. находится под контролем нервной системы и эндокринных желёз. См. *Бесполое размножение, Вегетативное размножение, Плодовитость, Половое размножение, Партеногенез, Чередование поколений.*

РАЗНОВИ́ДНОСТЬ (varietas), внутривидовая таксономич. категория в ботан. номенклатуре, занимающая положение между подвидом (ниже подвида) и формой (выше формы). Ранг Р. присваивают группе особей или популяции, отличающихся от типичных особей вида слабо наследуемыми второстеп. признаками (степень опушённости, характер роста, окраска и т. п.) и не имеющих чётко огранич. ареала. Появление Р. связано с обитанием вида в разл. экологич. условиях. Так, у можжевельника туркестанского иногда выделяют высокогорную низкорослую Р.— *Juniperus turkestanica* var. *fruticosa*. Изредка в пределах Р. отличают ещё подразновидность (subvarietas). Лат. назв. (эпитеты) Р. (и подразновидности) образуются по тем же правилам, что и эпитеты видов. Р.— единств. подразделение вида, признававшееся К. Линнеем. Совр. систематики обычно избегают понятия Р. из-за его неопределённости. В зоол. номенклатуре Р. приблизительно соответствует *вариетет.* Кодексом номенклатуры бактерий Р. не признаётся.

РАЗНОЯ́ДНЫЕ ЖУКИ́ (Polyphaga), подотряд жесткокрылых. От плотоядных жуков Р. ж. отличаются небольшими тазиками задних ног, не прикрывающими первый сегмент брюшка, и нерасчленённой наруж. лопастью ниж. челюстей (щупиков 2 пары). Питание и местообитания разнообразны. К Р. ж. относится подавляющее большинство сем. жуков.

РА́ЙСКИЕ ВДО́ВУШКИ (*Vidua*), род ткачиковых, иногда выделяются в самостоят. сем. Viduidae. У самцов в брачный период (совпадающий с периодом дождей) развиваются 2 пары длинных рулевых перьев. 9 видов, в Африке к Ю. от Сахары. Обитают в саваннах, иногда селятся в садах. Полигамы. Самцы расчищают токовые площадки, где происходят токовые полёты и спаривание. Большинству видов свойствен гнездовой паразитизм: яйца подкладывают в гнёзда вьюрковых ткачиков (Estrildinae), причём обычно у каждого вида Р. в. свой вид птицы-воспитателя. Яйца Р. в. неск. крупнее, но их окраска и окраска птенцов, включая сложный рисунок на нёбе птенца, такие же, как и у птицы-воспитателя. Вылетевшие из гнезда птенцы Р. в. нек-рое время держатся с выводком приёмных родителей. См. рис. 22 в табл. 46.

РА́ЙСКИЕ МУХОЛО́ВКИ (*Terpsiphone*), род мухоловковых. У самцов на голове хохол, вокруг глаза голое кольцо, средняя пара перьев хвоста очень длинная. Ок. 10 видов, в тропич. Африке, Юж. и Вост. Азии и Австралии. В СССР— райская мухоловка (*T. paradisi*). Дл. самца (включая удлинённые хвостовые перья) до 32 см. Оперение у самца яркое, у самки рыжее, на голове серое. Обитает в горных листв. лесах и старых садах на Ю.-З. Тянь-Шаня и З. Памиро-Алая. Восточный подвид — *T. p. incei* встречается на Ю. Хабаровского кр. и в Приморье. В Приморье иногда залетает чернохвостая Р. м. (*T. atrocaudata*). 1 вид и 1 подвид в Красной книге МСОП. См. рис. 1 при ст. *Мухоловковые* и рис. 11 в табл. 46.

РА́ЙСКИЕ ПТИ́ЦЫ (Paradisaeidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 14—100 см (считая очень длинный ступенчатый хвост у нек-рых видов). Клюв сильный, иногда изогнутый. Оперение тёмное с блеском или яркое с преобладанием красного, синего или жёлтого. Характерен половой диморфизм — самцы окрашены ярче самок и имеют на голове, боках или хвосте «украшающие» перья, демонстрируемые при сложных, иногда акробатич. позах, принимаемых во время тока. 20 родов, 42 вида, гл. обр. на Нов. Гвинее и прилежащих о-вах, а также в Сев. и Вост. Австралии. Лесные птицы. Большинсто видов полигамы. Гнёзда на деревьях. В кладке 1—2 яйца. Насиживает и выкармливает птенцов самка. Всеядные. Служат объектом для изучения механизмов полового отбора. Браконьерская добыча Р. п. ради перьев, идущих на украшения, привела к резкому сокращению численности ряда видов. См. рис. 10 в табл. 46.

РА́КИ-ОТШЕ́ЛЬНИКИ (Paguridae), семейство мор. десятиногих подотр. Reptantia. Дл. до 17 см. Характерные черты Р.-о. — брюшко, лишённое твёрдых покровов, часто встречающаяся асимметрия клешней и брюшка и недоразвитие нек-рых конечностей. Ок. 450 видов, распространены широко; в СССР — 27 видов. Для защиты мягкого, асимметричного брюшка Р.-о. обычно поселяются в пустых раковинах брюхоногих моллюсков. Р.-о. с симметричным брюшком живут в почти прямых конусовидных раковинах лопатоногих моллюсков и в стеблях бамбука. Раковину Р.-о. носит с собой, при опасности весь прячется в неё (отсюда назв.), а устье закрывает более развитой клешнёй. Вырастая, Р.-о. меняет раковину на более крупную. Широко известен симбиоз Р.-о. с актиниями и др. коралловыми полипами, а также с нек-рыми полихетами. Последние очищают полость раковины и объедают паразитов с брюшка Р.-о., а также захватывают куски раздираемой им пищи. Р.-о. могут питаться и органич. веществом грунта.

РАКИ́ТА, ива ломкая, или хрупкая (*Salix fragilis*), дерево из рода ива. Выс. ствола до 20 м, ветви серо-зелёные, ломкие у основания. Листья продолговато-ланцетные, дл. 5—7 см. Растёт в Евразии, в т. ч. в СССР, по сырым местам и берегам рек. Цветёт одновременно с распусканием листьев (в отличие от нек-рых др. видов ив). Разводится у домов, для закрепления песков. Иногда Р. наз. брединой.

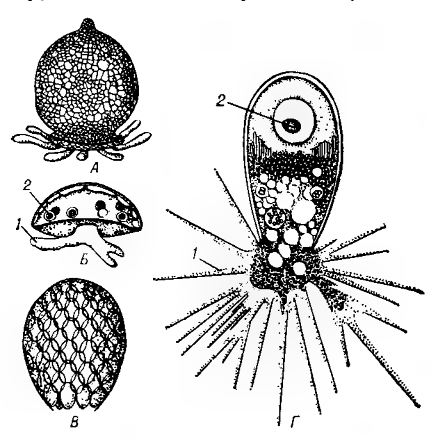
РАКИ́ТНИК (*Cytisus*), род листопадных, реже вечнозелёных растений сем. бобовых (подсем. мотыльковые). Невысокие кустарники, выс. до 3 м, иногда с небольшими колючками. Листья тройчатые, реже цельные. Цветки жёлтые, белые, реже пурпуровые, в пазушных кистях или верхушечных головках; тычинки сросшиеся; цветение обильное, длительное. Ок. 30 (по др. данным, до 60) видов, в Европе, Зап. Азии, на С. З. Африки. В СССР — ок. 20 видов (мн. виды часто относят к роду *Chamaecytisus*), в Европ. части, на Кавказе, на юге Зап. Сибири; растут в степях и лесах, на каменистых и известняковых склонах, приречных песках. Р. засухоустойчивы, хорошие медоносы; нек-рые разводят как декоративные, многие ядовиты. Наиб. распространён Р. русский (*C. ruthenicus*, или *Chamaecytisus ruthenicus*). Р. белый (*C. albus*, или *Chamaecytisus albus*) из Зап. Украины и Молдавии — в Красной книге СССР.

РА́КОВИНА (testa, concha), защитное скелетное образование, покрывающее тело мн. простейших, большинства моллюсков, плеченогих и нек-рых ракообразных. Р. обычно не полностью прикрывает тело, и через её отверстие (устье) животное может высовывать наружу мягкие части тела. У раковинных амёб Р. состоит из хитиноподобного или студнеобразного вещества и нередко инкрустирована кремневыми пластинками или песчинками, ранее заглоченными амёбой. Двустворчатая Р. панцирных жгутиконосцев слагается из пластинок клетчатки. Одно- или многокамерная Р. фораминифер (от 50 мкм до неск. см) — известковая или органическая, в последнем случае нередко инкрустирована песчинками. Р. моллюсков разнообразны по форме, их размеры колеблются от неск. мм до 1 м и более (напр., у тридакны Р. достигает дл. 1,25 м и весит до 250 кг). Р. панцирных моллюсков состоит из 8 спинных пластинок, черепицеобразно налегающих друг на друга. У брюхоногих моллюсков Р. имеет либо колпачковидную форму, либо (чаще) закручена в конусовидную спираль (лево-, реже правозавитую), иногда редуцируется. Р. двустворчатых моллюсков состоит из 2 боковых створок, соединённых на спине эластич. тяжем (лигаментом) и замком. Р. наружнораковинных головоногих моллюсков многокамерная, прямая (ортоцератиды и др.) или спирально закрученная (наутилус, ископаемые аммониты); Р. внутреннераковинных лежит под кожей спины (каракатицы, кальмары), у осьминогов и нек-рых каракатиц она рудиментарная или отсутствует. Р. моллюсков выделяется мантией (кроме аргонавта, самка к-рого выделяет Р. концами спинных рук). Наруж. слой Р. (периостракум) соответствует кутикуле и состоит из органич. вещества конхиолина; средний слой (остракум, или фарфоровидный) слагается из разного числа слоёв с разл. ориентировкой и упаковкой известковых призмочек и пластинок кальцита или арагонита; внутр. слой (гипостракум), иногда перламутровый,— из параллельных пластинок арагонита. Известковая Р. плеченогих состоит из спинной и брюшной створок. Р. ракообразных образована 2 боковыми створками (известковыми у ракушковых, конхиолиновыми у листоногих), а у усоногих ракообразных — неск. известковыми щитками. Из Р. моллюсков издавна из-

готовляли сосуды, ложки, ножи, скребки, рыболовные крючки, сигнальные рожки, из них изготовляли амулеты и украшения, получали известь. Р. употребляли как деньги. Р. нек-рых двустворчатых, брюхоногих моллюсков и наутилуса используют для получения перламутра. Из Р. вымерших фораминифер, моллюсков и др. животных слагаются известняки и др. осадочные горные породы. Р. мн. вымерших простейших, моллюсков и плеченогих — руководящие ископаемые. См. табл. 32.

РА́КОВИННЫЕ (Conchifera), подтип моллюсков. Известны с раннего палеозоя. Есть неск. вымерших групп (тентакулиты, хиолиты и др.). Цельная или двустворчатая известковая раковина с наруж. органич. слоем (периостракумом). Тело разделено на голову (отсутствует у двустворчатых), ногу и внутренностный мешок. Покровы тела без кутикулы. На голове расположены глаза и щупальца. Имеются статоцисты. Нервная система преимущественно разбросанно-узлового типа. Морские, пресноводные и наземные формы. 5 классов: моноплакофоры, брюхоногие, лопатоногие, головоногие, двустворчатые.

РА́КОВИННЫЕ АМЁБЫ (Testacea, или Testacealobosea), отряд (подкласс) корненожек. Неск. сотен видов. В отличие от голых амёб (подкл. Gymnamoebia) имеют наруж. скелет в виде раковины (от 50 до



Раковинные амёбы: *А* — из рода *Difflugia*; *Б* — *Arcella vulgaris*; *В* — *Euglypha alveolata* — раковинка; *Г* — она же, с псевдоподиями; *1* — псевдоподии, *2* — ядро.

150 мкм); из устья раковины выступают лишь псевдоподии. Раковины бывают белковые («хитиноидные»), напр. у *Arcella*, построенные из кремнёвых пластинок (*Euglypha*) или включающие посторонние агглютинир. частицы — мелкие песчинки и т. п. (*Difflugia*). Ядро обычно одно. Размножаются делением надвое. Питание путём фагоцитоза. Широко распространены в составе бентоса пресноводных водоёмов, в прибрежной зоне встречаются в почве.

РА́КОВИННЫЕ ЛИСТОНО́ГИЕ (Conchostraca), подотряд листоногих раков. Известны с девона. Дл. до 30 мм. Тело заключено в двустворчатый карапакс, створки к-рого скреплены мускулом-замыкателем. Ок. 150 видов, обитающих повсеместно, гл. обр. в мелких пресных, часто пересыхающих водоёмах. Яйца Р. л. окружены плотной оболочкой и переносят высыхание, промерзание и др. неблагоприятные условия. Нек-рые Р. л. (сем. Limnadiidae) размножаются только партеногенетически. Питаются Р. л. детритом, микроскопич. водорослями и планктоном.

РАКООБРА́ЗНЫЕ, раки (Crustacea), класс членистоногих. Произошли по одной гипотезе от трилобитов, по другой — от кольчатых червей. Ископаемые Р.

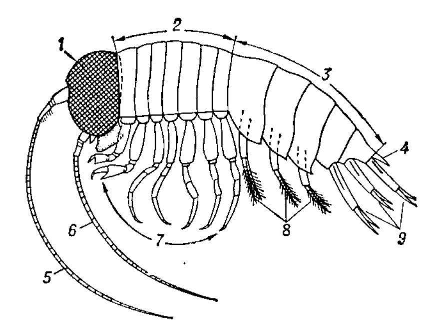
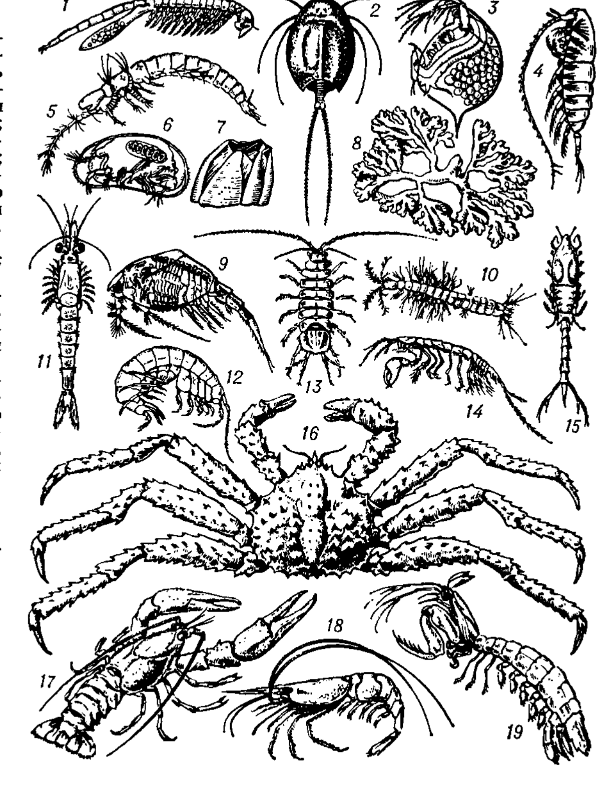


Схема внешнего строения бокоплава рода *Hyperia* (вид сбоку): *1* — голова; *2* — грудной отдел из 7 сегментов; *3* — брюшной отдел из 5 сегментов (характерно лишь для сем. Hyperiidae, у других групп бокоплавов — 6 сегментов); *4* — анальная лопасть (тельсон); *5* — антеннула; *6* — антенна; *7* — грудные ноги (7 пар, из них 2 первые пары хватательные — гнатоподы); *8* — брюшные плавательные ноги (3 пары) — плеоподы; *9* — уроподы (3 пары).

известны с кембрия, особенно многочисленны остатки ракушковых и раковинных листоногих. Дл. от долей мм до 80 см, тело сегментированное, состоит из 3 отделов: головы, груди и брюшка; покрыто хитиновым панцирем, препятствующим непрерывному росту. Одним Р. свойственна цельная головная капсула — сложная голова (синцефалон), состоящая из головной лопасти (акрона) с антеннулами и 4 головных сегментов, несущих соответственно антенны, верх. челюсти (мандибулы) и 2 пары ниж. челюстей (максиллулы и максиллы). У других Р.— т. н. первичная голова (протоцефалон) состоит только из акрона и антеннального сегмента и подвижно сочленена со слившимися челюстными сегментами (гнатоцефалон). Обычно 1—2 или неск. сегментов груди сливаются с головой, и их конечности превращаются в ногочелюсти, участвующие в размельчении и подаче пищи ко рту. Задний край головы и часть или вся грудь у мн. Р. сверху и с боков покрыты хитинизир. складкой — карапаксом, имеющим форму щита, двустворчатой раковины или полуцилиндра. У нек-рых Р. (напр., у ветвистоусых) голова вытянута в направленный вниз клюв—рострум. Число сегментов груди и брюшка и строение их конечностей различно у разных групп Р. У наиб. примитивных грудные ноги служат для движения, дыхания и подачи пищи ко рту. У более высокоорганизованных эти функции разделены между отд. конечностями. Брюшные ноги, имеющиеся только у высших Р., могут служить для дыхания, спаривания, вынашивания яиц, реже для плавания. Последняя пара брюшных конечностей (уроподы) у мн. Р. представлена пластинчатыми и листообразными ветвями и вместе с анальной лопастью на конце брюшка — тельсоном — образует хвостовой плавник. У мн. Р. тельсон несёт разветвлённый придаток — вилочку. Нервная система представлена головным мозгом и брюшной нервной цепочкой. Органы зрения — чаще пара фасеточных глаз; у многих сохраняется и непарный (науплиальный) глазок, нек-рые лишены глаз. Органы равновесия — статоцисты. Кишечник обычно с жевательным желудком и «печенью», открывающейся в среднюю кишку. Ды-

Ракообразные: *1* — жаброног *Branchinecta paludosa*, дл. 24 мм; *2* — щитень *Triops cancriformis*, дл. щита до 75 мм; *3* — дафния *Daphnia magna*, дл. 3 мм; *4* — калянус *Calanus finmarchicus*, дл. до 5,5 мм; *5* — мистакокарида *Derocheilocaris typicus*, дл. до 0,5 мм; *6* — ракушковый рак *Candona candona*, дл. раковины до 1,2 мм; *7* — морской жёлудь *Balanus hammeri*, выс. до 90 мм; *8* — мешкогрудый рак *Dendrogaster dichotomus*, ветви в размахе до 80 мм; *9* — тонкопанцирный рак *Nebalia bipes*, дл. 6—11 мм; *10* — батинелла *Bathynella natans*, дл. до 1 мм; *11* — мизида *Mysis oculata*, дл. до 40 мм; *12* — озёрный бокоплав (*Gammarus lacustris*), дл. до 20 мм; *13* — водяной ослик (*Asellus aquaticus*), дл. до 20 мм; *14* — клешненосный ослик *Apseudes spinosus*, дл. до 15 мм; *15* — кумовый рачок *Diastylis rathkei*, дл. до 20 мм; *16* — камчатский краб (*Paralithodes camtschatica*), шир. карапакса до 260 мм; *17* — речной рак *Astacus leptodactylus*, дл. до 250 мм; *18* — креветка *Pandalus borealis*, дл. до 150 мм; *19* — рак-богомол *Squilla mantis*, дл. до 200 мм.



шат жабрами, при их отсутствии — всей поверхностью тела. Кровеносная система, если имеется, незамкнутая, сердце — на спинной стороне. Органы выделения — антеннальные и максиллярные железы. Подклассы: цефалокариды, жаброногие, ракушковые, мистакокариды, веслоногие, карповые вши, мешкогрудые, усоногие, высшие раки; ок. 30 тыс. видов. Распространены широко, гл. обр. в морях и пресных водоёмах, есть перешедшие к наземному образу жизни, нек-рые — паразиты. Питаются одноклеточными организмами, детритом, органич. веществом, многоклеточными растениями и животными, есть трупоеды. Большинство Р. раздельнополы, ряду групп свойствен партеногенез; яйца редко откладывают в воду, обычно самка носит их на себе в особой выводковой камере. У нек-рых Р. яйца поступают в особые яйцевые мешки, а затем выбрасываются в воду. Развитие большинства Р. протекает с метаморфозом. Из яйца развивается характерная личинка — науплиус, к-рый по мере развития превращается в метанауплиус. Иногда первые личиночные стадии протекают под покровом яйцевых оболочек и тогда личинки выходят в воду на более поздних стадиях развития (напр., зоеа у крабов). Р., особенно мелкие формы, составляющие часто осн. массу зоопланктона,— важное звено в пищ. цепях водных организмов. Мн. Р. используются человеком в пищу и служат объектом промысла, а нек-рые (омары, лангусты, креветки и др.) — и разведения.

РАКУ́ШКОВЫЕ, остракоды (Ostracoda), подкласс ракообразных. Известны с кембрия. Тело сильно укорочено, заканчивается фуркой; дл. от 0,2 до 23 мм, обычно до 1 мм, заключено в двустворчатый карапакс (раковину), сегментация утрачена. Грудных ног 1—3 пары (иногда их нет совсем). Створки раковины, похожей на раковину двустворчатых моллюсков, имеют мощный мускул-замыкатель. Ок. 2000 видов, распространены широко, в морях и пресных водоёмах, большинство донные, 7 видов в почве тропич. лесов. Из яйца выходит личинка, уже имеющая карапакс. Р. служат пищей нек-рым промысловым рыбам. Имеют значение для стратиграфии, используются как руководящие формы при разведке нефтяных и газовых месторождений. См. рис. 6 при ст. *Ракообразные*.

РАКШЕОБРА́ЗНЫЕ (Coraciiformes), отряд птиц. Включает резко различающиеся специализир. группы. Филогенетич. близки к кукушкообразным и козодоеобразным. Оперение жёсткое, яркое, часто с металлич. отливом. Половой диморфизм только у куроловых (Leptosomatidae). 10 сем.: зимородковые, тодиевые, момотовые, щурковые, сизоворонковые, земляные ракши (Brachypteraciidae), куроловые, удодовые, древесные удоды и птицы носороги; 49 родов, 194 вида. Распространены в осн. в тропиках и субтропиках; немногочисл. обитатели умеренных широт перелётны. В СССР — 11 видов, в т. ч. 6—8 гнездящихся. Р. селятся преим. в разрежённых древесных насаждениях, немногие — в степях и пустынях. Моногамы. Гнёзда — в дуплах, трещинах скал или в норах; нек-рые гнездятся колониями. Птенцы голые и слепые, развиваются медленно. Насиживают и выкармливают птенцов обычно самка и самец. Преим. животноядные.

РАМАПИТЕ́КИ (*Ramapithecus*), род вымерших человекообразных обезьян. 2 вида. Известны по фрагментам ниж. челюстей и зубам, впервые обнаруженным в 1934 в верхнем миоцене (*R. brevirostris*) в Индии (холмы Сивалик). Остатки Р. обнаружены также в Вост. Африке (Кения, 1962), в Европе (Венгрия, Турция). Абс. возраст 12—14 млн. лет. По морфологич. особенностям зубов Р. близки к австралопитековым и, возможно, являлись их предками. В последние годы большинство исследователей, однако, сближают Р. с совр. орангутанами, исключая их из эволюционной ветви, ведущей к человеку.

РА́МИ, рами белое, или китайская крапива (*Boehmeria nivea*), растение сем. крапивных. Многолетний полукустарник с прямыми неветвящимися стеблями и крупными сердцевидными, снизу бело серебристыми от опушения листьями; однодомное (иногда двудомное) ветроопыляемое стебливолокнистое растение. Растёт в Китае и Юж. Японии. Возделывается как текстильное там же, на Филиппинских о-вах, в Индии, Индонезии и др. тропич. и субтропич. р-нах; в СССР — в Зап. Грузии. Длинные (до 500 мм), шелковистые волокна Р. используются для изготовления тканей, высших сортов бумаги.

РАМНО́ЗА, 6-дезоксиманноза, моносахарид. L-Р. входит в состав растит. гликозидов, растит. и бактериальных полисахаридов.

РАМФОРИ́НХИ (Rhamphorhynchoidei, или Pterodermata), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. птерозавров. Известны из позднего триаса — юры Зап. Европы, Сев. Америки, в СССР — Казахстана. Вымерли к концу юры. Дл. от неск. см до 0,5 м. Череп относительно массивный, зубы хорошо развиты, часто мощные и направлены вперёд. Крылья длинные, узкие, заострённые (в размахе 2—2,5 м), летат. пальцы не складывались; пястные кости короткие (в длину меньше половины предплечья). Задние конечности сравнительно короткие, пятипалые, между пальцами перепонки, к-рые могли служить для увеличения общей поддерживающей поверхности тела в полёте и как ласты при плавании. Хвост обычно длинный, с рулевой лопастью на конце (стабилизатор и руль высоты). Насекомо- и рыбоядные формы. Полёт Р. отличался быстротой с преобладанием парения. 13—14 родов, в т. ч. *Ramphorhynchus*, *Dimorphodon*. См. рис. 3 при ст. *Птерозавры*.

РАМФОТЕ́КА (от греч. rhámphos — клюв и thēkē — вместилище), роговой чехол, покрывающий клюв птиц. В проксимальной части надклювья у нек-рых птиц есть восковица. Обычно Р. сплошная, но у ряда птиц (бакланы, пеликаны, гуси, поморники, трубконосые) состоит из отд. элементов. Р. может нести разл. выросты, отд. или множеств. зубцы, пластинки, служащие для захвата или размельчения пищи или для умерщвления добычи. Р. постоянно снашивается и подрастает; линька Р. обычно осуществляется слущиванием рогового слоя, реже она спадает целиком. У нек-рых птиц в брачный сезон роговой чехол надклювья изменяется («брачные» украшения и выросты у тупиков и пеликана *Pelecanus erythrorhynchus*).

РАНВЬЕ́ ПЕРЕХВА́Т (по имени Л. А. Ранвье), перехват узла (isthmus nodi), участок аксона, не покрытый миелиновой оболочкой; промежуток между двумя смежными шванновскими клетками, образующими миелиновую оболочку нервного волокна в периферич. и ЦНС у позвоночных. Длина каждого Р. п. от 0,5 у толстых до 2,5 мкм у тонких волокон, расстояние между ними 1,5—2 мм. Длина межперехватных участков примерно пропорциональна диаметру волокна. Число Р. п., возникающих во время миелогенеза, остаётся постоянным; двигат. нервное волокно протяжённостью от спинного мозга до мышц пальцев руки у человека содержит ок. 800 Р. п. Облегчённое формирование ионных токов в Р. п. способствует возникновению в них потенциалов действия, к-рые как бы «прыгают» с одного Р. п. на другой (*сальтаторное проведение*). См. рис. при ст. *Нейрон*.

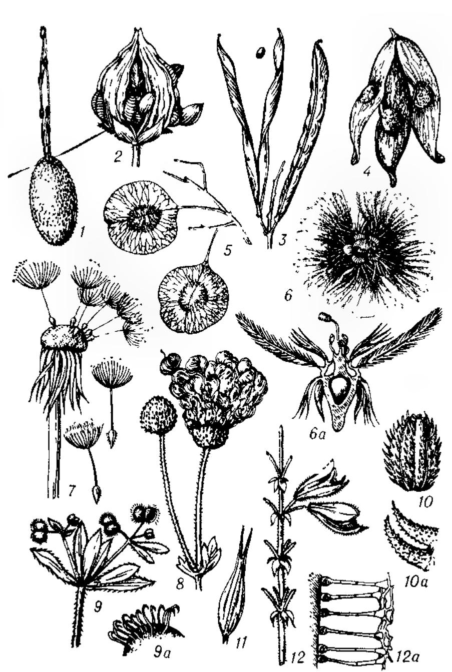
РАПА́НЫ (*Rapana*), род морских переднежаберных моллюсков. Раковина (до 19 см) широкоовальной формы, завиток низкий, последний оборот вздут, серовато-коричневого цвета со спиральными рёбрами и осевыми утолщениями; сифон короткий, устье обратногрушевидное, широкое, часто ярко окрашено — жёлтое, оранжевое, иногда белое. 3 вида. Ранее Р. обитали только в Японском, Жёлтом и Восточно-Китайском морях. В 40-х гг. 20 в. *R. thomasiana* была занесена судами из Японского в Чёрное море, где прижилась и размножилась, теперь распространяется вдоль берегов Адриатики. Раздельнополые. Яйца откладывают в капсулах. Хищники. Выделения гипобранхиальной железы ядовиты для двустворчатых моллюсков (устриц, мидий), к-рыми Р. питается. Вредит устричным х-вам. Мясо Р. съедобно, раковина декоративна.

РАПС (*Brassica napus* var. *napus*), однолетнее культурное озимое или яровое растение рода капуста. Плод — стручок, дл. 5—10 см. Естеств. амфидиплоид капусты кочанной с сурепицей. В диком виде неизвестен. Возделывают гл. обр. как масличное растение в Индии, Китае, Канаде и др. странах, в СССР — преим. на Украине. В семенах 33—50% масла. Озимый Р. — кормовое растение; медонос. Культура его известна с 4-го тыс. до н. э., в России — с 19 в. Иногда Р. выделяют в самостоят. вид.

РАССЕЛЕ́НИЕ РАСТЕ́НИЙ, расширение ареала вида вследствие рассеивания диаспор растений и их натурализации на новых местах. Разнос диаспор (спор, семян, плодов) осуществляется ветром (анемохория), водой (гидрохория), животными (зоохория) или человеком (антропохория). Наиб. эффективны по дальности заноса антропохория (см. также *Пришлые растения*) и *орнитохория*. Обычное в природе расстояние заноса диаспор — до 1 км (реже — неск. км). Успешное Р. р., т. е. появление на заселяемой терр. семенного подроста и достижение им состояния устойчивого размножения, определяется кол-вом заносимых диаспор, почвенно климатич. и биотич. (напряжённость конкуренции, наличие и численность опылителей, состав вредителей и т. п.) условиями в р-не заселения. Р. р. в природе осуществляется, как правило, лишь постепенно в пределах и по периферии ареала вида; однако оно бывает и скачкообразным (сразу на большие расстояния). См. рис. на стр. 530.

● Левина Р. Е., Способы распространения плодов и семян, М., 1957; Толмачев А. И., Введение в географию растений, Л., 1974.

РАСТЕ́НИЯ (Plantae, или Vegetabilia), царство живых организмов; автотрофные организмы, для которых характерны способность к фотосинтезу и наличие плотных клеточных оболочек, состоящих, как правило, из целлюлозы;



Приспособления нек-рых плодов и семян к распространению. Плоды, разбрасывающие семена: *1* — бешеного огурца; *2* — кислицы; *3* — чины. Распространяемые ветром: *4* — айланта; *5* — птелеи; *6* — клевера (*6а* — плод в продольном разрезе); *7* — одуванчика; *8* — ветреницы. Распространяемые животными: *9* — подмаренника (*9а* — крючковатые щетинки плода); *10* — торилиса (*10а* — шипы плода); *11* — осоки; *12* — шалфея (*12а* — желёзки на плодовой чашечке, выделяющие липкую жидкость).

запасным веществом обычно служит крахмал. Свойственное нек-рым Р. (сапрофитам, паразитам) гетеротрофное питание всегда вторичного происхождения. Другие характерные черты Р. (своеобразные циклы развития, способы закладки органов, прикреплённый образ жизни и т. п.) не являются общими для всех групп Р., однако весь комплекс признаков в целом позволяет легко отличить Р. (особенно высокоорганизованные) от представителей др. царств. Лишь на более низком уровне развития, особенно на одноклеточном, отличия Р. от др. живых организмов выражены не так отчётливо, вследствие чего, напр., эвгленовые водоросли зоологи часто относят к животным — простейшим. Осн. отличие одноклеточных Р. от одноклеточных организмов др. царств — наличие хлоропластов в сочетании с особенностями ультраструктуры клеток (строение оболочек, развитие вакуолей и др.). С повышением уровня организации различия между Р. и др. организмами резко возрастают, и даже по внеш. виду их легко отличить от представителей др. царств органич. мира. Большинство Р. характеризуются сильным расчленением тела, приводящим к увеличению его поверхности, что обусловлено способом питания Р. — поглощением из окружающей среды газообразного (фотосинтез) и жидкого (вода и растворённые в ней минер. соли) компонентов. У высших Р. расчленение и дифференцировка тела приводят к выработке большого числа специализир. структур (см. *Ткань*, *Вегетативные органы* и др.).

Мн. важные особенности строения Р. определяются характером их роста и размножения, а также способом расселения.

Наши знания о Р. ещё недостаточны, что отражается на их классификации и систематике. До сер. 20 в. все Р. традиционно делились на низшие растения (бактерии, водоросли, слизевики, грибы и лишайники) и высшие растения (риниевые, моховидные, псилотовые, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и цветковые, или покрытосеменные). В наст. время бактерий и грибы выделяют в самостоят. царства, поэтому искусственная группировка — низшие растения — сохранила преим. историч. интерес. В совр. понимании царство Р. включает 3 подцарства: багрянки, или красные водоросли (Rhodobionta), настоящие водоросли (Phycobionta) и зародышевые, или высшие, растения (Embryobionta). Эти подцарства охватывают всё разнообразие мира Р. с общим числом видов ок. 350 тыс.

Происхождение Р. связано с первыми этапами развития жизни на Земле. Ещё в архее (ок. 3 млрд. лет назад) появились организмы, похожие на синезелёные водоросли (цианеи) или на их предшественников; ок. 2 млрд. лет назад возникли синезелёные водоросли с крупными толстостенными оболочками, к-рым уже, по-видимому, был свойствен окислит. метаболизм. Настоящие водоросли появились в протерозое. В раннем палеозое известны зелёные и красные водоросли, возможно, тогда же (или в конце протерозоя) появились и др. группы настоящих водорослей. Когда Р. стали завоёвывать сушу — неизвестно. Первые микроскопич. наземные Р. появились, вероятно, также на границе протерозоя и палеозоя. Первые высшие наземные Р., риниофиты, существовали ещё во второй половине силура. Они не имели корней (их заменяли ризоиды), а структурными элементами тела были т. н. теломы. В раннем девоне высшие Р. уже были весьма разнообразны (кроме риниофитов — плауновидные, предки папоротниковидных и членистостебельных) и имели корни и зачатки сосудов. В конце девона появились голосеменные, в карбоне пышно развились древовидные папоротники, на смену к-рым в перми пришли совр. папоротниковидные. В карбоне же появились хвойные, получившие вместе с др. голосеменными в триасе и юре широкое распространение. Венцом эволюции Р. явились цветковые (покрытосеменные), возникшие в раннюю меловую эпоху и ставшие затем господствующими во флоре Земли.

Особая роль Р. в жизни нашей планеты состоит в том, что без них было бы невозможно существование животных и человека. Только содержащие хлорофилл зелёные Р. способны аккумулировать энергию солнца, создавая органич. вещества из неорганических; при этом Р. извлекают из атмосферы CO_2 и выделяют O_2, поддерживая её постоянный состав. Как первичные продуценты органич. веществ Р. — определяющее звено в сложных цепях питания всех гетеротрофных организмов, населяющих Землю. Наземные Р. представлены самыми разнообразными жизн. формами (травы, кустарники, деревья, лианы, подушковидные Р., эпифиты, стланики и т. д.). Произрастая в тех или иных условиях, они образуют разл. растительные сообщества (фитоценозы), обусловливая ландшафтное разнообразие Земли и бесконечное разнообразие экологич. условий для др. организмов. При непосредств. участии Р. образуется почва, торф; скопления ископаемых растений образовали бурый и кам. уголь.

Из огромного разнообразия царства Р. особое значение для человека имеют семенные, гл. обр. цветковые Р., дающие пищу, одежду, топливо, строит. материал и т. п. (см. *Культурные растения*). Человек научился создавать на огромных пространствах искусств. растит. покров (поля, плантации, сады, парки и т. п.), а также отбирать и выводить многочисл. формы Р. Однако чрезмерно интенсивная и далеко не всегда рациональная деятельность человека привела к уничтожению естеств. растительности на огромных площадях и поставила под угрозу исчезновения мн. виды Р. В связи с этим спец. законодат. актами, принятыми в СССР и др. странах, мир Р. берётся под защиту (см. *Охрана природы*). 690 видов сосудистых Р., редких или находящихся на грани исчезновения, внесены в Красную книгу СССР. См. также ст. *Растительность*, *Флора* и лит. при них.

● Жизнь растений, т. 1–6, М., 1974–82; Вент Ф. У., В мире растений, М., 1972; Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р., Жизнь зеленого растения, пер. с англ., М., 1983; Engler A., Syllabus der Pflanzenfamilien, 12 Aufl., Bd 1–2, B., 1954–64; Northington D. K., Goodin G. R., The botanical world, Oxf., 1984.

РАСТИ́ТЕЛЬНАЯ ФОРМА́ЦИЯ, объединение ассоциаций, в к-ром господств. ярус образован одним видом растений, напр. все ассоциации с преобладанием лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis*) или сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*). В Р. ф. могут входить генетически и экологически разл. ассоциации (напр., в Р. ф. сосны обыкновенной — сфагновые сосняки и сосняки с неморальными растениями в травяном ярусе).

РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ, совокупность растит. сообществ (фитоценозов) Земли или отд. её регионов. В отличие от флоры характеризуется не видовым составом растений, а гл. обр. численностью и сочетанием видов и разл. жизн. форм растений и их пространств. структурой и динамикой. Покрывающая б. ч. совр. поверхности материков (исключение — ледяные пустыни внутр. терр. Антарктиды, Гренландии, а также самые высокие р-ны горных массивов и сухие пустыни) и присутствующая в океанах и др. водоёмах Р. образует важный компонент биосферы (фитосферу), тесно связанный с особенностями климата, водного режима, почв, рельефа, а также с животным миром, вместе с к-рыми она формирует разл. биогеоценозы. Р. принадлежит исключительно важная роль в первичном синтезе органич. вещества (общая первичная продукция Р. составляет $162 \cdot 10^9$ т/год, из к-рых $^2/_3$ даёт наземная Р.), велико её значение в круговороте веществ. Распределение Р. имеет б. или м. зональный характер и обнаруживает тесную связь с природными поясами, гл. обр. климатическими. Наиб. чётко зональное распространение Р. проявляется на равнинах, в горах оно выражено вертикальной поясностью. В разл. классификациях Р. выделяют: водную, мезофитную, ксерофитную, галофитную Р., или древесную, травянистую, кустарниковую, кустарничковую. Р. суши представлена неск. десятками типов, к-рые характеризуют самые крупные типы биомов: тундру, лесной (тайга, тропич. лес и пр.), саванну и др. Р. — предмет изучения геоботаники, фитоценологии и экологии. См. табл. 16.

● Александрова В. Д., Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах, Л., 1969; Вальтер Г., Растительность земного

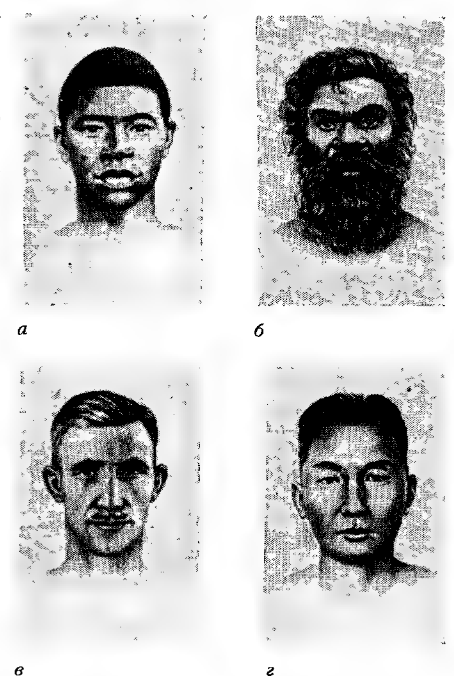
шара. Эколого-физиологическая характеристика, пер. с нем., т. 1—3, М., 1968—75; Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р., Растительный мир Земли, пер. с нем., т. 1—2, М., 1982.

РАСШИРЕ́НИЕ ФУ́НКЦИЙ, приобретение органом или др. структурой организма в ходе эволюции новых функций с сохранением уже имеющихся. А. Мильн-Эдвардс (1866) сформулировал это положение как правило дифференциации, согласно к-рому в процессе эволюции организмы дифференцируются на части, выполняющие специализир. функции. Л. Плате (1912) назвал его принципом Р. ф. Примеры Р. ф.: участие кровеносной системы теплокровных животных в регуляции теплообмена её со средой, а у млекопитающих — и в иммунитете. У двустворчатых моллюсков жаберная полость приобрела ещё и функцию выводковой камеры, брюшные плавники акуловых рыб — функцию копулятивных органов. Р. ф. объясняет возрастание мультифункциональности органов в ходе эволюции и способствует их централизации. С Р. ф. связано усложнение строения органов, поэтому данный принцип играет важную роль в прогрессивной эволюции организмов.

РАСЩЕПЛЕ́НИЕ в генетике, появление в потомстве гибрида особей (клеток) разного генотипа (Р. по генотипу) или обусловленное генотипически различие потомков по проявлению признака (Р. по фенотипу). Закономерности Р. признаков в определённом количеств. соотношении были впервые вскрыты Г. Менделем.

В основе Р. лежит закономерное поведение хромосом и хроматид в ходе деления клеток, приводящее к тому, что в дочерние клетки попадают разл. аллели генов. Образование разных половых клеток в процессе мейоза называется мейотич. или гаметич. Р., а клеток разного генотипа в ходе митоза — митотич. или соматич. Р. (у многоклеточных организмов оно приводит к *мозаицизму*). Митотич. Р. обусловлено кроссинговером между хроматидами гомологичных хромосом в районе «ген-центромера». При нормальном поведении хромосом потомки разного генотипа (и фенотипа) появляются с определённой частотой, поэтому обычно Р. характеризуют количественно. В результате взаимодействия между аллелями одного гена или разными генами Р. по генотипу может не совпадать с Р. по фенотипу (см. *Комплементация, Эпистаз, Полимерия*). При тетрадном анализе единицей учёта гаметич. Р. служат не отд. клетки (споры), а вся совокупность продуктов мейотич. деления каждой исходной диплоидной клетки. При гаметич. Р. по аллелям одного гена у полиплоидов с нормальным протеканием мейоза характер Р. зависит от положения данного гена по отношению к центромере, точнее, от частоты кроссинговера между геном и центромерой. Если кроссинговер отсутствует (ген и центромера тесно сцеплены), выявляют хромосомное Р. При кроссинговере, идущем с высокой частотой (ген расположен далеко от центромеры), наблюдают хроматидное Р. Выявление Р.— один из важнейших инструментов генетич. анализа. Р. свидетельствует о гетерозиготности исходных организмов (клеток), хотя отсутствие Р. не свидетельствует об обратном. По характеру Р. можно судить о взаимодействии аллелей одного гена и разных генов, о генетич. контроле признака, о сцеплении генов, частоте кроссинговера и т. д. Явление Р. используют для получения исходных форм в селекции организмов.

РА́СЫ человека (франц., ед. ч. race, от итал. razza — род, порода, племя), систематич. подразделения внутри вида *Homo sapiens*. Каждая Р. характеризуется совокупностью наследственно обусловленных признаков (цвет кожи, глаз, волос, особенности мягких частей лица, черепа, рост и др.). Совр. человечество подразделяют на 3 или 5 больших Р. В первом случае это экваториальная (негро-австралоидная), евразийская (европеоидная), азиатско-американская (монголоидная) Р., во втором — негроидная, австралоидная, европеоидная, монголоидная, американская Р. Внутри каждой из Р. выделяют малые Р., или подрасы. Так, внутри экваториальной Р. это негрская, негрилльская, бушменская, австралийская и др.; внутри европеоидной — атланто-балтийская, индо-средиземноморская, среднеевропейская и др.; внутри монголоидной — североазиатская, арктическая, южноазиатская и др. Р. человека начали формироваться, как полагают, в эпоху позднего палеолита, ок. 40—30 тыс. лет тому назад в процессе заселения человеком Земли, причём тогда мн. расовые признаки имели адаптивное значение и закреплялись естеств. отбором в условиях определённой геогр. среды. Напр., у представителей экваториальной Р. тёмная окраска кожи возникла как защита от обжигающего действия ультрафиолетовых лучей, удлинённый тип пропорций тела сформировался, вероятно, как способ увеличения поверхности тела по отношению к его объёму, полезного для теплорегуляции в жарком климате.



Типичные представители больших рас: *а* — негроид; *б* — австралоид; *в* — европеоид; *г* — монголоид; *д* — американоид.

Всем Р. человека свойственны общевидовые особенности *Homo sapiens*, и все Р. абсолютно равноценны в биол. и психич. отношениях и находятся на одном и том же уровне эволюц. развития. Представители всех человеческих Р. в одинаковой степени способны к достижению самых больших высот в развитии культуры и цивилизации. Расистские взгляды находятся в противоречии с данными совр. науки.

Р. человека не следует смешивать с понятиями «нация», «народ», «языковая группа». Разные Р. могут входить в состав одной нации, а одни и те же Р.— в состав разных наций.

● Нестурх М. Ф., Человеческие расы, М., [1965]; Алексеев В. П., Географические очаги формирования человеческих рас, М., 1985; Проблемы эволюционной морфологии человека и его рас, М., 1986.

РА́ТНЫЙ ЧЕРВЬ, личинка комара *Sciara militaris* сем. листовых комариков (Sciaridae). Дл. до 7 мм. Распространён в Евразии. Обитает в опавшей листве, грибах, под корой гниющих пней и деревьев, в разлагающихся овощах. При недостатке пищи Р. ч. переползают, образуя иногда большие скопления в виде лент дл. до 4,5 м и шир. до 7,5 см. Взрослый комарик (дл. 3—4,5 мм) чёрный; у самки по бокам желтоватые полосы.

РАУВО́ЛЬФИЯ (*Rauvolfia*), род растений сем. кутровых. Кустарники, полукустарники или деревья. Ок. 40—50 (по др. данным, до 100) видов, в тропиках, кроме Австралии. Азиатская Р. змеиная (*R. serpentina*) и ещё неск. др. видов (Р. африканская — *R. vomitoria*, Р. американская — *R. tetraphylla*) в подземных органах содержат алкалоиды (резерпин и др.), применяемые в медицине.

РА́ФИЯ (*Raphia*), род пальм. Одноствольные или с многочисл. стволами пальмы выс. 9—12 м. Листья перистые, дл. до 15—20 м. Соцветия крупные (диам. 4—5 м), ветвистые, с пестичными и тычиночными цветками. Плоды с волокнистой оболочкой. После плодоношения растение отмирает. Ок. 30 видов, в тропич. Африке, на Мадагаскаре (1 вид) и в Юж. Америке (1 вид). Все виды содержат в листьях и черешках прочное волокно (пиассава); волокно из листьев Р. текстильной (*R. textilis*), Р. муконосной (*R. farinifera*, или *R. ruffia*) и др. используют для технич. тканей. Из нек-рых видов Р. добывают сок (подрезкой соцветий или подсочкой стволов), идущий на изготовление пальмового вина. Листья Р.— кровельный материал.

РАФФИНО́ЗА, рафиноза, трисахарид, состоящий из остатков D-галактозы, D-глюкозы и D-фруктозы. Один из наиб. распространённых гликозидов сахарозы, играющих роль резервного материала растений. Вместе с сахарозой Р. содержится в сахарном тростнике и сахарной свёкле, при производстве сахара накапливается в мелассе. Фермент α-галактозидаза расщепляет Р. на галактозу и сахарозу, а инвертаза — на фруктозу и мелибиозу.

РАФФЛЕ́ЗИЕВЫЕ, порядок (Rafflesiales) и семейство (Rafflesiaceae) двудольных растений. Бесхлорофилльные паразитные растения. Произошли, по-видимому, от предков магнолиевых,

близких к анноновым. Листьев нет или они представлены чешуями на цветоносах. Цветки однополые, реже обоеполые или полигамные, безлепестные. Гинецей паракарпный. Завязь нижняя или полунижняя, редко верхняя. Семена многочисл., мелкие. 2 сем.: Р. и гидноровые (Hydnoraceae). В сем. Р. 8—9 родов— раффлезия, подладанник, пилостилес (*Pilostyles*) и др.; ок. 50 видов, преим. в тропиках; в СССР — 1 вид подладанника. Проростки Р. внедряются посредством гаусториев преим. в корни др. растений (из сем. бобовых, виноградовых и др.), затем при помощи развивающихся гифоподобных клеточных тяжей глубоко проникают в ткани растения-хозяина, а на его поверхность выносятся лишь короткие цветочные побеги с чешуевидными листьями или отд. цветки. Плод ягодовидный.

РАФФЛЕ́ЗИЯ (*Rafflesia*), род растений сем. раффлезиевых. Паразиты виноградовых, преим. рода циссус (*Cissus*). На поражённых частях растения-хозяина (преим. на корнях) образуются одиночные, плоско распростёртые на почве цветки с 5 крупными мясистыми листочками околоцветника, по окраске и зловонному запаху похожие на гниющее мясо (что привлекает рои мух — опылителей). Корни и стебли отсутствуют. Плоды и семена Р. распространяются животными. 12 видов, на п-ове Малакка и на о-вах Суматра, Ява, Калимантан и Филиппинского архипелага. Р. Арнольда (*R. arnoldii*) и Р. туан-мудэ (*R. tyan-mudae*) имеют самые крупные цветки в царстве растений (диам. от 60 см до 1 м). Все виды нуждаются в охране.

Раффлезия на корнях растения-хозяина.

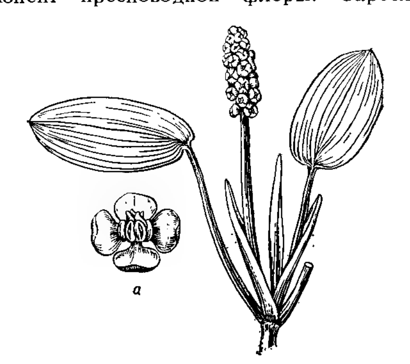
РА́ХИС (от греч. rhachis — хребет), 1) ось сложного листа, несущая листочки, у семенных растений и листа (вайи) папоротников; 2) ось сложного колоса; 3) основная ось репродуктивного побега; 4) ложе корзинки сложноцветных (редко).

РАЦЕМА́ЗЫ, ферменты класса изомераз, катализирующие обратимые реакции превращения стереоизомеров, имеющих один асимметрич. атом углерода. Особенно широко распространены у бактерий и играют важную роль в стереоизомерии аминокислот, т. к. в состав природных белков входят только *L*-аминокислоты. Р. бактерий используют для пром. получения индивидуальных стереоизомеров из рацемических смесей. Ср. *Эпимеразы*.

РА́ЧЬИ ПИЯ́ВКИ (Branchiobdellidae), семейство малощетинковых червей. Дл. 1—12 мм; тело делится на несегментир. головной и сегментир. туловищный отделы; на заднем конце — присоска; в ротовой полости — 2 роговые челюсти. Щетинки полностью утрачены. Эктопаразиты пресноводных десятиногих раков. 13 родов, ок. 60 видов, в Евразии, Сев. и Юж. Америке; в СССР — 4 вида, изучены слабо. Живут на поверхности тела или жабрах раков (до неск. сотен на одном хозяине). Гермафродиты. Размножение половое. Коконы с прикрепит. стержнем откладывают на тело хозяина. Вышедшие из коконов молодые черви питаются детритом и водорослями, взрослые — кровью хозяина. Эктопаразитизм обусловливает конвергентное сходство с пиявками (присоска, челюсти).

РА́ЧЬЯ РЖА́НКА (*Dromas ardeola*), единств. вид одноимённого сем. ржанкообразных. Дл. ок. 38 см. Клюв сильный, сжатый с боков, хорошо приспособленный для раздалбливания панцирей крабов, к-рыми питается Р. р. Населяет побережья и о-ва зап. и сев. частей Индийского ок. и Красного моря, зимой появляется на берегах Индостана и прилежащих о-вах. Держится стаями, гнездится колониями. Единств. белое яйцо откладывает в норе (дл. до 2,5 м).

РДЕСТ (*Potamogeton*), род растений сем. рдестовых (Potamogetonaceae) порядка наядовых. Многолетние, б. ч. подводные травы, иногда верхние листья плавают на поверхности воды. Цветки мелкие, обоеполые, в колосьях, обычно находящихся над водой; протогиничны, опыляются ветром, у нек-рых видов — водой (все стадии перехода от анемофилии к гидрофилии). Ок. 100 видов, по всему земному шару; в СССР — св. 40 видов, многие повсеместно. Растут в стоячих или медленно текущих пресных или солоноватых водах, на глуб. до 2,5—3 м, образуя иногда обширные заросли. Наиб. известны Р. плавающий (*P. natans*), Р. пронзённолистный (*P. perfoliatus*), Р. курчавый (*P. crispus*), Р. гребенчатый (*P. pectinatus*), Р. блестящий (*P. lucens*) и др. Виды Р.— важный компонент пресноводной флоры. Заросли Р.— места нереста мн. видов рыб и убежища для молоди, нек-рые виды — корм ондатры, бобра и водоплавающих птиц; способствуют зарастанию водоёмов.



Рдест плавающий: цветущий побег (*а* — цветок).

РЕАБСО́РБЦИЯ (от лат. re — приставка, здесь означающая обратное или противоположное действие, и absorptio — поглощение), обратное всасывание воды и растворённых в ней веществ из ультрафильтрата плазмы крови, или первичного секрета, поступающего в почки и железы. В зависимости от специфики образующейся жидкости клетки канальцев и протоков извлекают разл. необходимые организму вещества: в почках — электролиты, аминокислоты, глюкозу, воду и мн. др., в протоках слюнных и потовых желёз — Na^+, Cl^- и нек-рые др. вещества. Ок. 80% всего потребляемого почкой кислорода идёт на обеспечение энергетич. затрат, связанных с активной канальцевой Р. Na^+. Благодаря Р., интенсивность к-рой постоянно изменяется, в организме удерживаются биологически ценные вещества, обеспечивается поддержание концентрации осмотически активных веществ внутр. среды организма. См. также *Мочеобразование*.

РЁБРА (costae), парные элементы осевого скелета позвоночных животных (за исключением бесчелюстных), соединяющиеся с позвоночником. У рыб Р. дают опору миосептам туловищной мускулатуры; появление Р. в филогенезе связывают с усилением локомоции у челюстноротых. У амниот Р. грудной области соединяются также с грудиной, образуя каркас грудной клетки. Р. шейной и поясничной областей у высших позвоночных рудиментарны. Р. крестца обычно сращены с поперечными отростками крестцовых позвонков и дают опору тазовым костям. Различают верхние Р., к-рые закладываются в местах пересечения горизонтальной и поперечной миосепт и растут центробежно, и нижние, или плевральные, Р., к-рые охватывают полость тела и растут в эмбриогенезе центростремительно. У нек-рых рыб (многопёрообразные) имеются оба типа Р. одновременно; у большинства рыб — только верхние Р., у кистепёрых рыб и наземных позвоночных — нижние. У бесхвостых земноводных Р. обычно нет. У млекопитающих Р. только на грудных позвонках. У человека 12 пар Р. См. рис. при ст. *Скелет*.

РЕВЕ́НЬ (*Rheum*), род растений сем. гречишных. Многолетние травы с прикорневой розеткой крупных длинночерешковых листьев. Цветки мелкие, жёлтые, розовые, красноватые, ветроопыляемые, в колосовидном или метельчатом соцветии. Плоды крылатые. Ок. 50 видов, в умеренном и субтропич. поясах Азии (2 вида на Ю. Европы). В СССР — 18 видов, на Ю.-В. Европ. части (1 вид), Кавказе, в Ср. Азии, на Ю. Сибири и Д. Востока. Растут преим. по каменистым горным склонам. В странах умеренного пояса возделывают (овощные и лекарственные). Р. черноморский (*R. rhaponticum*), Р. волнистый (*R. undulatum*) и др. Как пищевые используются и нек-рые дикорастущие виды, из к-рых Р. алтайский (*R. altaicum*) и Р. смородинный (*R. ribes*) сильно истреблены, в Красной книге СССР. Все виды Р.— дубильные растения.

РЕВЕ́РСИЯ (от лат. reversio — возвращение, возврат) в генетике, восстановление у мутантного организма дикого (нормального) или псевдодикого фенотипа в результате повторной мутации. Может осуществляться либо за счёт *супрессии*, либо за счёт истинной обратной мутации, под к-рой понимают мутацию, возвращающую геном в исходное состояние (напр., восстановление исходной нуклеотидной последовательности в гене, затронутом прямой мутацией). Организм (ревертант), возникший в результате супрессии, имеет псевдодикий фенотип. Частота и характер Р. зависят от типа изменения, к-рое произошло при прямой мутации. Напр., делеции ревертируют значительно реже (или совсем не ревертируют) точковых мутаций, а истинные обратные мутации возникают реже супрессорных.

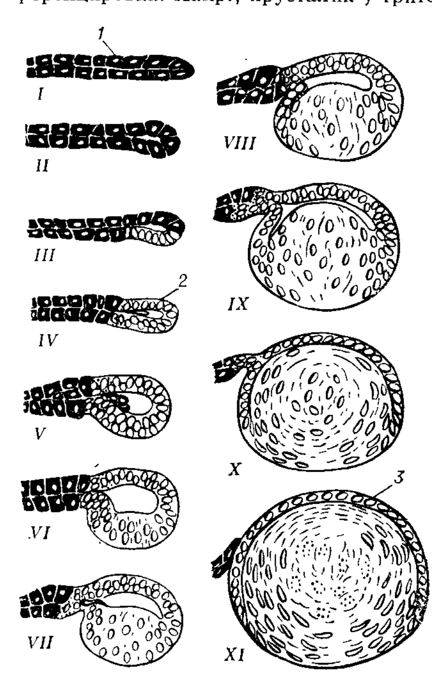
РЕВЕРТА́ЗА, обратная транскриптаза, РНК-зависимая ДНК-полимераза, фермент онкогенных РНК-содержащих вирусов, осуществляющий т. н. обратную транскрипцию, т. е. синтез ДНК провирусов на матрице вирусной РНК; относится к клас-

су трансфераз. В ходе синтеза образуется гибрид РНК-ДНК, затем цепь ДНК реплицируется под действием ДНК-зависимой ДНК-полимеразы, и возникшая двойная цепь ДНК подвергается дальнейшей репликации (провирус). Синтезированная при помощи Р. вирусная ДНК включается в геном инфицированной клетки.

РЕВУНЫ (*Alouatta*), род цепкохвостых обезьян. Дл. тела до 70 см, хвост длиннее тела, хватательный, очень подвижный и чувствительный. Самцы крупнее самок. Телосложение плотное. На верх. части туловища волосы длинные, окраска варьирует. Лицо и уши оголённые, ноздри сближены. Хорошо развиты горловые мешки, служащие резонаторами, усиливающими крики, или «рёв» (отсюда назв.), слышимый за километры. 5 видов (иногда выделяют 6), в дождевых и горных (до 2000 м) лесах Центр. и Юж. Америки, гл. обр. по берегам рек. Образ жизни дневной, древесный, предпочитают кроны высокоствольных деревьев. Растительноядные. Живут группами до 20 особей. Половой зрелости достигают в 3—4 года. Рождают 1 детёныша (редко — двойни). За детёнышем кроме матери ухаживают взрослые бездетные самки и молодые животные («тёткино поведение»). 2 вида в Красной книге МСОП.

РЕГЕНЕРАЦИЯ (от позднелат. regeneratio — возрождение, возобновление), восстановление организмом утраченных или повреждённых органов и тканей (собственно Р.), а также восстановление целого организма из его части (соматический эмбриогенез, вегетативное размножение). Термин «Р.» предложил в 1712 Р. Реомюр, изучавший Р. ног речного рака. Р. наблюдается в естеств. условиях и может быть вызвана экспериментально. В основе Р. лежат закономерности, сходные с таковыми при нормальном развитии. В этой связи можно говорить о Р. как явлении повторного (вторичного) развития, а о способности к Р.— как об универсальном свойстве всего живого, в той или иной степени присущем всем организмам.

У ж и в о т н ы х и ч е л о в е к а выделяют репаративную Р. (образование новых структур взамен удалённых или погибших в результате повреждения) и физиол. Р. (образование структур взамен утраченных в процессе нормальной жизнедеятельности). Более широко распространена физиол. Р., напр. циклически происходящее в организме млекопитающих обновление клеток крови, нек-рых эпителиальных тканей. У разных групп животных Р. выражена в разной степени. Так, у мн. низших беспозвоночных возможна Р. целого организма из небольшого кусочка тела; у низших позвоночных (земноводные) могут восстанавливаться целые конечности, хвост, разные части глаза, внутр. органы и ткани, а у млекопитающих и человека возможна Р. лишь отд. тканей. При изменении условий Р. могут возникнуть *гетероморфозы*. Механизмы Р. можно понять в результате изучения клеточных источников Р., межклеточных и межтканевых взаимодействий в процессе Р., влияния гормонов и др. биологически активных соединений, нервной и иммунной систем, а также генетич. факторов. Установлено, что в Р. разных органов и тканей принимают участие как малодифференцир., так и дифференцир. клетки. Наибольшее сходство Р. с явлениями нормального развития обнаруживается в тех случаях, когда Р. происходит за счёт малодифференцир. клеток. Напр., Р. костной ткани у всех изученных животных и человека обеспечивается остеогенными клетками-предшественниками, а Р. мышечной ткани — клетками-сателлитами. У низших позвоночных Р. может осуществляться и за счёт преобразования вполне дифференцир. клеток, но в этом случае необходима их предварит. дедифференцировка. Напр., хрусталик у тритонов регенерирует из исходно дифференцир. клеток радужной оболочки глаза (рис.), а сетчатка — из клеток пигментного эпителия. Окончательно не решён вопрос о клеточных источниках Р. конечности у земноводных; полагают, что при этом в состав *бластемы*, образующейся на промежуточных стадиях Р., входят дедифференцир. клетки костной и мышечной тканей, а также клеточные элементы соединит. ткани, в т. ч. крови. К явлениям Р. близки также др. восстановит. процессы — рубцевание ран, гипертрофия и гиперплазия, однако механизмы Р. и перечисл. процессов разные.



Регенерация хрусталика у взрослого тритона (схема). Римскими цифрами (*I—XI*) обозначены стадии регенерации; *1* — пигментированные клетки внутреннего и наружного листков радужной оболочки глаза; *2* — зачаток хрусталика; *3* — восстановленный функционирующий хрусталик.

У р а с т е н и й Р. может происходить на месте утраченной части тела (реституция), напр. поверхность ранения покрывается т. н. раневой перидермой, рана на стволе или ветке зарубцовывается наплывами (каллюсами) или на др. месте (репродукция), напр. при отрезании верхушечного побега усиленно развиваются боковые побеги, весеннее восстановление листьев вместо опавших осенью также естеств. Р. типа репродукции. Но обычно под Р. понимают восстановление лишь насильственно отторженных частей.

Широко распространена в природе Р. отрезками корня, корневища, слоевища, стеблевыми и листовыми черенками, изолир. клетками, отд. протопластами, а у нек-рых водорослей — небольшими участками их многоядерной протоплазмы (симпласта). Р. как биол. приспособление, обеспечивающее зарастание ран, восстановление утрач. органов, а также вегетативное размножение, имеет большое значение для растениеводства, плодоводства, лесоводства, декор. садоводства и т. д. Она даёт материал и для решения ряда теоретич. проблем, в т. ч. проблемы развития организма.

● К р е н к е Н. П., Регенерация растений, М.— Л., 1950; Л и о з н е р Л. Д., Регенерация и развитие, М., 1982; Х э й Э., Регенерация, пер. с англ., М., 1969; М э т т с о н П., Регенерация — настоящее и будущее, пер. с англ., М., 1982.

РЕГРЕСС (от лат. regressus — возвращение, движение назад) в ж и в о й п р и р о д е, упрощение организмов в процессе эволюции. В связи с использованием термина «Р.» в биологии в разных значениях А. Н. Северцов (1925) предложил различать: 1) б и о л о г и ч е с к и й Р.— эволюц. упадок данной группы организмов, к-рая не смогла приспособиться к изменениям условий внеш. среды или не выдержала конкуренции с др. группами; характеризуется уменьшением числ. особей в данном таксоне, сужением его ареала и уменьшением числа подчинённых систематич. групп, может привести к вымиранию данной группы; 2) м о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к и й Р., общая дегенерация, или катаморфоз,— упрощение организации в ходе эволюции данной группы, сопровождающееся утратой ряда функций и выполнявших их органов, один из путей достижения биол. прогресса, особенно в тех случаях, когда последний связан с развитием приспособлений к неподвижному, прикреплённому образу жизни или к эндопаразитизму. Так, морфофизиол. Р. претерпели оболочники при переходе от активного к прикреплённому образу жизни (предки их по уровню организации были близки к примитивным хордовым — бесчерепным). Эффектным примером морфофизиол. Р. при переходе к эндопаразитизму служит рачок саккулина, паразитирующий на крабах и во взрослом состоянии лишённый почти всех сложно дифференцир. систем органов, характерных для членистоногих. См. также ст. *Прогресс*.

РЕГУЛЯТОР (от лат. regulo — направляю, упорядочиваю), ген, кодирующий структуру репрессора, функцией к-рого является контроль транскрипции оперона. Мутации в Р., инактивирующие репрессор, приводят к конститутивной (т. е. не зависящей от присутствия эффектора) транскрипции оперона и соответственно к конститутивному синтезу ферментов, кодируемых опероном. Такие мутации, как правило, рецессивны в отличие от аналогичных мутаций оператора. См. также *Оперон*.

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ, органич. соединения, вызывающие стимуляцию или подавление роста и морфогенеза растений. К природным Р. р. р. относятся фитогормоны (ауксины, гиббереллины, цитокинины, этилен, абсцизовая к-та), ингибиторы негормональной природы (нек-рые фенолы, производные мочевины и т. д.), к синтетич.— стимуляторы типа ауксинов (индолилмасляная или нафтилуксусная к-та) и синтетич. ингибиторы (морфактины, ретарданты, дефолианты и др.). Применение Р. р. р. позволяет получить сдвиги в обмене веществ и развитии растений, идентичные тем, к-рые возникают под влиянием опредёл. внеш. условий (длины дня, темп-ры и др.), напр. ускорить образование гене-

ративных органов, усилить или затормозить рост и т. п. В с. х-ве широко используются синтетич. стимуляторы и ингибиторы роста растений для усиления корнеобразования у черенков, улучшения срастания тканей при пересадке растений и прививках, для предотвращения опадения завязей у плодовых деревьев и ягодников, для задержания прорастания клубней картофеля при хранении и т. д. См. также *Ауксины*, *Гиббереллины*, *Фитогормоны*, *Ингибиторы роста растений*.

● Регуляторы роста растений, под ред. Г. С. Муромцева, М., 1979; Никелл Л. Дж., Регуляторы роста растений, пер. с англ., М., 1984.

РЕГУЛЯ́ЦИИ эмбриональные, осуществление нормального целостного развития, а также восстановление нормального плана строения и внутр. структуры развивающегося организма и отд. зачатков его органов после эксперим. нарушений его целостности (удаление или добавление частей, их поворот, пересадка и т. д.). У одних животных (гребневики, круглые черви, асцидии и др.) способность к Р. целого организма из части яйца отсутствует или ограничена самыми ранними стадиями онтогенеза, но иногда появляется на стадиях после метаморфоза. У др. животных (книдарии, иглокожие, нек-рые позвоночные) такая способность сохраняется и на более поздних стадиях и даже (у нек-рых книдарий, плоских червей) во взрослом состоянии. Яйца первой группы животных было принято называть мозаичными, а второй — регуляционными, хотя различия между ними носят в осн. количеств. характер.

РЕДИ́С (*Raphanus sativus* var. *radicula*), одно- и двулетнее овощное растение рода редька. Происходит, по-видимому, из Средиземноморья. В диком состоянии неизвестно; возделывается преим. в умеренных поясах, в СССР — повсеместно.

РЕ́ДИЯ (новолат. redia, от имени Ф. Реди), второе партеногенетич. поколение у трематод, паразитирующее в промежуточном хозяине (моллюске). Развивается в полости тела первого партеногенетич. поколения червя — *спороцисты* или Р. предыдущего поколения. Подвижна, имеет рот, глотку, кишку и родильную пору для выхода личинок — *церкарий*. См. рис. 14 при ст. *Личинка*.

РЕДУКЦИО́ННОЕ ДЕЛЕ́НИЕ, широко употреблявшееся ранее назв. одного из двух делений мейоза — того, при к-ром происходит расхождение гомологичных хромосом. В действительности Р. д. осуществляется путём кроссинговера у одной части бивалента при первом, а у др. части при втором делении мейоза.

РЕДУ́КЦИЯ (от лат. reductio — возвращение, отодвигание назад), недоразвитие или полное исчезновение органа (структуры), нормально развитого у предков (филогенетич. Р.) или на ранних стадиях индивидуального развития (онтогенетич. Р.). См. также *Инволюция*, *Дегенерация*.

РЕДУЦЕ́НТЫ (от лат. reducens, род. падеж reducentis — возвращающий, восстанавливающий), деструкторы, организмы, питающиеся мёртвым органич. веществом и подвергающие его минерализации (деструкции), т. е. разрушению до б. или м. простых неорганич. соединений, к-рые затем используются *продуцентами*.

К Р. обычно относят *сапротрофов*: бактерий, грибы и нек-рых животных (напр., дождевых червей), входящих в детритную трофич. цепь. Строго говоря, к Р. следует относить всех животных (традиционно называемых *консументами*), поскольку в процессе их жизнедеятельности происходит минерализация органич. веществ. Напр., в летнее время в озёрах значит. часть минерального фосфора, необходимого для роста планктонных водорослей, высвобождается в результате экскреции планктонных животных. В наземных экосистемах особенно важное значение имеют почв. Р., вовлекающие в круговорот органич. вещества отмерших растений (они потребляют до 90% первичной продукции леса).

РЕ́ДЬКА (*Raphanus*), род растений сем. крестоцветных. Одно- или двулетние, очень редко многолетние травы. Плод — стручок. 6—8 видов (или 1 полиморфный вид Р. дикая, или полевая,— *R. raphanistrum*), в Европе, Зап. Азии и Сев. Африке, но гл. обр. в Средиземноморье; в СССР — 3 вида. Р. дикая — однолетнее растение, засоряющее поля. Плодоносит до созревания самых ранних культур; плоды разламываются на односемянные части и засоряют почву. Медонос. Р. посевная, или огородная (*R. sativus*), — вид, к к-рому относится также редис. Р. возделывается как овощное растение во мн. странах мира и имеет ряд разновидностей. В СССР выращивают Р. обыкновенную (*R. sativus var. sativus*), с шаровидными или продолговатыми корнеплодами чёрной, серой, красной, белой и др. окраски. Масличная Р. (*R. sativus var. oleifera*), с тонким корнем, содержит в семенах пищевое масло; иногда выращивается на силос.

РЕЗЕДА́ (*Reseda*), род растений сем. резедовых (Resedaceae) порядка каперсовых. Одно-, дву- или многолетние травы. Цветки мелкие, неправильные, в кистях или колосьях. Тычинки и гинецей на андрогинофоре; развит однобокий нектарный диск. Плод — коробочка, на верхушке не замкнутая. Ок. 60 видов, в Евразии и Сев. Африке, но гл. обр. в Средиземноморье. В СССР — 11 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии и на Ю. Зап. Сибири; растут б. ч. по сухим холмам и склонам, нек-рые, напр. Р. жёлтая (*R. lutea*), и как сорные в посевах, на пустырях и т. п. Подземные части Р. жёлтенькой (*R. luteola*) содержат жёлтую краску, пригодную для окрашивания шерсти и шёлка. Р. душистую (*R. odorata*) с ароматными цветками разводят в садах и парках Европы. Родина — Сев. Африка (Ливия).

РЕЗЕРВА́Т (от лат. reservatus — сохранённый), охраняемая природная терр. с режимом, близким к заказнику, где гл. объектом охраны является один из элементов природного комплекса. Объектами охраны могут быть запасы охотничье-промысловых зверей, птиц или рыб, редкие виды животных и растений и пр. Восстановленные запасы ценных видов животных и растений из Р. расселяются или естеств. путём, или путём отлова и вывоза их для интродукции и акклиматизации в др. р-ны. В сов. науч. литературе термин «Р.» применяется гл. обр. по отношению к зарубежным охраняемым терр. (nature reserve). Иногда Р. называют заповедники и заказники, чтобы подчеркнуть их роль в сохранении к.-л. вида животного или растения (напр., Баргузинский заповедник — Р. соболя, Пицунда-Мюссерский — Р. пицундской сосны).

РЕ́ЗУС, бенгальский макак (*Macaca mulatta*, или *M. rhesus*), обезьяна рода макаков. Дл. тела ок. 80 см, хвоста ок. 25 см, масса тела от 8 до 13 кг. Сложение плотное. Волосы желтовато-оливковые, более светлые на животе и внутр. поверхности конечностей. Кожа светлая, в брачный период ярко-красная на лице, седалищных мозолях. «Половая кожа» самок в фолликулярной фазе полового цикла краснеет и набухает. Обитают в Юж. (Индия) и Юго-Вост. (от Непала до Сев. Бирмы) Азии. Образ жизни полудревесный, много времени проводят на земле. Передвигаются на четырёх конечностях, опираясь на ладони и подошвы. Легко ходят на двух ногах. Хорошо плавают и ныряют. Живут стадами, менее организованными, чем у нек-рых др. макаков. Система доминирования-подчинения выражена, но постоянно нарушается, т. к. Р. возбудимы и агрессивны (между ними часты драки). Размножаются в течение всего года, наибольшее число родов приходится на весну и осень. Хорошо размножаются в неволе, легко акклиматизируются в более суровом климате. Постоянные обитатели зоопарков. Издавна используются как лабораторные животные. На Р. были разработаны методы прививок против столбняка, дифтерии, проверялось действие антибиотиков и др. лекарств. препаратов. С помощью сывороток животных, иммунизированных эритроцитами Р., в крови человека обнаружен антиген, назв. резус фактором. См. рис. 12 в табл. 57.

РЕ́ЗУС-ФА́КТОР, Rh-фактор, антиген, содержащийся в эритроцитах человека и макака-резуса. Обнаружен К. Ландштейнером и др. в 1940 в крови людей с помощью сывороток животных, иммунизированных эритроцитами макака-резуса (отсюда назв.). По химич. природе — липопротеид. Передаётся по наследству и не изменяется в течение жизни. Частота встречаемости Р.-ф. у европеоидов — 85%, у монголоидов — 99%. По наличию или отсутствию Р.-ф. выделяют резус-положительные и резус-отрицательные организмы. При переливании резус-отрицат. лицам резус-положит. крови или при резус-конфликтной беременности (мать — резус-отрицательна, плод — резус-положителен) возможны осложнения (гемотрансфузионный шок, гемолитич. болезнь новорождённых и т. д.), обусловленные образованием иммунных антител к Р.-ф.

Р.-ф.— один из осн. антигенов системы резус (см. *Группы крови*), в к-рую входят ещё 5 антигенов. Образование всех антигенов контролируется 3 парами аллельных генов, располож. в 2 хромосомах. В эритроцитах они могут встречаться в разл. сочетаниях (27 фенотипов).

РЕЗЦЫ́ (dentes incisivi), передние однокорневые зубы большинства млекопитающих и человека. Имеют долотообразную форму, с острым режущим краем и служат для захватывания и разрезания пищи (у нек-рых грызунов для рытья нор). Корень конусообразный. Кол-во Р. в каждой половине верх. и ниж. челюсти варьирует от 1 (грызуны) до 5 (сумчатые). У большинства обезьян и человека по 2 Р. в каждой половине челюсти.

РЕКАПИТУЛЯ́ЦИЯ (от лат. recapitulatio — повторение), повторение в эмбриогенезе совр. организмов признаков, имевших место у взрослых предков. Сходство зародышевых признаков высших организмов с особенностями строения взрослых представителей более низкоорганизованных групп впервые отмечено И. Меккелем (1811). Напр., смена головной (пронефрос), туловищной (мезонефрос) и тазовой (метанефрос) почек

в онтогенезе высших позвоночных повторяет последовательность развития органов выделения в филогенезе их предков; дихотомич. ветвление первых листьев у папоротников повторяет дихотомич. ветвление стеблей, характерное для их предков — палеозойских риниофитов. Понимание Р. как результата определённых соотношений онто- и филогенеза стало возможным лишь на основе эволюц. учения Ч. Дарвина. В концепции биогенетич. закона Э. Геккеля (1866) Р. рассматривалась как непосредств. результат эволюц. формирования онтогенеза: признаки взрослых предков после изменения их организации посредством прибавления новой стадии в конце онтогенеза переходили в эмбриональное состояние и повторялись у потомков в качестве зародышевых. А. Н. Северцов (1911—39) показал, что Р. характерна лишь для отд. органов (а не для целых стадий развития всего организма, как полагал Э. Геккель) при их эволюц. преобразованиях по способу *анаболии*.

● Мирзоян Э. Н., Развитие учения о рекапитуляции, М., 1974.

РЕКОМБИНА́ЦИЯ (от лат. re- — приставка, здесь означающая возобновление, повторность действия, и ср.-лат. combinatio — соединение), перераспределение генетич. материала родителей в потомстве, приводящее к наследственной комбинативной изменчивости живых организмов, важной при эволюц. преобразованиях. Универсальный биол. механизм, свойственный всем живым системам — от вирусов до высших растений и животных. Для осуществления Р. у эукариот существует половой процесс, у прокариот — конъюгация, трансформация и трансдукция, а у вирусов — совместная инфекция. Р. происходит в результате расхождения гомологичных хромосом в мейозе или за счёт взаимодействия молекул ДНК, результатом к-рого является перенос участков ДНК с одной молекулы на другую (Р. в узком смысле). Перенос может быть взаимным (реципрокная Р.) и односторонним (нереципрокная Р.). Р. может наблюдаться в соматич. и половых клетках, хотя в митотически делящихся клетках частота Р. ниже, чем в мейозе.

Различают 3 типа Р. в узком смысле: общую, сайтспецифич. и незаконную (неправильную). О б щ а я Р., или *кроссинговер*, у эукариот — обмен между гомологичными последовательностями ДНК, к-рый происходит по всему геному. Она осуществляется в диплоидных и мерозиготных (содержащих часть генома одной или двух объединяющихся клеток или гамет) клетках за счёт процессов разрыва и перевоссоединения гомологичных участков ДНК. При этом формируются гибридные молекулы значит. протяжённости (ок. 1000 пар нуклеотидов), образуемые нитями из разных рекомбинирующих молекул ДНК на основе их комплементарности. С а й т с п е ц и ф и ч. Р. происходит в строго огранич. участках генома размером 10—20 пар нуклеотидов, напр. при включении профагов в геном бактерий. Под н е з а к о н н о й Р., механизм к-рой изучен недостаточно, понимают взаимодействие негомологичных молекул ДНК, приводящее к структурным перестройкам генетич. материала: транслокациям, инверсиям, делециям и т. д. (см. *Хромосомные перестройки*). На основе Р., напр., определяют принадлежность генов к той или иной группе сцепления, строят генетич. карты, отражающие порядок расположения генов в группах сцепления, определяют аллельность мутаций со сходным фенотипич. проявлением. Целенаправленное получение рекомбинантных (гибридных) ДНК лежит в основе *генетической инженерии*.

РЕКО́Н, элементарная единица генетич. рекомбинации, т. е. миним. участка генетич. материала, в пределах к-рого возможна рекомбинация. Термин предложен в 1957 С. Бензером. Вышел из употребления, т. к. установлено, что рекомбинация возможна между соседними парами нуклеотидов ДНК.

РЕКУРРЕ́НЦИЯ (англ. recurrence, франц. récurrence — возобновление, повторение, рецидив, от лат. recurro — бегу назад, возвращаюсь), повторное появление в процессе эволюции сходных форм, а в палеонтологии — целых фаунистич. или флористич. комплексов в разных стратиграфич. горизонтах. Последнее явление связано с миграцией фаун и флор, вытесненных из места первоначального обитания и существовавших нек-рое время за его пределами, а затем, с восстановлением соотв. условий, возвратившихся на старое место без существ. изменений.

РЕЛАКСИ́Н, полипептидный половой гормон мн. позвоночных, вырабатываемый преим. жёлтым телом яичников, а также тканями матки и плацентой. По химич. структуре сходен с инсулином. Подготавливает органы размножения к родам: способствует формированию родового канала, вызывает в конце беременности расслабление связок тазовых костей, особенно лонного сочленения, а во время родов — открытие шейки матки. Наряду с этим Р. понижает тонус матки и её сократит. активность. Концентрация Р. в крови повышается с увеличением срока беременности и достигает максимума перед родами. Секрецию Р. стимулируют прогестерон и эстрадиол. Р. обнаружен также в крови небеременных самок и у самцов.

РЕЛИ́КТЫ (от лат. relictum — остаток), виды и др. таксоны растений и животных, сохранившиеся от исчезнувших, широко распространённых в прошлом флор и фаун. Р. являются все палеоэндемики (см. *Эндемики*), но известны Р. и с более широкими, чаще всего разорванными ареалами (тюльпанное дерево и мн. др.). Р. различают по геол. возрасту флор и фаун, от к-рых они сохранились: третичные (гинкго, секвойя, метасеквойя, виды жужелиц — *Carabus gebleri* и др.), ледниковые (карликовая берёза) и т. п.

РЕ́МЕЗ (*Remiz pendulinus*), птица сем. синицевых. Единств. вид рода. Дл. до 11 см. Клюв острый. Распространён в Евразии; в СССР — в Европ. части (к Ю. от Эстонии), в Ср. Азии и на Ю. Сибири. Селится в зарослях тростника и на деревьях по берегам рек и ручьёв. Висячие шаровидные гнёзда с входной трубкой вьют из пуха ивы или тростника, прикрепляя на концах ветвей или между камышинами. В кладке 4—10 яиц.

Ремез у гнезда с птенцами: *1* — самец; *2* — самка.

РЕМНЕЗУ́БЫ (*Mesoplodon*), род китов сем. клюворылых. Дл. до 6,7 м. Окраска тёмная, брюхо светлее. Клюв узкий, вытянутый, слабо обособлен от низкой жировой подушки. Зубы (одна пара) высокие, уплощённые (отсюда назв.), расположены в передней части ниж. челюсти; у самок обычно не прорезаются. 11 видов, из них 3 в Атлантическом ок., 3 в сев. части Тихого ок., 4 в Юж. полушарии и 1 в тропич. поясе Мирового ок. Редкие животные. В водах СССР, у Командорских о-вов, отмечен командорский Р. (*M. stejnegeri*), в Красной книге СССР.

РЕМНЕЦВЕ́ТНИК (*Loranthus*), род зелёных полупаразитных кустарников сем. ремнецветниковых порядка санталовых. Листья тёмно-зелёные, супротивные или очередные, кожистые, продолговатые или обратнояйцевидные. Цветки с чашевидным расширением оси, обоеполые, реже однополые, мелкие, в метельчатом или колосовидном коротком соцветии. Околоцветник из 4—6 желтовато-зелёных листочков. Плоды ягодообразные, поедаются птицами, разносящими семена. Ок. 600 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках Вост. полушария, немногие — в умеренном поясе Евразии и в Австралии. Обитают Р. на деревьях. В СССР 1 вид — Р. европейский (*L. europaeus*), на Ю.-З. Украины; коричневато-зелёный, вильчатоветвистый листопадный кустарник выс. 10—30 см, с продолговато-эллиптич. листьями; паразитирует на дубе.

РЕМНЕЦЫ́ (Ligulidae), семейство ленточных червей отр. Pseudophyllidea. Тело ремневидное, дл. от 3 см до 2 м. 3 рода, 8 видов, распространены широко. Головной конец не обособлен, с 2 ботриями. Стробила внешне не расчленена или членистая уже на личиночной фазе *плероцеркоида*, паразитирующего в полости тела вторых промежуточных хозяев — пресноводных рыб (карпообразных и нек-рых др. отрядов). Попадая в кишечник рыбоядных птиц (чаек, поганок, цапель и др.), плероцеркоиды через 30—55 час достигают зрелости и продуцируют яйца. В воде из яиц выходят ресничные личинки — *корацидии*, к-рых заглатывают веслоногие рачки — первые промежуточные хозяева. В полости их тела развиваются личинки — *процеркоиды*. Рыба заражается, поедая рачков с процеркоидами, к-рые в полости её тела за 2—12 мес (разные виды Р.) развиваются в инвазионных плероцеркоидов. Плероцеркоиды нек-рых видов Р. могут вызывать энзоотии и гибель карповых рыб в водохранилищах и др. водоёмах.

РЕНАТУРА́ЦИЯ (от лат. re- — приставка, здесь означающая возобновление, обратное действие, и natura — природные свойства), обратный переход молекулы биополимера, напр. белка или нуклеиновой к-ты, из денатурированного (неактивного) состояния в нативное (биологически активное). Если при денатурации белка физико-химич. изменения связаны с переходом полипептидной цепи из плотно упакованного (упорядоченного) состояния в беспорядочное, то при Р. проявляется способность белков к самоорганизации, путь к-рой предопределён последовательностью аминокислот в полипептидной цепи, т. е. её первичной структурой, детерминированной нас-

ледств. информацией. В живых клетках данная информация, вероятно, является решающей для преобразования неупорядоченной полипептидной цепи во время или после её биосинтеза на рибосоме в структуру нативной молекулы белка. При нагревании двухцепочечных молекул ДНК до темп-ры ок. 100°С водородные связи между основаниями разрываются, и комплементарные цепи расходятся — ДНК денатурирует. Однако при медленном охлаждении комплементарные цепи могут вновь соединяться в регулярную двойную спираль. Эта способность ДНК к Р. используется для получения искусств. гибридных молекул ДНК (т. н. молекулярная гибридизация). См. также *Самосборка*.

РЕНИ́Н, протеолитич. фермент позвоночных из группы эндопептидаз; составная часть ренин-ангиотензинной системы. Мол. м. 433 000. Вырабатывается особыми клетками артериол почечных клубочков, затем поступает в кровь и лимфу. Катализирует протеолиз α_2-глобулина сыворотки крови (ангиотензиногена) с образованием декапептида ангиотензина-1 (неактивного ангиотензина), к-рый под действием др. фермента превращается в активный октапептид ангиотензин-2. В мозге, матке, плаценте и др. органах обнаружены ферменты, обладающие активностью Р.

РЕНИ́Н-АНГИОТЕНЗИ́ННАЯ СИСТЕ́МА, ферментная система, осуществляющая биогенез и распад гормона *ангиотензина*; регулирует артериальное давление, функцию почек и водно-солевой обмен организма.

РЕННИ́Н, химозин, протеолитич. фермент; вырабатывается у молодых жвачных животных слизистой оболочкой сычуга в виде неактивного предшественника — пpopеннина, к-рый превращается в Р. в кислой среде под действием пепсина и автокаталитически. В процессе активации мол. м. уменьшается от 36 200 (проренннн) до 30 700 (Р.). Р.— молокосвёртывающий фермент, требует присутствия Са (оптимум рН 4,8). Применяют в сыроварении.

РЕОВИ́РУСЫ (Reoviridae), семейство РНК-содержащих сферич. вирусов. Вирусные частицы диам. 75—80 нм имеют один или два икосаэдрич. капсида. Липопротеидная оболочка отсутствует. Содержат 10—12 фрагментов двухцепочечной линейной РНК (общая мол. м. 15 000 000). Размножаются в цитоплазме. Информационная РНК образуется с участием транскриптазы, присутствующей в вирионах. 6 родов: собственно реовирусы (поражают птиц, млекопитающих), орбивирусы (размножаются в клетках позвоночных и беспозвоночных), ротавирусы (поражают млекопитающих), фитореовирусы и фидживирусы (поражают растения), вирусы группы цитоплазматич. полиэдроза.

● The reoviridae, N. Y., 1983.

РЕОФИ́ЛЬНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от греч. rhéos — течение, поток и *...фил*), организмы, приспособленные к обитанию в текучих водах — реках, ручьях, на мор. мелководьях с приливно-отливными или постоянными течениями. Нек-рые Р. ж. проводят в текучих водах всю жизнь, другие — связаны с ними лишь в определ. периоды, напр. личинки нек-рых подёнок, ручейников и др. насекомых, проходные рыбы. Многие из них — прикреплённые или малоподвижные формы — способны противостоять течению, прирастая или прикрепляясь к субстрату (губки, мшанки, мн. моллюски, нек-рые иглокожие). По способу питания многие Р. ж. — фильтраторы.

РЕ́ПА (*Brassica rapa*), двулетнее растение рода капуста. В первый год развивается розетка листьев и корнеплод, на второй год — цветоносные побеги. Опыление перекрёстное. Р. включает 5 подвидов. Р. дикая (*B. r.* subsp. *sylvestris*), засоряющая посевы, распространена на Ю. Европы и Зап. Азии. Р. европейская, или культурная (*B. r.* subsp. *rapa*), — овощное растение, выращивается во мн. странах Европы, Азии, Сев. Америки; древняя культура. В России Р. возделывалась с начала развития земледелия. К кормовым сортам Р. относится турнепс.

РЕПАРА́ЦИЯ (от лат. reparatio — восстановление), свойственный клеткам всех организмов процесс восстановления природной (нативной) структуры ДНК, повреждённой при нормальном биосинтезе ДНК в клетке, а также физич. или химич. агентами. Осуществляется спец. ферментными системами клетки. Наиб. изучена Р. ДНК бактерий, повреждённой ультрафиолетовыми или ионизирующими излучениями. Обычно рассматривают 3 осн. механизма Р.: фоторепарацию (фотореактивацию), эксцизионную Р. и пострепликативную Р. Фоторепарация заключается в расщеплении ферментом дезоксирибопиримидинфотолиазой, активируемой видимым светом, циклобутановых димеров, возникающих в ДНК под действием ультрафиолетового излучения. Эксцизионная Р. заключается в узнавании повреждения ДНК, вырезании (эксцизии) повреждённого участка, ресинтезе ДНК по матрице интактной цепочки и восстановлении непрерывности цепи ДНК. Пострепликативная Р. включается в тех случаях, когда эксцизионная Р. не справляется с устранением всех повреждений, возникших в ДНК до её репликации. В этом случае воспроизведение повреждённых молекул приводит к появлению молекул с однонитевыми пробелами, а нативная структура восстанавливается с использованием этапа рекомбинации.

Ферменты Р. принимают участие в редупликации и рекомбинации, а также в мутационном процессе. В последнем случае в клетке работает особый тип индуцибельной Р., склонной к ошибкам. В результате происходит восстановление нативной структуры ДНК, однако с искажением заключённой в ней генетич. информации. Мутации, блокирующие процессы Р., часто приводят к повышению или понижению частоты мутационного процесса. Ряд наследств. заболеваний (напр., пигментная ксеродерма, атаксия-телеангиэктазия, прогерия) связан с дефектами систем Р. Штаммы бактерий и дрожжей, дефектные по Р. и обладающие повышенной чувствительностью к повреждающим агентам, используются в качестве индикаторов в генетич. токсикологии.

В радиобиологии под Р. понимают восстановление биол. объектов от повреждений ионизирующим или ультрафиолетовым излучением. У многоклеточных организмов Р. проявляется в форме регенерации повреждённых облучением органов и тканей.

● Смит К., Хэнеуолт Ф., Молекулярная фотобиология, М., пер. с англ., 1972; Жестяников В. Д., Репарация ДНК и ее биологическое значение, Л., 1979; Тимофеев-Ресовский Н. В., Савич А. В., Шальнов М. И., Введение в молекулярную радиобиологию, М., 1981; Friedberg E. C., DNA repair, N. Y., 1985.

РЕПЕ́ЙНИЦА (*Vanessa cardui*), бабочка сем. нимфалид. Крылья в размахе до 60 мм. Распространена повсеместно, кроме Юж. Америки. Яйца откладывает одиночно. Гусеницы обитают на сложноцветных (чертополох и близкие роды), реже на нек-рых др. травянистых растениях; живут в листьях, стянутых шелковинными нитями. Зимуют бабочки. В зависимости от широты местности Р. даёт 1, 2 или 3 поколения. Может совершать дальние миграции. В годы массового размножения повреждает подсолнечник, коноплю, сою, хлопчатник и др. культуры.

РЕПЕЛЛЕ́НТЫ (от лат. repellens, род. падеж repellentis — отталкивающий, отвращающий), природные и синтетич. вещества, отпугивающие животных. Р. воздействуют на дистантные или на контактные хеморецепторы. К Р. относят также вещества, вызывающие отрицат. хемотаксис одноклеточных организмов. Природные Р., выделяемые животными во внеш. среду, отпугивают врагов. Летучие Р. растений отпугивают насекомых. Содержащиеся в растениях фагорепелленты делают их несъедобными для насекомых-фитофагов. Природные и синтетич. вещества, подавляющие питание насекомого-фитофага (т. н. антифиданты), могут быть использованы для борьбы с вредителями растений. Кроме того, Р. широко применяются для защиты людей и животных от нападения кровососущих насекомых, в частности для профилактики трансмиссивных болезней (энцефалитов, лейшманиозов и др.), а также для отпугивания насекомых, портящих одежду, мебель и пр. Р. растит. и животного происхождения (пахучие травы, растительные масла и др.) применяли с древних времён. В качестве Р. используют эффективные химич. (синтетич.) препараты. Ср. *Аттрактанты*.

РЕПЛИКА́ЦИЯ (от позднелат. replicatio — повторение), редупликация, ауторепликация, процесс самовоспроизведения макромолекул нуклеиновых к-т, обеспечивающий точное копирование генетич. информации и передачу её от поколения к поколению. В основе механизма Р. лежит ферментативный синтез ДНК на матрице ДНК или РНК на матрице РНК. Важное место среди ферментов Р. занимает ДНК-зависимая ДНК-полимераза, ведущая синтез со скоростью ок. 1000 нуклеотидов в секунду (у бактерий). Р. ДНК полуконсервативна, т. е. при синтезе двух дочерних молекул ДНК каждая из них содержит одну «старую» и одну «новую» цепочку. Единица Р.— репликон. Фрагменты, синтезируемые в ходе Р., на одной («отстающей») цепи «сшиваются» ферментом ДНК-лигазой. При инициации каждого фрагмента синтезируется короткий участок РНК, к-рый потом заменяется ДНК. Р. ДНК in vivo — очень точный процесс. Частота ошибок, приводящих к спонтанным точковым мутациям, не превышает 10^{-9} на нуклеотид на поколение. В Р. участвуют белки, расплетающие двойную спираль ДНК, стабилизирующие расплетённые участки, предотвращающие запутывание молекул. Р. ДНК у эукариот происходит медленнее (ок. 100 нуклеотидов в секунду), но одновременно во мн. точках одной молекулы ДНК. Р. РНК ограничена узким кругом РНК-содержащих вирусов. Р. наз. также удвоение хромосом, в основе к-рого лежит Р. ДНК.

РЕПЛИКО́Н, единица процесса репликации участка генома, к-рый находится под контролем одной точки инициации (начала) репликации. Термин предложен

Ф. Жакобом и С. Бреннером. Геном прокариот представляет собой, как правило, один Р. От точки инициации репликация идёт в обе стороны, в нек-рых случаях с неравной скоростью. У эукариот геном состоит из многих (часто до неск. десятков тысяч) Р.

РЕ́ПНИЦА (*Pieris rapae*), бабочка сем. белянок. Крылья в размахе 40—50 мм. Распространена в Евразии, Сев. Африке, Сев. Америке. В умеренном поясе — 2 поколения (в мае и июле). Зимует куколка. Яйца, в отличие от капустницы, откладывает всегда поодиночке. Гусеницы живут на растениях сем. крестоцветных, резедовых и настурциевых, могут наносить нек-рый вред огородным и декор. культурам. См. рис. 6 в табл. 26.

РЕПРЕ́ССОР (лат. repressor — ограничивающий, сдерживающий, от reprimo — подавляю, обуздываю), регуляторный белок, подавляющий транскрипцию генов регулируемого им оперона в результате связывания с оператором (регуляторным участком оперона). Это приводит к прекращению синтеза соотв. и РНК и, следовательно, ферментов, кодируемых опероном. Р. синтезируется под контролем гена-регулятора в кол-ве от 10 до 20 молекул на клетку в виде активной, т. е. способной непосредственно связываться с оператором, или неактивной форм. Образование активного Р. характерно для т. н. индуцибельных ферментов, синтез к-рых начинается только при попадании в клетку специфич. низкомолекулярных веществ — индукторов. Связывание индуктора с Р. инактивирует Р. и тем самым открывает синтез соотв. ферментов (индукция). Для т. н. репрессибельных ферментов характерно образование неактивного Р. (апорепрессора), активация к-рого происходит при попадании в клетку низкомолекулярных веществ — корепрессоров. При этом синтез ферментов, кодируемых опероном, прекращается (репрессия). Обычно индукторы и корепрессоры обозначают общим термином — эффекторы. См. также *Регулятор, Оператор, Оперон.*

РЕПРОДУКТИ́ВНЫЕ О́РГАНЫ (от лат. re- — приставка, здесь означающая возобновление, повторение и produco — создаю), органы растений и животных, выполняющие функции размножения. У р а с т е н и й Р. о. представляют собой разл. структуры, обеспечивающие вегетативный, бесполый и половой способы размножения. Р. о. прокариот, у к-рых половой процесс и чередование поколений отсутствуют, представлены покоящимися спорами, гормогониями и др. Р. о. мн. грибов, водорослей, а также мохо- и папоротниковидных, хвощей и плауновидных с выраженным чередованием поколений (спорофит и гаметофит) представлены спорангиями (бесполое) и гаметангиями (половое размножение). У высших семенных растений (голосеменные и покрытосеменные), чередование поколений к рых выступает в скрытой форме и дочерний спорофит (зародыш семени) развивается на материнском спорофите, Р. о., в строгом смысле, являются микро- и мегаспороциты, генеративные клетки пылинок и яйцеклетки. Однако термин Р. о. часто используют в более широком значении, включая такие комплексные генеративные структуры, как цветки и плоды покрытосеменных, стробилы голосеменных (муж. и жен. шишки) и т. п. К Р. о. относятся также органы вегетативного размножения. Р. о. у животных чаще наз. *половыми органами.*

РЕСНИ́ЧКА (cilia), органелла движения или рецепции у клеток животных и нек-рых растений (у муж. гамет нек-рых папоротников, цикадовых и гинкго). Особенно характерны Р. для ресничных простейших (у инфузорий до 14 тыс. на особь), свободноплавающих личинок мн. мор. животных, а также для мерцат. эпителия многоклеточных (до 500 на клетку). Одиночные Р. есть в разл. клетках (фибробласты, нервные, сердечной мышцы, почечного эпителия). Эти Р. неподвижны и лишены центр. пары микротрубочек. Ультраструктура подвижных Р. (кинетоцилий) и механизм их движения аналогичны жгутику, но Р., как правило, короче (5—10 мкм) и имеет в основании одно базальное тельце. Движутся Р. обычно маятникообразно. Биение Р. в многоресничных клетках координировано, что позволяет им создавать ток воды или слизи либо двигать животное или клетку (инфузории, ресничные черви, гребневики, а также гаметы). Неподвижные Р.— стереоцилии являются существ. частью рецепторных клеток. В ряде случаев стереоцилии могут вообще утрачивать микротрубочки (напр., палочки сетчатки глаза). См. рис. при ст. *Жгутик.*

РЕСНИ́ЧНОЕ ТЕ́ЛО, ц и л и а р н о е т е л о (corpus ciliare), часть сосудистой оболочки глаза у наземных позвоночных; утолщённая кромка ткани в передней части глаза в виде кольцевого валика с многочисл. радиальными складками (у человека до 70—80) в области перехода склеры в роговицу. Преобразует сыворотку крови во внутриглазную жидкость, секретируя её в заднюю камеру глаза, и участвует в аккомодации глаза. К Р. т. прикреплены окончания цинновых связок, на к рых подвешен хрусталик. Степень натяжения этих связок, определяемая сокращением цилиарной мышцы, расположенной в строме Р. т., обусловливает у большинства позвоночных изменение формы хрусталика, т. е. аккомодацию. Филогенетически Р. т. впервые появляется у бесхвостых земноводных. См. рис. при ст. *Глаз.*

РЕСНИ́ЧНЫЕ ИНФУЗО́РИИ (Ciliata), класс инфузорий. Включает большую часть видов типа инфузорий. В отличие от сосущих инфузорий тело Р. и. на всех стадиях жизненного цикла имеет полный или частичный ресничный покров, по строению и расположению к-рого их делят на 5 подклассов: равноресничные, спиральноресничные, кругоресничные инфузории, энтодиниоморфы и хонотрихи. Р а в н о р е с н и ч н ы е и н ф у з о р и и (Holotricha) широко распространены и многочисленны. Ресничный покров наиб. простой. Тело равномерно покрыто ресничками или на части тела их нет, у нек-рых они расположены венчиками. Рот иногда редуцирован. Большинство питается бактериями или одноклеточными водорослями, есть хищники (напр., *Didinium*) и паразиты (ихтиофтириус, балантидиум). 5 отр., ок. 4000 видов. К этому подклассу относятся парамеции. С п и р а л ь н о р е с н и ч н ы е и н ф у з о р и и (Spirotricha) разнообразны по формам и экологии. Характеризуются спирально закрученной по часовой стрелке зоной из множества околоротовых мембранелл. 3 отряда, ок. 2000 видов. В этот подкласс входят самые крупные из свободноживущих инфузорий — трубачи; в подотр. тинтиннид (Tintinnoidea)— мор. планктонные инфузории, тело к-рых заключено в хитиноидную раковину; в отр. брюхоресничных инфузорий — ползающие формы, напр. стилонихии. К р у г о р е с н и ч н ы е и н ф у з о р и и (Peritricha) — в осн. сидячие колониальные, изредка одиночные формы. Прикрепляются к растениям, раковинам моллюсков, ракообразным и др. длинными сократимыми или несократимыми стебельками; есть бесстебельчатые формы. Тело без ресничек, за исключением околоротовой зоны, окружённой 3 параллельными рядами ресничек. Размер отд. особей до 100 мкм, крупных колоний — до 1 см. Питаются в осн. бактериями, играют важную роль в биол. очистке воды. Ряд сидячих форм — эктокомменсалы и эктопаразиты водных беспозвоночных и рыб. 2 отр.: сидячие (Sessilida), типичные представители — сувойки, и подвижные (Mobilida), напр. патогенные для рыб триходины. См. также *Энтодиниоморфы, Хонотрихи.* См. рис. при ст. *Инфузории.*

РЕСНИ́ЧНЫЕ ЧЕ́РВИ, т у р б е л л я р и и (Turbellaria), класс плоских червей. Примитивная группа двусторонне-симметричных животных. Происходят, вероятно, от первобытных паренхимулообразных (см. *Паренхимула*) многоклеточных. Тело покрыто ресничным эпителием, дл. от долей мм до 60 см. Рот на переднем конце тела или на его брюшной стороне. Есть глотка. Кишечник мешковидный, иногда с боковыми ветвями, без анального отверстия. У примитивных Р. ч. пищеварение происходит в центр. паренхиме. Органы выделения — протонефридии (у примитивных форм отсутствуют). Нервная система у низших Р. ч. диффузного типа, в толще кожного эпителия, у других состоит из головных ганглиев и неск. пар продольных стволов, соединённых поперечными перемычками. Гермафродиты. У низших Р. ч. яичники производят обычные (энтолецитальные) яйца; у специализир. форм жен. гонады, наряду с яичниками (гермариями), представлены также желточниками (вителляриями), образующими питат. желточные клетки. 11 отрядов, в т. ч. гнатостомулиды, темноцефалы, удонеллиды, а также сериаты (Seriata), к к рым относятся планарии; ок. 3000 видов. Свободноживущие (гл. обр. хищные) Р. ч. обитают в морях и пресных водах всех широт (преим. донные формы); отд. виды — паразиты иглокожих, моллюсков, ракообразных и др. Во влажных тропических лесах есть наземные формы планарий.

● И в а н о в А. В., М а м к а е в Ю. В., Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция, Л., 1973.

РЕ́СТИЕВЫЕ, порядок (Restionales) и сем. (Restionaceae) однодольных растений. Имеют общее происхождение с коммелиновыми. Многолетние травы внешне похожие на ситниковые, осоковые и злаки. Цветки мелкие, однополые или обоеполые, в соцветиях. Околоцветник чашечковидный или венчиковидный. Гинецей синкарпный или паракарпный. Завязь верхняя. Семена с маленьким зародышем и мучнистым эндоспермом. 4 сем., важнейшие — Р. и флагелляриевые (Flagellariaceae). Сем. Р.— самое крупное в порядке. Включает многолетние корневищные ксерофильные травы с листьями, часто редуцированными до влагалищ, вследствие чего ассимилируют гл. обр. стебли и ветви. Цветки обычно однополые, двудомные, в колосках. Плод — коробочка или орешковидный. Ок. 30 родов, 350 видов, гл. обр. в Юж. Африке и в Австралии, неск. видов в тропич. Африке, на о. Мадагаскар, в Индокитае и Чили. В нек рых р нах Р. играют, подобно злакам, большую роль в травянистых

растит. сообществах. Наиб. крупный род (св. 120 видов) — рестио (*Restio*).

РЕТАРДА́ЦИЯ (от лат. retardatio — замедление), замедление темпов эмбрионального развития или запаздывание эмбриональной закладки органа у потомков по сравнению с предками. Термин «Р.» введён Э. Геккелем (1866) для обозначения одной из форм ценогенеза — отрицат. *гетерохронии*. На более поздних стадиях морфогенеза Р. либо компенсируется ускоренным развитием зачатка, либо приводит к *фетализации* — недоразвитию соотв. признаков взрослого организма по сравнению с их состоянием у предков (напр., сохранение личиночной жаберной щели у взрослых амфиум).

РЕТИКУЛОЭНДОТЕЛИА́ЛЬНАЯ СИСТЕ́МА, РЭС, макрофагическая система, совокупность клеток мезенхимного происхождения, объединяемых на основе способности к фагоцитозу; свойственна позвоночным животным и человеку. К РЭС относят клетки ретикулярной ткани, эндотелия синусоидов (расширенных капилляров) кроветворных и др. органов, а также все виды макрофагов, объединяемых на основании общего происхождения из стволовой кроветворной клетки в систему мононуклеарных (одноядерных) фагоцитов. Выполняет защитную функцию, играет существ. роль во внутр. обмене веществ организма.

РЕТИКУЛЯ́РНАЯ ТКАНЬ (от лат. reticulum — сеточка), сетчатая ткань, разновидность соединительной ткани, составляющая основу кроветворных органов и входящая в состав миндалин, зубной мякоти, основы слизистой оболочки кишечника и нек-рых др. органов. Состоит из клеток (ретикулоцитов), к к-рым прилежат ретикулярные волокна, часто образующие сети и состоящие из тонких (диам. 0,02—0,04 мкм) микрофибрилл коллагена, покрытых сложными углеводами (ретикулярные волокна иначе окрашиваются солями серебра, чем коллагеновые, поэтому ранее считали, что они состоят из особого белка — ретикулина). Ретикулярные клетки обладают высокой фагоцитарной способностью и относятся к ретикулоэндотелиальной системе. Р. т. кроветворных органов служит структурной основой т. н. кроветворного микроокружения — комплекса микроанатомич., гуморальных и др. факторов, обеспечивающих размножение и дифференцировку клеток крови. Распространённое представление о возможности превращения ретикулярных клеток в элементы крови (напр., лимфоциты) не подтвердилось.

РЕТИКУЛЯ́РНАЯ ФОРМА́ЦИЯ (formatio reticularis), совокупность нервных структур, расположенных в спинном, продолговатом, среднем мозге и варолиевом мосту и образующих единый функц. комплекс. Филогенетически древняя система двигат. контроля. Хорошо развита у всех позвоночных; состоит из многочисл. обширно ветвящихся нейронов, отростки к-рых имеют разную длину и идут как в восходящем, так и нисходящем направлении. Нейроны Р. ф. могут обособляться в группы (в мозге человека более 40 ретикулярных ядер). Одно из важных свойств нейронов Р. ф. — их высокая химич. чувствительность к разл. гуморальным факторам и фармакологич. веществам (барбитураты), а также конвергенция на них разл. афферентных сигналов. Это обеспечивает непрерывный, тонич. характер активности нейронов. В Р. ф. входит множество путей от сенсорных трактов и др. отделов мозга, что позволяет ей выполнять сложные интегративные функции. В ней находятся представительства дыхательного и сосудодвигат. центров. Нисходящие реципрокные влияния Р. ф. оказывает на спинальные двигат. центры, регулируя разл. виды движений. Генерализованные восходящие тонич. влияния Р. ф. направлены на регуляцию активности коры больших полушарий и могут быть как возбуждающими, так и тормозными. Связь с корой, по-видимому, осуществляется не прямо, а через ядра промежуточного мозга. Полагают, что Р. ф. присущи сложные интегративно-координационные функции, к-рые контролирует кора больших полушарий.

● Наумова Т. С., Физиология ретикулярной формации, М., 1963; Частная физиология нервной системы, Л., 1983 (Руководство по физиологии).

РЕТРОВИ́РУСЫ (от лат. retro — обратно, назад и *вирусы*), семейство РНК-содержащих вирусов. Диам. вирусных частиц 80—100 нм. Капсид икосаэдрический, заключён в липопротеидную оболочку. Содержат неск. фрагментов одноцепочечной линейной РНК (общая мол. м. 10—12 000 000), обратную транскриптазу. Размножаются в клетках птиц, млекопитающих (возможно, и человека). Распространяются без переносчика. Мн. Р. (из подсем. онковирусов) опухолеродны: вызывают лейкозы, саркомы и опухоли молочных желёз.

РЕУТИЛИЗА́ЦИЯ (от лат re- — приставка, здесь означающая повторность действия, и utilis — полезный), повторное использование растениями из стареющих и отмирающих листьев и стеблей низкомолекулярных органич. соединений и элементов минер. питания в результате их оттока по ситовидным трубкам флоэмы к молодым растущим органам. В Р. участвуют углеводы и аминокислоты, появляющиеся в стареющих органах в результате распада полисахаридов и белков, и все элементы минер. питания, кроме Са и В, для к-рых ситовидные трубки непроницаемы. У однолетних растений Р. особенно интенсивна на поздних этапах онтогенеза, когда идёт созревание плодов и семян. У многолетних растений пластич. вещества оттекают из листьев в запасающие органы (клубни, корни, стебли и т. п.) перед листопадом; их Р. начинается при сокодвижении следующей весной. Чтобы усилить Р. и ускорить созревание коробочек у хлопчатника и нек-рых др. культур вызывают опадение листьев спец. препаратами.

РЕФЛЕКСОГЕ́ННАЯ ЗО́НА, рецептивное поле рефлекса, область расположения рецепторов, раздражение к-рых вызывает специфич. безусловный рефлекс. Напр., раздражение поверхности роговицы глаза вызывает рефлекс мигания, слизистой оболочки носоглотки — рефлекс чихания, при раздражении барорецепторов дуги аорты и каротидного синуса изменяется кровяное давление и частота сердцебиений. Формирование Р. з. определено организацией нервных связей, но видоизменяется в процессе индивидуального развития организма. Осуществление рефлекса при раздражении одной и той же Р. з. зависит от функц. состояния организма и от интенсивности раздражения.

РЕФЛЕ́КСЫ (от лат. reflexus — повёрнутый назад, отражённый), реакции организма, осуществляемые нервной системой в ответ на воздействие внеш. или внутр. раздражителей. Представление о Р. было выдвинуто Р. Декартом, относившим их к автоматич. непроизвольным действиям. И. М. Сеченов доказал, что «все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы» («Рефлексы головного мозга», 1863). Эта концепция была развита И. П. Павловым, создавшим учение о *безусловных рефлексах* и *условных рефлексах*.

Эволюц. предшественниками Р. могут рассматриваться реакции типа тропизмов и таксисов. У кишечнополостных животных со слабо дифференцир. диффузной нервной системой Р. носят генерализованный характер. Возникновение Р. связано с появлением отд. нервных клеток, взаимодействующих друг с другом посредством синаптич. контактов. Дальнейшая специализация Р. происходит с появлением и усложнением ЦНС. Биол. значение Р. состоит в поддержании функц. целостности живого организма и постоянства его внутр. среды (*гомеостаз*), а также в обеспечении эффективного взаимодействия организма с внеш. средой (адаптивное поведение). В нормальных условиях Р. осуществляются не изолированно, а объединяются (интегрируются) в сложные рефлекторные акты, имеющие определ. биол. направленность. При этом происходит сложное взаимодействие структур в пределах ЦНС. Усложнение интегративной деятельности ЦНС и её структурной дифференциации составляет основу эволюции адаптивного поведения. Интеграция Р. достигается механизмами координации, сущность к-рых состоит в одноврем. динамике возбуждения и торможения нейронов соотв. нервных образований.

Термин «Р.» применяют для назв. и др. реакций, в осуществлении к-рых не участвует ЦНС: аксон-рефлексы обеспечиваются периферич. частью нервной системы (напр., расширение периферич. кровеносных сосудов при раздражении кожи).

РЕФЛЕКТО́РНАЯ ДУГА́, совокупность нервных образований, участвующих в осу-

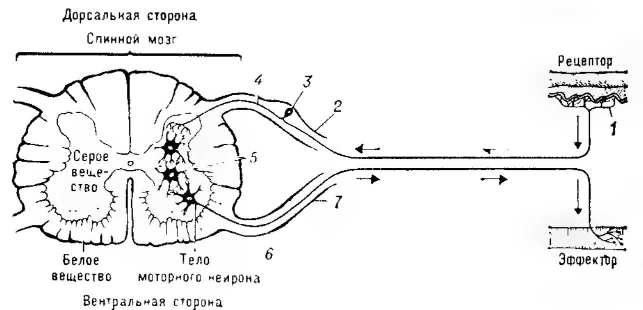


Схема рефлекторной дуги: нервный импульс от рецептора передаётся на дендриты (*1*) афферентного (сенсорного) нейрона. Тело афферентного нейрона (*3*) расположено в ганглии дорсального корешка (*2*), а его аксон (*4*) посредством синапсов связан с одним или несколькими вставочными нейронами (*5*). Импульс от них передаётся на эфферентный (моторный) нейрон и по его аксону (*6*), входящему в состав вентрального корешка (*7*), поступает к эффектору (мышце или железе).

ществлении рефлекса. В состав Р. д. входят: нервные окончания, воспринимающие раздражения (рецепторы); афферентные (чувствительные) нервные волокна, передающие импульсы от рецепторов в ЦНС; нервный центр, состоящий из системы нейронов, воспринимающих возбуждение и передающих его вставочным и эффекторным нейронам через соотв. синапсы; эфферентные (двигательные) нервные волокна, проводящие возбуждение от нервного центра к исполнит. аппаратам; эффекторы — исполнит. органы (мускулатура, железы и др.), меняющие свою деятельность в результате рефлекса. В Р. д. нервный импульс проводится в одном направлении — от афферентного нейрона к эфферентному, что определяется механизмами синаптич. межнейронной передачи. Рефлексы обычно возникают при раздражении не одной, а мн. *рефлексогенных зон*, в т. ч. расположенных в реагирующей области тела (собственный рефлекс).

РЕФРАКТЕ́РНОСТЬ (от франц. refractaire — невосприимчивый), снижение возбудимости клеток, сопровождающее возникновение потенциала действия. Во время пика потенциала действия возбудимость полностью исчезает (а б с о л ю т н а я Р.) вследствие инактивации натриевых и активации калиевых каналов клеточной мембраны. После окончания потенциала действия возбудимость постепенно (в течение неск. миллисекунд) возрастает (о т н о с и т е л ь н а я Р.) до исходной величины вследствие возвращения натриевых каналов из инактивированного состояния в покоящееся (готовое к активации) и закрывания калиевых каналов (падение калиевой проницаемости). Р.— один из факторов, определяющих максимальный (предельный) ритм импульсации клетки. Вещества, удлиняющие период относительной Р. (антиаритмики), уменьшают частоту сердечных сокращений и устраняют нарушения ритма работы сердца.

РЕЦЕПТА́КУЛ (от лат. receptaculum — вместилище, хранилище), стерильная часть плодового тела нек-рых грибов, на к-рой развивается плодущая часть — глеба (у гастеромицетов) и перитеций (у лабульбениевых грибов).

РЕЦЕ́ПТОРЫ (лат. receptor — принимающий, от recipio — принимаю, получаю), спец. чувствит. образования у животных и человека, воспринимающие и преобразующие раздражения из внеш. и внутр. среды в специфич. активность нервной системы. Могут быть представлены как свободными окончаниями нервных волокон, так и дифференцир. нервными окончаниями, расположенными в глубине тканей, а также входить в состав сложноустроенных сенсорных органов. Большая часть Р., особенно высокоспециализированных, воспринимает раздражения из внеш. среды — *экстероцепторы* (органы слуха, зрения, обоняния, вкуса, осязания). О состоянии внутр. органов сигнализируют *интероцепторы*, расположенные в тканях этих органов (сердце, лимфатические и кровеносные сосуды, лёгкие и т. д.) и опорно-двигательного аппарата (мышцы, связки, надкостница и т. д.). Одни Р. служат для получения информации на нек-ром расстоянии от источника раздражения (д и с т а н т н ы е), другие — лишь при непосредств. соприкосновении с ним (к о н т а к т н ы е). В зависимости от вида (модальности) воспринимаемого раздражения различают: *механорецепторы* (Р. органа слуха, органа гравитации, вестибулярного аппарата, тактильные, опорно-двигат. аппарата, барорецепторы сердечно-сосудистой системы и др.); *хеморецепторы* (Р. вкуса и обоняния, сосудистые и тканевые, чувствительные к действию химич. соединений); *фоторецепторы* (Р. органа зрения); терморецепторы (Р. кожи и внутр. органов, воспринимающие температурные колебания, а также центр. термочувствит. нейроны), электрорецепторы (электрочувствительные Р. боковой линии). Иногда выделяют болевые (н о ц и ц е п т и в н ы е) Р. М о н о м о д а л ь н ы е Р. приспособлены для восприятия только одного вида раздражения и могут различаться по степени чувствительности. Так, фоторецепторы позвоночных подразделяются на более чувствительные клетки — палочки (Р. сумеречного зрения) и менее чувствительные — колбочки (обеспечивают дневное светоощущение и цветовое зрение). П о л и м о д а л ь н ы е Р. воспринимают неск. видов раздражений (механич. и температурные, механич. и химич. и т. д.). В п е р в и ч н ы х Р. восприятие внеш. воздействия осуществляется непосредственно окончаниями сенсорного нейрона (напр., Р. кожи, мышц, внутр. органов, обонятельные и тактильные). У в т о р и ч н ы х Р. между раздражителем и сенсорным нейроном располагаются специализированные (рецептирующие) клетки, в к-рых и происходит процесс преобразования энергии внеш. раздражения. Активация сенсорного нейрона происходит опосредованно (вторично) благодаря воздействию медиатора рецептирующей клетки на его окончание (Р. органов слуха, зрения, вкуса, боковой линии, вестибулярного аппарата).

Р. разл. организмов характеризуются многообразием структуры и функций в зависимости от образа жизни и др. биол. факторов. Они обеспечивают организм информацией, необходимой для его существования, и приспособлены к восприятию именно тех сигналов, к-рые существенны для данного вида животного. Напр., у человека отсутствуют электрорецепторы, его глаз не воспринимает поляризацию света, как глаз нек-рых насекомых, а ухо не реагирует на ультразвуковые колебания, как слуховой аппарат летучей мыши или дельфина.

Все Р. специализированы для рецепции определённых, свойственных им раздражений (адекватных). При действии раздражений в Р. возникает изменение разности биоэлектрич. потенциалов на клеточной мембране, т. н. рецепторный потенциал, к-рый либо непосредственно генерирует импульсы в рецепторной клетке, либо приводит к их возникновению в сенсорном нейроне, связанном с Р. посредством синапса. Р. можно возбудить и неадекватным раздражителем. Воздействуя электрич. током на глаз или ухо, можно, напр., вызвать ощущение света или шума. Образное восприятие мира связано с информацией, идущей с экстероцепторов. Информация от интероцепторов не приводит к возникновению чётких ощущений. Функции разл. Р. взаимосвязаны не только через ЦНС, но и вследствие их непосредств. контактов друг с другом. Такое взаимодействие установлено для зрительных и др. Р. Деятельность Р. регулируется ЦНС посредством специальных эфферентных волокон, подходящих к различным рецепторным структурам. См. также *Сенсорные системы*.

В б и о х и м и и Р. называют молекулы или молекулярные комплексы на поверхности клеток, способные распознавать специфич. химич. группировки, молекулы или др. клетки, связывать их и реагировать на это взаимодействие либо конформационными изменениями мембранных белков, либо передачей сигналов внутрь клетки. К рецепторным молекулам относятся антитела, Р. гормонов, медиаторов, вирусов, токсинов и др. Большинство Р. клеточной поверхности является гликопротеидами и ганглиозидами.

РЕЦЕ́ПЦИЯ (от лат. receptio — приём, принятие), восприятие и преобразование (трансформация) энергии разл. раздражителей (механич., термич., электромагнитных, химич. и др.) в нервные сигналы; осуществляется воспринимающими чувствит. нервными образованиями — *рецепторами*. При первичном взаимодействии рецептора с раздражителем возникает т. н. р е ц е п т о р н ы й п о т е н ц и а л, вызывающий при достижении критич. величины (*порога раздражения*) определ. ритмич. разряд импульсов в нервном волокне, отходящем от рецептора. Величина рецепторного потенциала зависит от интенсивности раздражения. Р. раздражений, поступающих из внеш. среды, наз. экстероцепцией, из внутр. среды организма — интероцепцией. См. также *Сенсорные органы*.

РЕЦЕССИ́ВНОСТЬ (от лат. recessus — отступление, удаление), отсутствие фенотипич. проявления одного аллеля у гетерозиготной особи (т. е. у особи, несущей два разных аллеля одного гена). Рецессивные аллели обозначаются строчными буквами *a*, *b* и т. д. Ср. *Доминантность*.

РЕЦИПРО́КНЫЕ СКРЕ́ЩИВАНИЯ (от лат. reciprocus — взаимный), два скрещивания, к-рые характеризуются взаимно противоположным сочетанием анализируемого признака и пола (или типа спаривания) у форм, принимающих участие в этих скрещиваниях. Так, если в одном скрещивании у животных самка имела доминантный признак, а самец — рецессивный, то во втором скрещивании, реципрокном первому, самка должна иметь рецессивный признак, а самец — доминантный. Р. с. используют в генетич. анализе для выявления наследств. факторов, локализованных в Х-хромосоме (см. *Половые хромосомы*). В этом случае в одном из Р. с. наблюдают «крисс-кросс» (крест-накрест) наследование, когда материнский признак передаётся только сыновьям, а отцовский — только дочерям. Кроме того, Р. с. позволяют локализовать цитоплазматические наследственные факторы в случае анизогамии, когда в обоих Р. с. наблюдают передачу потомкам только материнского признака (см. *Наследование цитоплазматическое*).

РЕЧНЫ́Е ДЕЛЬФИ́НЫ (Platanistidae), семейство зубатых китов. Дл. 1,5—3 м. Грудные плавники короткие и широкие. Вместо спинного плавника низкий гребень. Рыло сильно вытянутое и узкое. Зубы многочисленны (от 104 до 242), с изогнутыми и расширенными корнями. Хорошо развиты слух и эхолокация, зрение слабое (у гангского Р. д. хрусталик отсутствует). Обитают преим. в реках Юж. Америки и Юж. Азии и нек-рых озёрах. 4 рода, 5—6 видов: иния (2 вида), гангский дельфин (*Platanista gangetica*; иногда из этого вида выделяют индского дельфина — *P. indi*), китайский озёрный

дельфин (*Lipotes vexillifer*) и лаплатский дельфин (*Pontoporia blainvillei*). 2 последних вида в Красной книге МСОП. Питаются донными беспозвоночными и рыбой.

Позы гангского дельфина во время брачных игр.

РЕЧНЫ́Е РА́КИ, два семейства десятиногих подотр. Reptantia: Astacidae и Parastacidae. Дл. 6—30 см, мадагаскарского Р. р.— до 80 см. Распространены в умеренных поясах, исключая Африку. Помимо рек и ручьёв, Р. р. обитают в пещерных водоёмах. В СССР — 8 видов сем. Astacidae; наибольшее значение имеют 2 вида — широкопалый Р. р. (*Astacus astacus*), в осн. на С.-З. Европ. части (в водоёмах бассейна Балтийского м.), и узкопалый Р. р. (*A. leptodactylus*), гл. обр. в водоёмах бассейнов Каспийского, Чёрного и Азовского морей, в реках и озёрах Зап. Сибири. Совместно эти виды обычно не встречаются. Чувствительны к загрязнению воды. Оба вида — объект промысла и разведения. Колхидский широкопалый рак (*A. colchicus*) и узкопалый рак Пыльцова (*Pontastacus pylzovi*) — в Красной книге СССР. См. рис. 17 при ст. *Ракообразные*.

РЕЧНЫ́Е У́ТКИ (*Anas*), род утиных. В отличие от нырковых уток на заднем пальце имеют очень узкую кожистую оторочку. 37 видов, распространены повсеместно; в СССР — 11 видов: кряква, шилохвость, свиязь, широконоска, 4 вида чирков и др. Кормятся на мелководье не ныряя; растительноядные. Насиживает и водит птенцов только самка. Все Р. у.— важный объект охоты. Кряква — предок домашних пород уток. 5 видов в Красной книге МСОП, мраморный чирок (*A. angustirostris*) — в Красной книге СССР.

РЖА́ВЧИННЫЕ ГРИБЫ́ (Uredinales), порядок базидиальных грибов подкл. телиобазидиомицетов (Teliobasidiomycetidae). Облигатные паразиты высших растений. Мицелий септированный, эндофитный, межклеточный, с гаусториями, через к-рые гриб поглощает питат. вещества; у большинства видов — локальный, редко диффузный, пронизывающий ткани всего растения. Мицелий и споры содержат капли масла, окрашенные липохромом в оранжевый или ржавый цвет (отсюда назв.). Отличит. черта Р. г.— наличие в цикле развития неск. типов спороношений (стадий развития): пикниды с гаплоидными пикноспорами, эцидии с дикариотич. эцидиоспорами, уредоспороношения с дикариотич. уредоспорами, телейтоспороношения с дикариотич. телейтоспорами, базидиоспороношения с гаплоидными базидиоспорами. Слияние ядер дикариона происходит при прорастании телейтоспоры, редукционное деление — в молодой базидии. Разнохозяинные (напр., кронарциум) и однохозяинные (напр., трифрагмиум, фрагмидиум) виды. В нек-рых родах имеются как одно-, так и разнохозяинные виды (пукциния, уромицес). У разнохозяинных Р. г. 2 первые стадии развиваются на промежуточном, а 2 следующие стадии на осн. растении-хозяине. Базидиоспоры образуются на осн. растении-хозяине, но прорастают на промежуточном растении, где из них формируются пикниды с пикноспорами. У нек-рых Р. г. неполный цикл развития. Напр., у видов рода гимноспорангиум (*Gymnosporangium*) образуются эцидии (на груше) и телейтоспоры (на можжевельнике), стадия уредоспороношения отсутствует. 126 родов, ок. 5000 видов, распространены широко. Р. г. иногда вызывают гипертрофию и деформацию поражённых частей растения в виде опухолей, галлов и «ведьминых мётел», чаще проявляются в виде пустул в кожице листа.

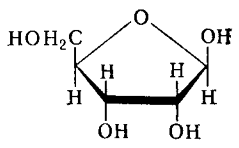
● Ульянищев В. И., Определитель ржавчинных грибов СССР, ч. 2, Л., 1978.

РЖА́НКОВЫЕ, куликовые (Charadriidae), семейство куликов. 36 родов, 160 видов; в СССР — 74 вида (в т. ч. 5 залётных) из 31 рода: зуйки, чибис, кречётка, кулик-сорока, шилоклювка, улиты, плавунчики, камнешарка, турухтан, кулик-лопатень, бекасы, гаршнеп, вальдшнеп, кроншнепы, веретенники и др. В кладке 2—4 яйца. Иногда Р. делят на ряд семейств. Некоторые Р.— объект спортивной охоты. В Красных книгах МСОП (9 видов, 2 подвида) и СССР (8 видов).

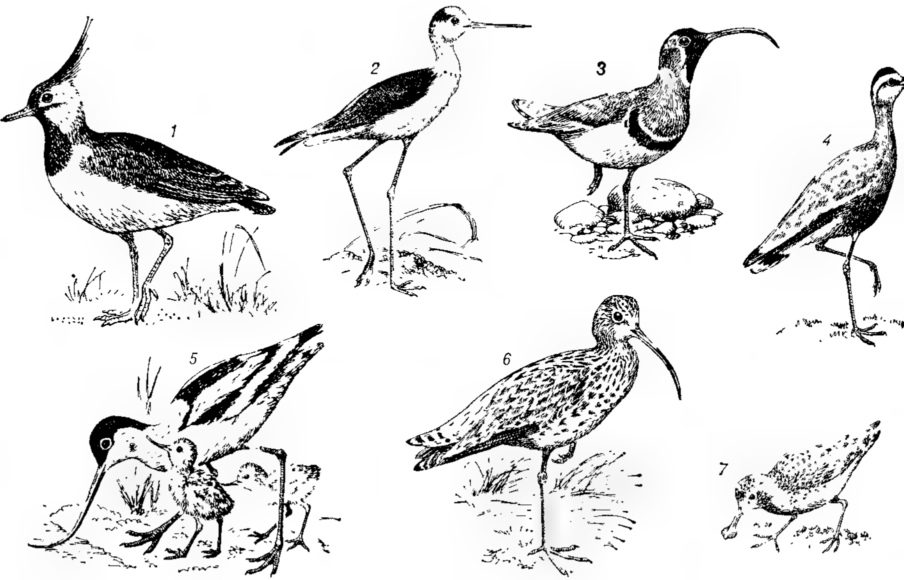
РЖАНКООБРА́ЗНЫЕ (Charadriiformes), отряд птиц. Произошли, видимо, от общего с журавлеобразными предка. Известны с эоцена. Преим. водные и околоводные птицы; очень различны по внеш. виду. 3 подотр.: яканы, кулики и Laro-Limicolae; последний объединяет 8 сем.: тиркушковые, бегунковые, белые ржанки, зобатые бегунки (Thinocoridae), рачьи ржанки, поморниковые, чайковые и чистиковые (система отряда окончательно не установлена и служит предметом дискуссий). Св. 300 видов, в СССР — 134 вида, в т. ч. 10— залётные. Экологически разнородны; распространены от Арктики до берегов Антарктиды. В р-нах с суровой зимой — перелётны. Гнёзда у Р. открытые, на земле или скалах, реже в норах или среди камней. Большинство моногамы. В кладке преим. 2—4 яйца. Птенцы у большинства Р. покидают гнездо сразу после вылупления. Мн. Р. гнездятся колониями. Преим. животноядные. В Красных книгах МСОП (14 видов, 3 подвида) и СССР (14 видов).

● Юдин К. А., Филогения и классификация ржанкообразных, М.—Л., 1965 (Фауна СССР. Птицы, т. 2, в. 1, ч. 1).

РИБО́ЗА, моносахарид из группы пентоз (альдопентоз). В фуранозной форме



D Р. входит в состав рибонуклеиновых к т. Производное Р.— спирт рибит — в составе нек-рых витаминов и ферментов. *D* рибозо-5-фосфат — промежуточный продукт фотосинтеза и пентозофосфатного цикла. При действии АТФ превращается в 5-фосфо-α-*D*-рибозилпирофосфат, к-рый участвует в биосинтезе рибонуклеотидов.



Ржанковые: *1* — чибис (*Vanellus vanellus*); *2* — ходулочник (*Himantopus himantopus*); *3* — серпоклюв (*Ibidorhyncha struthersii*); *4* — кречётка (*Chettusia gregaria*); *5* — шилоклювка (*Recurvirostra avosetta*); *6* — тонкоклювый кроншнеп (*Numenius tenuirostris*); *7* — кулик-лопатень (*Eurynorhynchus pygmeus*).

РИБОНУКЛЕА́ЗЫ, Р Н К - а з ы, ферменты кл. гидролаз из группы нуклеаз, катализирующие реакции расщепления фосфодиэфирных связей в полинуклеотидной цепи РНК. Широко распространены в живых организмах, участвуют в регуляции распада и синтеза РНК в клетках, а также в расщеплении чужеродных для данного организма РНК (напр., РНК вирусов, на чём основано применение Р. в медицине для лечения нек-рых вирусных заболеваний). П а н к р е а т и ч. Р., выделенная из поджелудочной железы быка,— первый фермент, для к-рого была полностью установлена последовательность всех 124 аминокислотных остатков (1960—62) и осуществлён её химич. синтез (1969). Р. используют в биохимич. исследованиях для установления нуклеотидной последовательности в молекулах РНК.

РИБОНУКЛЕЙНОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, Р Н К, нуклеиновые к-ты, содержащие в качестве углеводного компонента рибозу, а в качестве азотистых оснований — аденин, гуанин, урацил, цитозин, а также их модифицированные производные (напр., метилированные). Обязательные компоненты всех живых клеток, мн. вирусов; участвуют в реализации генетич. информации. Пространственная структура РНК представлена в осн. однонитчатой полинуклеотидной цепью (содержит от 75 до 10 000 нуклеотидов), образующей в отд. местах двуспиральные участки по принципу комплементарности оснований. В соответствии с функцией и структурными особенностями различают неск. классов клеточных РНК: рибосомальные (рРНК), транспортные (тРНК), информационные, или матричные (иРНК, или мРНК), и низкомолекулярные РНК (нмРНК). В живой клетке синтез РНК на матрице ДНК (см. *Транскрипция*) осуществляется с помощью фермента РНК-полимеразы. В клетках эукариот обнаружены 3 разные РНК-полимеразы, синтезирующие разные классы РНК. Синтезированная РНК комплементарна матрице ДНК, поскольку порядок включения нуклеотидов в цепь РНК определяется последовательностью нуклеотидов в матрице ДНК, по принципу специфического спаривания оснований. В пределах определ. гена только одна из 2 комплементарных цепей ДНК служит матрицей для синтеза РНК. Молекулы РНК синтезируются обычно в виде предшественников, имеющих бо́льшую мол. м., чем функционально активные молекулы. Р и б о с о м а л ь н ы е Р Н К высокомолекулярны и составляют ок. 80% всех клеточных РНК. В клетках эукариот синтез рРНК локализован в ядрышке и осуществляется РНК-полимеразой I; геном содержит от 50 до 1000 идентичных копий генов, кодирующих рРНК. Рибосомальные гены расположены в виде протяжённых тандемов и локализованы в одной или неск. хромосомах. В результате взаимодействия этих участков со специфич. белками образуются ядрышки. Связываясь с определ. белками, рРНК организуют важнейший аппарат клетки — рибосомы, обеспечивающие синтез всех клеточных белков. На рРНК приходится ок. 60% массы рибосомы. Т р а н с п о р т н ы е Р Н К низкомолекулярны (мол. м. ок. 25 000), их структура наиб. изучена по сравнению с др. классами РНК; синтезируются при помощи РНК-полимеразы III в виде предшественников. Структура молекул тРНК отличается эволюц. консервативностью, что, по-видимому, связано с высокой степенью их функц. специализации. На основании данных о первичной структуре неск. тРНК показано, что существует один способ двумерной укладки цепей тРНК, дающий макс. кол-во спаренных участков: все известные тРНК образуют вторичные структуры, напоминающие по форме клеверный лист. Третичная структура, образуемая при участии дополнит. водородных связей, напоминает по форме латинскую букву *L*. Осн. функция тРНК — связывание соотв. аминокислоты (происходит за счёт образования ковалентной связи между карбоксильной группой аминокислоты и остатком концевой рибозы тРНК) и перенос её на рибосому с помощью фермента аминоацил-синтетазы, способной специфически «узнавать» как аминокислоту, так и соответствующую ей тРНК. Для каждой аминокислоты существует специфич. аминоацилсинтетаза и тРНК. В ряде случаев для одной и той же аминокислоты имеется две или более тРНК, т. к. одна аминокислота может кодироваться неск. разными кодонами (вырожденность кода). И н ф о р м а ц и о н н ы е, или м а т р и ч н ы е, Р Н К наиб. разнообразны по мол. м. (от $0,05 \times 10^6$ до 4×10^6). Они составляют ок. 2% от общего кол-ва РНК в клетке, служат матрицами для синтеза клеточных белков. В клетках эукариот синтез мРНК осуществляется в ядре, откуда в составе специфич. рибонуклеопротеидных частиц (информосом) мРНК транспортируется в цитоплазму. Синтез длинных предшественников мРНК (про-мРНК), содержащих некодирующие участки, и их дальнейшие значит. превращения — характерная особенность эукариот. Некодирующие участки (интроны) распределены по всей длине молекулы про-мРНК. Процесс выщепления интронов и дальнейшая компоновка кодирующих участков (сплайсинг) направляется спец. клеточными механизмами (см. *Процессинг*). Зрелая мРНК содержит 5′-и 3′ концевые нетранслируемые последовательности, длина к-рых варьирует у разных мРНК. В 5-′концевой последовательности имеется участок, необходимый для связывания мРНК с рибосомой. Роль этих нетранслируемых последовательностей неизвестна. На 5′-конце мРНК эукариот обычно имеется метилированный по 7′-положению гуанозин («кэп»-структура), связанный 5′-5′ пирофосфатной связью с последующим основанием. В большинстве случаев 3′-конец мРНК завершается протяжённой (до 250 оснований) гомополимерной последовательностью (полиаденилатом), к-рая добавляется к мРНК после завершения её транскрипции. У прокариот синтезированная мРНК не претерпевает существ. изменений. Н и з к о м о л е к у л я р н ы е Р Н К (нмРНК) разнообразны по функции, структуре и размерам (от 70 до 300 оснований). Рибосомальные нмРНК— 5S рРНК и 5,8S рРНК входят в состав 60 S субчастиц рибосом, нмРНК др. типа обнаружены в ядре и цитоплазме эукариот в составе рибонуклеопротеидных частиц (РНП-частиц). Предполагается, что РНП-частицы выполняют важную роль в механизме сплайсинга про-мРНК, в синтезе белков, секретируемых клеткой. Нек-рые ферменты (напр., изомераза амилаза, панкреатическая рибонуклеаза) содержат нмРНК в качестве необходимого структурного элемента. Функция большинства нмРНК не ясна.

У РНК-содержащих вирусов геномы представлены двуспиральной или односпиральной РНК. Структурная организация геномных РНК нек-рых вирусов сходна с мРНК эукариот и подобно последней может непосредственно транслироваться. У др. вирусов транслируется только РНК, комплементарная геномной цепи. Перечисленные выше классы РНК далеко не исчерпывают всё многообразие РНК, встречающихся в живой природе.

РИБОНУКЛЕОТИ́ДЫ, нуклеотиды, содержащие углевод рибозу, а также пуриновое (аденин или гуанин) или пиримидиновое (цитозин или урацил) основание и один или неск. остатков фосфорной к-ты. Мономеры, из к-рых состоят РНК и предшественники этих к-т. Входят в состав нек-рых коферментов.

РИБОСО́МА (от «рибонуклеиновая кислота» и *сома*), органоид клетки, осуществляющий биосинтез белка. Представляет собой частицу сложной формы диам. ок. 20 нм. Р. состоит из 2 неравных субчастиц (субъединиц) — большой и малой, на к-рые может диссоциировать. Различают 2 осн. типа Р.— эукариотные (с константами седиментации: целой Р.— 80 S, малой субчастицы — 40 S, большой — 60 S) и прокариотные (соответственно 70 S, 30 S и 50 S). Кроме того, в митохондриях и хлоропластах содержатся мелкие Р. (константа седиментации 55 S—70 S), осуществляющие автономный синтез белка. В бактериальной клетке содержится 10^4 — 10^5 Р. В состав Р. входит рРНК (3 молекулы у прокариот и 4 — у эукариот) и белки. Молекулы рРНК составляют 50—63% массы Р. и образуют её структурный каркас. Каждый из белков Р. представлен в ней одной молекулой, т. е. на одну Р. приходится неск. десятков разных белков (ок. 55 для Р. прокариот и ок. 100 для Р. эукариот). Большинство белков специфически связано с определ. участками рРНК. Нек-рые белки — т. н. факторы инициации (начала), элонгации (продолжения) и терминации (окончания) — входят в состав Р. только во время биосинтеза белка. В отсутствие биосинтеза белка субчастицы Р. находятся в динамич. равновесии с целыми Р. При начале трансляции с малой субчастицей связываются иРНК, формилметионил-тРНК и факторы инициации; затем этот комплекс присоединяется к большой субчастице. Связь оказывается очень прочной и исчезает только после терминации. Ассоциация выделенных субчастиц Р. осуществляется только при наличии двухвалентных катионов, в физиол. условиях в ней участвует Mg^{2+}. Р. имеет специфич. места для присоединения аминоацил-тРНК, пептидил-тРНК, места образования пептидной связи и гидролиза гуанозинтрифосфата, что обеспечивает постепенное скольжение Р. вдоль молекулы иРНК при синтезе полипептидной цепи. Одну молекулу иРНК могут одновременно транслировать неск. Р., образуя ком-

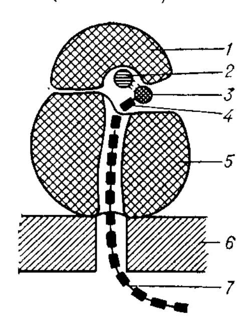


Схема строения рибосомы, сидящей на мембране эндоплазматической сети: *1* — малая субъединица; *2* — иРНК; *3* — аминоацил — тРНК; *4* — аминокислота; *5* — большая субъединица; *6* — мембрана эндоплазматической сети; *7* — синтезируемая полипептидная цепь.

плекс — полирибосому (полисому). Кол-во полирибосом в клетке указывает на интенсивность биосинтеза белка. В эукариотных клетках часть Р. связана спец. белками большой субчастицы с мембранами эндоплазматич. сети. Эти Р. синтезируют в осн. белки, к-рые поступают в комплекс Гольджи и секретируются клеткой. Р., расположенные в гиалоплазме, синтезируют белки для собств. нужд клетки. У эукариот Р. образуются в ядрышке. На ядрышковой ДНК синтезируются предшественники рРНК, к-рые покрываются поступающими из цитоплазмы рибосомальными белками, расщепляются до нужных размеров и формируют рибосомные субчастицы, к-рые выходят в цитоплазму. Полностью сформированных Р. в ядре нет. Осн. массу клеточной РНК составляет рРНК. Она обусловливает базофильную окраску ядрышка и участков эргастоплазмы (напр., *Ниссля вещества* в нейронах).

● Спирин А. С., Гаврилова Л. П., Рибосома, 2 изд., М., 1971.

РИБОФЛАВИН, лактофлавин, витамин B_2, производное гетероциклич. соединения изоаллоксазина, связанное с многоатомным спиртом рибитом. Синтезируется микроорганизмами, растениями. Животные должны получать его с пищей. В форме флавиновых кофер-

CH_2—CH—CH—CH—CH_2—OH
OH OH OH
H_3C N N O
NH
H_3C N
O

ментов (ФАД и ФМН), входящих в состав флавиновых оксидоредуктаз, участвует в транспорте водорода в процессе тканевого дыхания, в обмене аминокислот. Недостаток Р. приводит к поражениям кожи, слизистых оболочек, к нарушению зрения. Богаты Р. дрожжи, бобы, мясо, молоко, яичный желток. Суточная потребность человека 2—2,5 мг. Применяют в медицине и в качестве пищ. красителя.

РИБУЛО́ЗА, моносахарид из группы пентоз (кетопентоз). В свободном виде в природе не встречается. Рибулозо-5-фосфат — промежуточный продукт *пентозофосфатного пути* превращения углеводов и фотосинтеза; в последнем участвует также рибулозо-1,5-дифосфат.

РИЗИ́НА (от греч. rhíza — корень), орган прикрепления таллома листоватых лишайников к субстрату. Имеет вид толстого тяжа, образованного гифами гриба; снаружи покрыт коровым слоем.

РИЗО́ИД (от греч. rhíza — корень и éidos — вид), нитевидное корнеподобное образование у мхов, лишайников, нек-рых водорослей и грибов (хитридиевых, зигомицетов), служащее для закрепления таллома на субстрате и поглощения из него воды и питат. веществ.

РИЗОКТО́НИЯ (*Rhizoctonia*), род несовершенных грибов. Мицелий коричневый, образованный длинными клетками. Склероции размером ок. 1,5 мм, коричневые или чёрные, разнообразной формы. Ок. 15 видов, распространены широко. Паразитируют гл. обр. на корнях и др. подземных частях растений. Наиб. известна Р. картофельная (*R. solani*), вызывающая чёрную паршу картофеля.

РИЗОМО́РФЫ (от греч. rhíza — корень и morphḗ — форма, вид), шнуровидные сплетения гиф мн. базидиальных грибов (опёнок, трутовые грибы). Длина до неск. метров. Служат для проведения питат. веществ к плодовым телам. Р. разл. паразитич. трутовых грибов и опёнка могут осуществлять заражение здоровых деревьев от близко расположенных больных, а также повреждать постройки (у домовых грибов).

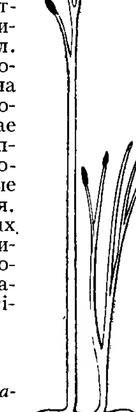
РИЗОСФЕ́РА (от греч. rhíza — корень и sphâira — шар), слой почвы (2—3 мм), непосредственно прилегающий к корню растения и характеризующийся повышенным содержанием микроорганизмов. Состав микрофлоры Р. зависит гл. обр. от типа почвы, вида и возраста растений. Действие микроорганизмов Р. многообразно: они переводят нек-рые трудноусвояемые растениями соединения почвы в легкоусвояемые, синтезируют биологически активные вещества, вступают в симбиоз с растениями (см. *Клубеньковые бактерии*, *Микориза*), выделяют токсины, участвуют в денитрификации и др.

РИЗОФО́РА (*Rhizophora*), род растений сем. ризофоровых порядка миртовых. Вечнозелёные деревья выс. 10—15 м, Р. остроконечная (*R. mucronata*) — до 30 м. Листья супротивные, овальные, кожистые. Цветки одиночные или в небольших соцветиях, с кожистыми чашелистиками и белыми опушёнными лепестками. Плод деревянистый, грушевидной формы, с одним семенем, к-рое прорастает внутри плода, висящего на дереве (вивипария). Веретеновидный зелёный проросток пробивает стенку плода, быстро растёт, достигая у Р. остроконечной 1 м. Через 7—10 мес проростки опадают и укореняются в иле; часто, смытые волнами, они обеспечивают расселение Р. по побережьям. 7 видов, 3 — в тропиках по берегам Атлантич. ок. (гл. обр. Р. мангле — *R. mangle*), остальные — в Вост. полушарии. На о-вах Тихого ок. встречаются естеств. межвидовые гибриды *R. lamarckii* и *R. selala*. Образуют мангровые заросли по тропич. мор. побережьям. В ниж. части стволов и на ветвях образуются придаточные корни, закрепляющие деревья в иле.

РИККЕ́ТСИИ (Rickettsiaceae), семейство бактерий. Названы по имени Х. Т. Риккетса, впервые описавшего возбудителя пятнистой лихорадки Скалистых гор. Типичный род *Rickettsia* представлен плеоморфными, чаще кокковидными или палочковидными клетками (0,2—0,6 мкм ×0,4—2,0 мкм), к-рые неподвижны, грамотрицательны, размножаются бинарным делением, спор не образуют. Облигатные внутриклеточные паразиты членистоногих и теплокровных животных, использующие готовые питат. вещества из клеток организма-хозяина. Возбудители сыпного тифа, пятнистой лихорадки Скалистых гор, клещевого риккетсиоза Сев. Азии, лихорадки Ку и др. тяжёлых заболеваний человека и животных. Термин «Р.» нередко употребляют для обозначения риккетсиоподобных бактерий порядков Rickettsiales и Chlamydiales.

РИЛИ́ЗИНГ-ГОРМО́НЫ, рилизинг-факторы (от англ. release — освобождать, выпускать), нейрогормоны мн. позвоночных, синтезируемые мелкоклеточными ядрами гипоталамуса и стимулирующие (либерины) или угнетающие (статины) выработку и выделение т. н. тропных гормонов гипофиза; обеспечивают взаимодействие высших отделов ЦНС и эндокринной системы. По химич. природе — пептиды. Р.-г. выделяются из гипоталамуса в ответ на нервные или химич. стимулы и транспортируются с кровью в гипофиз по гипоталамо-гипофизарной портальной системе. Обнаружены 7 стимулирующих (кортиколиберин, тиролиберин, соматолиберин, люлиберин, фоллиберин, пролактолиберин, меланолиберин) и 3 ингибирующих (пролактостатин, меланостатин, соматостатин) секреторную функцию гипофиза Р.-г. Из них тиролиберин, гонадолиберин, кортиколиберин, соматолиберин и соматостатин выделены в чистом виде и установлена их химич. структура. Нек-рые Р. г. синтезируются и секретируются в клетках др. органов. Напр., соматостатин, тормозящий секрецию аденогипофизом соматотропина, обнаруживается в желудке и поджелудочной железе и участвует в локальных механизмах регуляции секреции этих органов.

РИНИОФИ́ТЫ (Rhyniophyta), псилофиты (Psilophyta), пропteridофиты (Propteridophyta), отдел вымерших древнейших высших растений. Известны с силура до верхнего девона. Имели гладкие или покрытые эмергенцами протостелические побеги. Листья и корни отсутствовали. У более продвинутых родов выделялась гл. ось. Спорангии с многослойной стенкой сидели на концах осей или по их бокам, в последнем случае часто были собраны в группы (фертильные зоны). Споры трёхлучевые. Наземные или полуводные растения. Выделяют неск. крупных групп Р., напр. порядки: риниевые (Rhyniales), зостерофилловые (Zosterophyllales), тримерофитовые (Trimerophytales), горнеофитовые (Horneophytales), филогенетич. связи к-рых плохо изучены. В более узком понимании отдел Р. включает класс риниопсиды (Rhyniopsida) с 2 порядками — риниевые (Rhyniales) и псилофитовые, или тримерофитовые (Psilophytales, или Trimerophytales). Зостерофилловые (иногда выделяются в отдел), видимо, дали начало плауновидным, а риниевые через тримерофитовых — прапапоротникам и прогимноспермам. См. также рис. 5, 7, 10 в табл. 35.

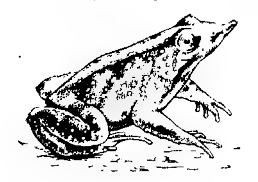


Риния большая (*Rhynia major*) — реконструкция.

РИНОВИ́РУСЫ (*Rhinovirus*), род РНК-содержащих вирусов сем. пикорнавирусов. Диам. вирусных частиц 20—30 нм. Поражают верхние дыхат. пути позвоночных.

РИНОДЕ́РМЫ (Rhinodermatidae), семейство бесхвостых земноводных. Дл. ок. 3 см. Внешне напоминают мелких лягушек. Обе челюсти без зубов. На конце морды заострённый мягкий отросток, к-рый сидящее в воде животное выставляет наружу для дыхания. Окраска сильно варьирует. 1 род, 2 вида, в Юж. Америке. Наиб. известна Р. Дарвина (*Rhinoderma darwini*), распространённая в горах Чили. Обитают преим. в воде. Питаются гл. обр. насекомыми. Во время размножения самка откладывает во влажный

мох крупные яйца, к-рые самец после оплодотворения захватывает в особый горловой мешок, расположенный под кожей на груди и брюхе (одновременно в нём могут помещаться 20—30 яиц). Первоначально личинки питаются остатками желтка, затем обмен веществ осуществляется через кровеносные сосуды стенки

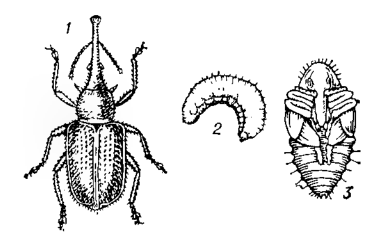


Ринодерма Дарвина.

мешка, с к-рой срастается поверхность спины и хвоста личинки. По мере завершения метаморфоза детёныши по одному выходят из мешка.

РИНОПИТЕ́КИ, гималайские носатые тонкотелы (*Rhynopithecus*), род тонкотелых обезьян. Дл. тела 50—85 см, хвост почти такой же длины. Отличается от др. тонкотелых обезьян более плотным телосложением и относительно короткими конечностями. Нос со вздёрнутым вверх кончиком. Цвет густых длинных волос на теле шоколадно-коричневый, сероватый, золотисто-оранжевый. 2 вида, в горных лесах Юж. Китая и Сев. Вьетнама. Образ жизни на воле почти не изучен. Рокселланов Р. (*R. roxellanae*) — в Красной книге МСОП.

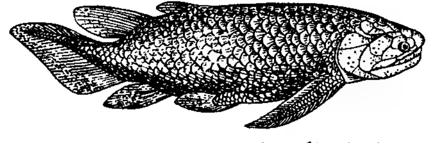
РИНХИ́ТЫ (*Rhynchites*), род жуков сем. трубковёртов. Дл. 5—13 мм, 17 видов, распространены в Голарктике; в СССР — 9 видов. Питаются плодами растений сем. розовых. Самка прогрызает околоплодник и откладывает яйца в мякоть



Вишнёвый слоник: *1* — жук; *2* — личинка; *3* — куколка.

или в косточку плода, затем подгрызает плодоножку, отчего плод вскоре опадает. Личинка развивается внутри плода. Вредят вишне, сливе, яблоне, груше, миндалю и др., особенно опасны казарка плодовая (*R. bacchus*), дл. ок. 5 мм, и вишнёвый слоник (*R. auratus*), дл. 6—9 мм. См. также рис. 17 и 24 в табл. 29.

РИПИДИ́СТИИ (Rhipidistia), отряд вымерших кистепёрых рыб. Известны из раннего девона — ранней перми всех материков. Р.— вероятные предки пер-



Голоптихиус *Holoptychius flemingi*.

вых наземных позвоночных — примитивных земноводных. Дл. до 5 м. Чешуя космоидная. Мозговой череп полностью окостеневший, разделён на 2 отдела, есть хоаны. Зубы заострённые, бороздчатые снаружи, лабиринтовидные. Парные плавники в виде мясистых лопастей, со специфич. внутр. скелетом, вероятно, давали возможность при пересыхании или обмелении водоёма переползать в другой. Спинных плавников 2, хвост эпицеркный. Преим. пресноводные, реже морские; активные хищники. 2 подотр.: голоптихии (Holoptychioidei) и остеолепиды (Osteolepidoidei).

РИС (*Oryza*), род однолетних и многолетних растений сем. злаков. Ок. 20 видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. поясах Юж. и Вост. Азии, Африки, Америки, Австралии. В умеренных поясах в культуре 2 вида: Р. посевной (*O. sativa*), широко распространённый в тропич. поясе, и Р. голый, или африканский (*O. glaberrima*), выращиваемый в Зап. Африке. Р. посевной — яровое однолетнее растение выс. 60—150 см (нек-рые сорта до 2—3 м). Соцветие — метёлка, колоски одноцветковые. Плод — зерновка с плотно прилегающими цветковыми чешуями. Очищенное от чешуй зерно содержит 75% углеводов (в осн. крахмала), 7,7% белка, 0,4% жира, 14% воды. Р. выращивают гл. обр. на заливных полях, в отд. районах Африки, Азии и Америки культивируют суходольный Р. Согласно археол. данным, возделывание Р. посевного возникло в Юго-Вост. Азии более 7 тыс. лет назад. В Африке Р. голый начали выращивать в басс. р. Нигер, по-видимому, в сер. 2-го тыс. до н. э. Начало рисосеяния на терр. СССР точно не установлено, однако уже во 2—3 вв. до н. э. в Ср. Азии Р. был распространённой культурой. Осн. продукт питания более чем для 1/3 населения земного шара; его многочисл. сорта (созданы мн. десятки тысяч) выращиваются от 50° с. ш. до 40° ю. ш. Рисовая солома — ценное сырьё для плетёных изделий и произ-ва бумаги.

● Грист Д., Рис, пер. с англ., М., 1959; Дао Тхе Туан, Происхождение, систематика и экология риса, Таш., 1960.

РИТУА́Л у животных (лат. ritualis — обрядовый, от ritus — торжественная церемония), стереотип взаимодействий между особями одного вида в определ. стандартных ситуациях (конфликт с соседом на границе терр., образование брачной пары, проявление превосходства доминирующей особи над подчинённой и т. д.). Согласно этологич. концепции, стереотипность Р. обусловлена стереотипностью *демонстраций* каждого участника взаимодействия, а порядок обмена демонстрациями (движением, звуками) строго предопределён и подобен обмену традиц. действиями или репликами в ритуальных церемониях человека. Ритуальными считают многие, часто весьма причудливые формы поведения самцов при ухаживании за самками: преподнесение самкам корма (ритуальное кормление), непищевых объектов (напр., полого шара из шёлковых нитей у мухтолкунчиков), конструирование самцами спец. построек для токования (украшенные перьями и раковинами беседки у беседковых птиц) и т. д. Развитие ритуальных движений и звуков (т. н. ритуализация) происходит под действием естеств. (в частности, полового) отбора из элементов повседневной активности — локомоторной, кормовой, комфортной (связанной с гигиеной тела), гнездостроительной. Отбор идёт на повышение «экстравагантности», выразительности движений за счёт изменения их амплитуды, скорости, координации с др. движениями.

РИФЕ́Й (от лат. Riphaei montes — Рифейские горы; так иногда в древности называли Урал), верхний докембрий, верхний протерозой, эра, предшествующая палеозою. Начало по абс. исчислению 1650±50 млн. лет, конец — 650—680±20 млн. лет назад, длительность ок. 1000 млн. лет. Были широко распространены прокариоты (цианобактерии). Многочисл. разнообразные строматолиты рифейских пород указывают на массовое распространение в это время водорослей. В конце Р. известны многоклеточные эукариоты. См. *Геохронологическая шкала.*

РИЦИНУЛЕ́И (Ricinulei), отряд паукообразных. Дл. 5—10 мм. Головогрудь прикрыта сплошным щитом, передний конец к рого подвижен и закрывает педипальпы и короткие клешневидные хелицеры. Брюшко короткое, из 9 члеников, заканчивается небольшим заднебрюшием с анусом. Дыхание трахейное. Глаза отсутствуют. Ок. 35 видов, во влажных тропиках Зап. Африки и Юж. Америки. Обитают в растит. подстилке, под корой и в пещерах.

РИ́ЧЧИЯ (*Riccia*), род маршанциевых мхов. Дихотомически разветвлённый таллом из основной (нижней) и ассимиляционной (верхней) тканей, обычно образует розетки диам. до 2 см с ризоидами. Антеридии, архегонии и спорогоны (округлая коробочка без ножки и стопы) погружены в верхнюю часть таллома. Ок. 200 видов, гл. обр. наземных, реже водных, плавающих; распространены на всех континентах, чаще в юж. широтах и Юж. полушарии. В СССР — ок. 20 видов. См. рис. 2 в табл. 11.

РИШТА́, мединский струнец (*Dracunculus medinensis*), нематода отр. Spirurida. Дл. самки до 1,5 м, толщина до 1/5 мм, самец не обнаружен. Паразитирует преим. в подкожной клетчатке млекопитающих, вызывая опасное заболевание — дракункулёз. Развитие с промежуточным хозяином. У человека преим. в подкожной клетчатке ног, а также в лимфатич. сосудах и железах паразитирует взрослая самка Р., рождающая множество личинок. В месте локализации паразита появляется затвердение, затем кожа изъязвляется и через её разрывы личинки (напр., при мытье ног больным) попадают в воду, где их заглатывают промежуточные хозяева — рачки-циклопы. Человек заражается, проглатывая циклопов с личинками Р. при питье сырой воды. Распространена Р. в тропиках и субтропиках. В СССР дракункулёз ликвидирован.

РОБА́ЛО, снуки (*Centropomus*), род рыб сем. робаловых (Centropomidae) отр. окунеобразных. Дл. 30—90 см. Голова сплюснутая. Рот большой, с выступающей вперёд ниж. челюстью. 8 видов, в тропич. мор. водах у зап. и вост. берегов Америки и в Карибском м., гл. обр. в эстуариях. Нерест в солоноватых водах. Во время нереста образуют скопления. Хищники, активны ночью. Питаются рыбой и ракообразными. Ценный объект промысла.

РОБИ́НИЯ (*Robinia*), род листопадных, часто колючих деревьев или кустарников сем. бобовых. Листья непарноперистосложные; основание черешка образует покрывало, защищающее пазушные почки. Цветки белые, розовые и красные, в кистях. Плоды линейные или продолговатые, сплюснутые, узкокрылатые, растрескивающиеся. Ок. 20 видов, в Сев. и Центр. Америке; в СССР неск. видов в культуре. Р. лжеакация (*R. pseudacacia*),

более известная как белая акация,— дерево с ажурной раскидистой кроной, выс. до 25 м; цветки белые, душистые, в поникающих кистях. Цветёт в конце весны — начале лета с 4 лет. Растёт быстро, живёт до 50 лет, хорошо переносит загазованность и запылённость воздуха, обрезку ветвей; устойчива к пожарам. Корневая система мощная и глубокая. Древесина плотная, прочная, с тёмно-жёлтым ядром и светлой заболонью, хорошо полируется, идёт на изготовление мебели и т. п. Один из лучших медоносов. Завезена из Америки в Европу в нач. 17 в., широко культивируется во мн. странах, в СССР — гл. обр. на юге Европ. части и на Кавказе, в садах и парках, используется для освоения песков, малоплодородных и засолённых почв, склонов оврагов. См. рис. 1 в табл. 20.

РОГ ТРИТО́НА (*Charonia tritonis*), мор. моллюск сем. Cymatiidae подкл. переднежаберных. Раковина крупная (дл. до 45 см), с высоким завитком, приподнятыми пятнистыми спиральными килями. Встречается в Индийском и зап. части Тихого океанов. Раздельнополые. Яйца откладывает в капсулах. Хищник. Питается моллюсками, иглокожими, в т. ч. терновым венцом — хищной морской звездой, вредящей кораллам. Резкая вспышка численности тернового венца в сер. 70-х гг. 20 в., приведшая к гибели мн. коралловых рифов, возможно, связана со снижением численности Р. т. из-за его отлова собирателями раковин. С раковиной Р. т., к-рая использовалась как сигнальная труба, часто изображены Нептун или Тритон на картинах мифологич. содержания. Нуждается в охране.

РОГА́ (cornua), твёрдые выросты на голове мн. совр. копытных, служащие преим. органами защиты, а у самцов мн. видов — «турнирным» оружием в борьбе за самку. Имелись также у нек-рых ископаемых пресмыкающихся (напр., у рогатых динозавров) и млекопитающих (диноцерат и др.). У носорогов 1 или 2 непарных Р. представляют собой конич. утолщения ороговевшего эпидермиса, т. е. кожные образования на носовых или лобных костных выростах. У др. копытных парные Р. имеют костные стержни (т. н. спицы), срастающиеся с лобной костью, они развиваются при участии особого кожного окостенения (os cornu). У полорогих парные Р.— костные стержни, снаружи одетые полыми роговыми чехлами, растут в течение всей жизни животного (у вилорога периодически спадают); у жирафов Р. одеты мягкой кожей, покрытой шерстью; у оленей только молодые Р. одеты мягкой кожей (панты), позднее она отпадает. Олени, у к-рых Р. имеют только самцы (у северного оленя — и самки), периодически сбрасывают их. Ветвистость Р. с возрастом увеличивается. Роговой чехол используют для изготовления разл. изделий, костную часть Р.— для получения костного жира, костной муки, клея.

РОГА́ТИКОВЫЕ ГРИБЫ́ (Clavariaceae), семейство базидиальных грибов порядка афиллофоровых. Плодовые тела выс. от 0,2—0,3 см до 30—50 см, прямостоячие, простые, булавовидные, разветвлённые, обычно мясистые. Вся поверхность плодового тела покрыта гимением, состоящим из 2—4-споровых базидий. Развиваются как сапротрофы на почве или растит. остатках, реже как паразиты на всходах высших растений. 24 рода, ок. 50 видов (в т. ч. булавница). Распространены во всех климатич. поясах мира.

РОГА́ТКА, четырёхрогий керчак (*Triglopsis quadricornis*), рыба сем. керчаковых (Cottidae) отр. скорпенообразных. Дл. обычно до 25 см, в озёрах 10—20 см. Самцы мельче самок. На голове 2 пары грибовидных костных бугров (отсюда назв.), у пресноводных форм они менее развиты или отсутствуют. Прибрежная, солоноватоводная и озёрная донная рыба. Распространена циркумполярно вдоль берегов Сев. Ледовитого ок., встречается в Балтийском м.; в озёрах на С.-З. Европы (в т. ч. Ладожском и Онежском), п-ова Таймыр. Сохранились реликтовые формы ледникового времени. Нерест поздней осенью или зимой. Питается ракообразными и мелкой рыбой.

РОГА́ТКИ, рогатые лягушки (*Ceratophrys*), род бесхвостых земноводных сем. свистунов. Дл. до 20 см. Сходны с настоящими лягушками. Голова широкая, большая. Окраска яркая. У основания кожных окостенений головы возвышаются бородавчатые гребни, над глазами — заострённые выросты, напоминающие рога (отсюда назв.). 16 видов, в Юж. Америке. Большинство Р. обитает в сырых, болотистых лесах и на открытых местах среди зарослей, немногие — в воде. Могут частично зарываться во влажную почву. Питаются беспозвоночными, а также др. бесхвостыми земноводными и даже мышами. См. рис. 21 в табл. 41.

РОГА́ТЫЕ ДИНОЗА́ВРЫ, цератопсы (Ceratopsia), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. птицетазовых динозавров. Известны из верхнего мела Сев. и Юж. Америки и Азии. Дл. до 6 м. Череп, как правило, с рогами — непарным передним и 1—2 парами надглазничных. Задний край теменных и чешуйчатых костей образует длинный «воротник», прикрывающий шею. Зубы многорядные. Передняя часть челюстей в виде клюва. На ногах «копыта». Обитали в лесостепи и на лугах близ водоёмов. Задняя ветвь лонной кости у многих редуцирована. Растительноядные. 3 сем., более 20 родов, ок. 60 видов. Типичные представители — трицератопсы, стиракозавры (*Styracosaurus*). См. рис. в табл. 6А.

РОГАЧИ́, гребенчатоусые (Lucanidae), семейство жуков подотр. разноядных. Близки к пластинчатоусым, от к-рых отличаются 10-члениковыми усиками с гребенчатой булавой. Дл. 10—80 мм, верхние челюсти самцов мощные, напоминают оленьи рога (отсюда назв.), нередко причудливой формы. Ок. 800 видов, распространены широко, но преим. в тропиках; в СССР — ок. 15 видов. Жуки встречаются на деревьях, питаются вытекающим соком. Самцы часто дерутся, нанося друг другу челюстями значит. раны. Крупные изогнутые белые личинки развиваются в течение неск. лет в гнилых листв. деревьях; издают скрипучий звук. В Европе наиб. обычны однорогий Р., или малый носорог (*Sinodendron cylindricum*), и жук-олень. Разрушают мёртвую древесину; крупные виды Р., в частности редкие дальневост. эндемики, нуждаются в охране. См. рис. 22 и 23 в табл. 28.

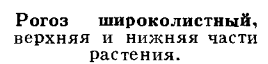
РОГОВИ́ЦА (cornea), роговая оболочка, передняя прозрачная часть наруж. оболочки глаза (продолжение склеры); первая и наиб. сильная линза его оптич. системы. Р. построена из переднего многослойного эпителия, основного, или собственного, вещества, состоящего из коллагеновых волокон и фибробластов, и десцеметова эндотелия. Её толщина составляет ок. 0,5 мм в середине (на периферии — неск. толще). Степень обезвоженности и упорядоченности осн. вещества Р. определяет её прозрачность. Коэфф. преломления Р. у человека ок. 1,37 диоптрий. В Р. нет кровеносных сосудов, но имеется множество нервных окончаний, обеспечивающих её высокую тактильную чувствительность. У нек-рых рыб Р. двойная («очки»): продолжение кожи головы (наруж. Р.) и склеры (внутр. Р.). У летучих рыб такая Р. защищает глаза от высыхания, у рыб, добывающих корм в иле,— от механич. повреждений. См. рис. при ст. *Глаз*.

РОГОВЫ́Е ГУ́БКИ (Keratosa), группа кремнероговых губок, скелет к-рых образован спонгиновыми волокнами. Выс. колоний до 1 м. Ок. 40 родов, преим. на мелководье тропич. и субтропич. морей; в сев. и дальневост. морях СССР — 5 видов. К Р. г. относятся туалетные губки.

РОГОВЫ́Е ЗУ́БЫ, конусовидные кожные роговые образования у нек-рых позвоночных, выполняющие функции обычных зубов; имеются у круглоротых (на стенках ротовой воронки и на языке), у личинок бесхвостых земноводных — головастиков (на губах), у мн. карповых рыб (на передних половинах челюстей, где они заменили исчезнувшие в процессе филогенеза обычные зубы). Р. з. миног и земноводных, по-видимому, также вторичного происхождения. См. также *Яйцевой зуб*.

РОГОВЫ́Е КОРА́ЛЛЫ, горгонарии (Gorgonaria), отряд восьмилучевых кораллов. Внутр. скелет состоит из известковых спикул или из концентрич. слоёв рогового вещества — горгонина. Полипы мелкие (выс. неск. мм), образуют нежные перистые или ветвистые и древовидные колонии (похожие на колонии гидроидных полипов), иногда значит. размеров (св. 2 м). Ок. 1200 видов, во всех морях, но преим. на мелководье и ср. глубинах в тропич. зоне Атлантич., Индийского и Тихого океанов; в СССР — св. 20 видов, гл. обр. в дальневост. морях. Нек-рые виды, в т. ч. красный коралл,— объект промысла.

РОГО́З (*Typha*), род многолетних растений сем. рогозовых. Водные или болотные травы с длинным ползучим корневищем. Толстые стебли выс. до 3(6) м у основания часто луковицеобразно расширены. Узкие листья обычно превышают длину стебля; благодаря их винтообразной скрученности, а также выделяемой клетками влагалищ слизи Р. хорошо противостоит сильным ветрам. Цветки мелкие, однополые и однодомные, собраны в цилиндрич. початки; верхняя часть соцветия всегда мужская, нижняя — женская. Ок. 15 видов, распространены широко, но преим. в умеренных поясах. В СССР — 12 видов, в т. ч. Р. широколистный (*T. latifolia*) и Р. уз-



Рогоз широколистный, верхняя и нижняя части растения.

колистный (*T. angustifolia*), растущие в Европ. части, на Кавказе, в Сибири и Ср. Азии и иногда образующие обширные заросли по берегам водоёмов и в болотах. Для Р. характерна протандрия. Плоды разносятся ветром и водой. Стебли и листья применяют как строит. материал, для плетения корзин, циновок и др. Богатые крахмалом корневища могут использоваться для получения муки, служат кормом для ондатры, нутрии, бобра и др.; молодые побеги поедаются карпами. Многочисл. прицветные волоски жен. «шишек» используют для произ ва целлюлозы, киноплёнки, фетра (в смеси с шерстью животных), ими набивают спасательные пояса. Р.— важнейший компонент плавней. Нек-рые Р.— сорняки рисовых полей.

РОГО́ЗОВЫЕ, порядок (Typhales) и семейство (Typhaceae) однодольных растений. Порядок близок к пандановым, с к рыми, возможно, имеет общее происхождение. Многолетние травы с линейными листьями. Цветки однополые, в шаровидных или цилиндрич. соцветиях, верхние из к рых — тычиночные, нижние — пестичные. Гинецей ценокарпный. Плод – орешковидный. Опыляются ветром; пыльца в тетрадах. Гигрофиты с хорошо развитой аэренхимой. Корни двоякого рода: одни — тонкие и сильно разветвлённые — находятся в воде, другие — в грунте; т. о. используются питат. вещества воды и почвы. Интенсивно размножаются корневищами, что приводит к быстрому зарастанию водоёмов. В порядок Р., кроме сем. Р. с единств. родом рогоз, входит сем. ежеголовниковых (Sparganiaceae) с единств. родом ежеголовник.

РОГОКЛЮ́ВЫ (Eurylaimi), подотряд наиб. примитивных воробьинообразных; имеют нек-рые черты анатомич. строения, общие с ракшеобразными и дятлообразными. Дл. тела 13—28 см. Телосложение плотное, ноги короткие, голова большая, клюв уплощённый, широкий. Оперение яркое — зелёное, синее, иногда с красным или чёрным. Единств. семейство рогоклювовые (Eurylaimidae), 8 родов, 14 видов, в тропиках Африки и Азии, к В. до Филиппин. Лесные древесные птицы. Гнёзда в виде кошелька с боковым входом. В кладке 2—6 яиц. Питаются насекомыми, ящерицами, лягушками, нек-рые — плодами. См. рис. 1 в табл. 46.

РОГОХВО́СТЫ (Siricoidea), надсемейство перепончатокрылых подотр. сидячебрюхих. 2 сем.— Xiphydriidae (дл. 7—12 мм) и Siricidae (дл. 15—45 мм). В отличие от близких к ним пилильщиков у Р. яйцеклад более тонкий и длинный, сверловидный (не пиловидный). Ок. 200 видов, в СССР — ок. 20. Яйца (по 1—3) откладывают под кору деревьев. Личинки с редуциров. ногами, протачивают ходы в древесине и питаются развивающимися в них специфич. грибами. Широко распространены большой хвойный Р. (*Sirex gigas*), синий Р. (*S. juvencus*) и др. Сосновый малый Р. (*Paururus dux*) — в Красной книге СССР. См. рис. 1 в табл. 25.

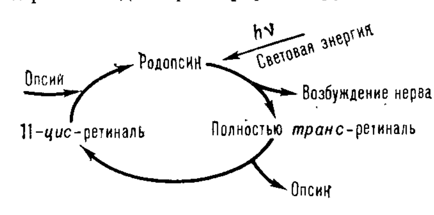
РОД (genus), осн. надвидовая таксономич. категория, объединяющая филогенетически близкородств. виды. Напр., разные виды нерп (байкальская, каспийская, кольчатая) объединяют в Р. нерп (*Pusa*), разные виды берёзы (повислая, каменная и др.) — в Р. берёза (*Betula*). Науч. назв. Р. обозначают одним лат. словом (т. н. униноминальное назв.). Одни Р. состоят из десятков, а в нек-рых случаях из сотен и даже тысяч видов (нек-рые Р. растений, насекомых), другие — насчитывают всего 1 вид и наз. монотипными, напр. Р. енотовидная собака (*Nyctereutes*) или Р. вельвичия (*Welwitschia*). Р. с несколькими или многими видами часто делят на подроды, объединяющие особенно близкие между собой виды. Р. входят в состав к.-л. семейства, но между этими таксономич. категориями нередко выделяют ещё промежуточные — трибы, группируемые в подсемейства, а последние — в семейства. В палеоботанике, помимо обычных Р., выделяют ещё орган роды и формальные роды.

РОДНИЧО́К, затянутый кожей промежуток между костями черепа у новорождённых млекопитающих и человека. Назван по наблюдаемой в нём зрительно пульсации крови. По мере роста особи покрывается прилежащими костями. У человека различают 6 Р.: лобный, или передний (между лобными и теменными костями); затылочный, или задний (между теменными и затылочной костью); парные — клиновидный (переднебоковой) и сосцевидный (заднебоковой). Закрываются в первые месяцы жизни, кроме лобного Р. (на втором году жизни).

РОДОДЕНДРО́Н (*Rhododendron*), род растений сем. вересковых. Вечнозелёные или листопадные кустарники, реже деревья. Цветки крупные, часто яркие, в щитковидных или зонтиковидных соцветиях, редко одиночные. Св. 600 (по др. данным, до 1300) видов, гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария (преим. в горах Вост. Азии и Сев. Америки). В СССР — 18 видов, на Д. Востоке, в Сибири и на Кавказе. Р. золотистый (*R. aureum*) с крупными светло-жёлтыми цветками и Р. даурский (*R. dauricum*) с сирене-розовыми цветками, часто наз. багульником, образуют заросли в горах Д. Востока и Сибири. На Д. Востоке — Р. камчатский (*R. kamtschaticum*), стелющийся кустарничек с крупными пурпуровыми цветками, в горах Кавказа — Р. жёлтый, или понтийская азалия (*R. luteum*). Цветки Р. протандричны, опыляются гл. обр. пчёлами, шмелями и бабочками. Размножаются вегетативно (укоренением стеблей) и семенами. Мн. виды выращивают в парках и оранжереях; садовые формы наз. азалия. Ряд видов — лекарств. растения. Медоносы (мёд часто токсичен). 8 видов, гл. обр. кавказские и дальневосточные,— в Красной книге СССР.

● Александрова М. С., Рододендроны природной флоры СССР, М., 1975.

РОДОПСИ́Н, зрительный пурпур, пигмент палочек сетчатки животных и человека; сложный белок, в состав к-рого входят хромофорная группа каро-



Цикл основных изменений родопсина в палочках сетчатки.

тиноида ретиналя (альдегида витамина A_1) и опсин — комплекс гликопротеида и липидов. Максимум спектра поглощения ок. 500 нм. В зрит. акте под действием света Р. претерпевает *цис-транс* изомеризацию, сопровождающуюся изменением хромофора и отделением его от белка, изменением ионного транспорта в фоторецепторе и возникновением электрич. сигнала, к-рый затем передаётся нервным элементам сетчатки. Синтез ретиналя осуществляется с участием ферментов через витамин А. Близкие к Р. зрит. пигменты (иодопсин, порфиропсин, цианопсин) отличаются от него либо хромофором, либо опсином и имеют неск. иные спектры поглощения. В клетках нек рых галофильных бактерий обнаружен т. н. бактериородопсин. Он участвует в фототрофном питании клеток, преобразуя энергию света в энергию макроэргических соединений (АТФ).

РОДОСЛО́ВНОЕ ДРЕ́ВО, филогенетическое древо, графич. изображение хода филогенеза и родств. связей разных групп организмов. Построение Р. д. возможно лишь при условии признания *монофилии* как осн. принципа эволюции органич. мира. Теоретич. обоснование идеи Р. д. принадлежит Ч. Дарвину (1859). Впервые схема Р. д. использована Э. Геккелем (1866) по отношению к животным. Обычно при построении Р. д. в ниж. часть схемы помещают наиб. примитивные группы, в центральную — группы, эволюционировавшие в осн. направлении, характерном для данного филогенетич. ствола, по бокам — уклонившиеся от осн. направления эволюции с приобретением той или иной специализации; в верхней части Р. д. находятся группы, достигшие более высокого уровня организации; таксономич. близость разных групп изображается степенью расхождения соотв. ветвей. Р. д. таксонов, хорошо представленных в палеонтол. летописи, накладывают на геохронологич. шкалу; иногда при этом толщиной ветвей Р. д. иллюстрируют обилие подчинённых таксонов. Такое Р. д. показывает время обособления, расцвета и вымирания разных филогенетич. ветвей. Наиб. распространённое двухмерное (плоскостное) изображение Р. д. нередко искажает реальную сложную картину филогенеза, поэтому иногда строят модели трёхмерных Р. д.

РО́ДЫ, физиол. процесс изгнания плода и последа из полости матки у плацентарных млекопитающих и человека. Родовые периоды: раскрытие шейки матки, рождение плода и выход последа. В подготовке и осуществлении Р. участвуют мн. системы организма: центр. и периферич. нервная система, гормоны и др. биологически активные вещества, образующиеся в системе плод—плацента, нервно мышечный аппарат самой матки. В норме Р. у животных происходят быстро и безболезненно. У человека Р. осложняются большими размерами головы плода и особенностями строения таза женщины, вызванными прямохождением. У мн. видов животных Р. приурочены к определ. времени суток, когда животные находятся на отдыхе.

РОЖДА́ЕМОСТЬ, интенсивность процесса появления новых особей в популяции за счёт размножения. Термин «Р.» чаще применяют по отношению к животным. Оценивают Р. обычно числом особей, родившихся (вылупившихся, отпочковавшихся и т. д.) в популяции за единицу времени по отношению к условному их числу (к 100 или 1000). Иногда используют удельную оценку Р., т. е. в расчёте на одну особь или одну самку в популяции. Р. тем выше, чем больше доля особей, принимающих участие в

размножении, чем выше плодовитость, чем чаще следуют друг за другом репродуктивные циклы. Обычно Р. в каждой популяции уравновешена характерной для неё смертностью.

РОЖКО́ВОЕ ДЕ́РЕВО, цератония стручковая (*Ceratonia siliqua*), растение сем. бобовых. Единств. вид рода. Вечнозелёное дерево выс. до 10 м. Цветки невзрачные, собраны в кисть. Растёт в Средиземноморье на выс. 400—1600 м над ур. м., на каменистых склонах, в ущельях, в лесах из вечнозелёных дубов, можжевельников и сосен. Культивируется в странах Средиземноморья, а также в Индии, Юж. Африке, Юж. и Сев. Америке. В СССР изредка возделывается в Грузии и Азербайджане. Семена распространяются птицами. Бобы Р. д. (цареградские рожки) дл. 10—25 см, невскрывающиеся; их сочная сладкая мякоть используется в пищу. Поджаренные семена идут на суррогат кофе. Они имеют примерно постоянную массу (ок. 200 мг), поэтому с древности их использовали как ед. веса (карат) в ювелирном деле. Рожковым деревом наз. также один из видов рода прозопис.

РОЖЬ (*Secale*), род однолетних и многолетних растений сем. злаков. Выс. 20—200 см. Соцветие — линейный или продолговатый колос; колоски расположены по 1 двумя продольными рядами на оси колоса. Зерновки дл. 6—10 мм, свободные. Все виды Р.— перекрёстноветроопыляемые растения; дикорастущие виды могут также самоопыляться. 6—8 (по др. данным, 4) видов, в Европе, Малой и Ср. Азии, Иране, Афганистане, Закавказье, Юж. Африке (1 вид); в СССР — 5 (по др. данным, 3) видов, гл. обр. на Кавказе. Р. посевная, или культурная (*S. cereale*),— широко распространённое растение, возделываемое преим. в странах Сев. полушария (сев. области Европы и Америки). Появилась в культуре значительно позднее пшеницы и ячменя — с конца бронзового века; родина — Закавказье (центр видового разнообразия). Р. культурная происходит от дикорастущего подвида Р. сорно-полевой (*S. segetale*), засоряющей посевы пшеницы и ячменя. На терр. СССР возделывалась уже с нач. 1-го тыс. н. э.; осн. р-ны выращивания в СССР — нечернозёмная полоса Европ. части, Поволжье, Урал, Сибирь, Белоруссия, Украина, прибалтийские республики, Казахстан. Р.— важнейшая зерновая культура, из к-рой выпекают хлеб. Зерно Р. содержит до 18% белка, большое число витаминов (в осн. группы В). Кроме осн. использования — хлебопечения, зерно иногда употребляют как солод в пивоварении, зелёная масса идёт на корм скоту в свежем виде и на приготовление силоса. Многолетняя Р. горная (*S. montanum*) — хорошее кормовое растение горных пастбищ и сенокосов. Дикорастущие виды используют в селекции. Получены устойчивые гибриды между Р. и пшеницей — тритикале (*Triticale*). Кавказские виды — многолетняя Р. Куприянова (*S. kuprijanovii*) и однолетняя Р. Вавилова (*S. vavilovii*) — в Красной книге СССР.

● Рожь, М., 1972; Кобылянский В. Д., Рожь, М., 1982.

РО́ЗА (*Rosa*), род растений сем. розовых. Листопадные или вечнозелёные кустарники, иногда лазающие, обычно с шиповатыми стеблями. Листья с приросшими к черешкам прилистниками, очередные, б. ч. непарноперистые. Цветки одиночные или в щитковидных соцветиях, с кувшинчатым или трубчатым гипантием, к-рый становится мясистым или деревянистым и заключает многочисл. плодики орешки. 250—300 (по др. данным, до 400) видов, в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария и горах тропиков; в СССР — св. 200 видов. Опыляются насекомыми, плоды распространяют птицы и др. животные. Характерны межвидовая гибридизация и апомиксис. Плоды шиповников (дикорастущих видов Р.) используются для произ-ва витамина С и для лекарств. препаратов. Растут по опушкам лесов, в разрежённых лесах, кустарниковых зарослях, по берегам ручьёв и речек, у изгородей. Широко распространены Р. коричная (*R. majalis*) и Р. собачья (*R. canina*), используемые в садоводстве в качестве подвоя для культурных видов роз. Из лепестков Р. дамасской (*R. damascena*), Р. столистной (*R. centifolia*) и др. получают розовое масло. Лепестки нек-рых видов идут на варенье, плоды и корни — для получения дубильных веществ и красителей. Р. — повсеместно выращиваемые декор. растения; известно св. 25 000 сортов и форм Р. См. рис. 11 в табл. 23.

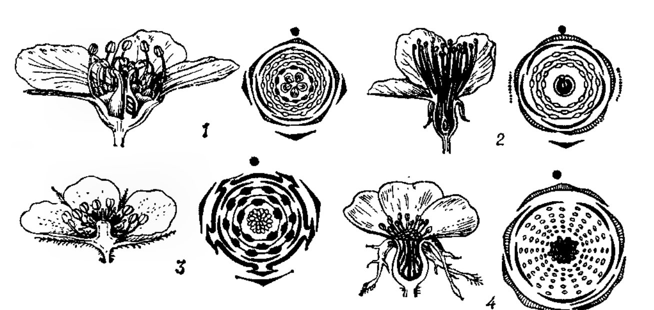
● Сааков С. Г., Риекста Д. А., Розы, Рига, 1973.

РОЗЕ́ТОЧНЫЕ РАСТЕ́НИЯ (rosulantis plantae), бесстебельные растения, характеризующиеся сильно укороченными междоузлиями и хорошо развитыми листьями, образующими т. н. розетку (отсюда назв.), а также отсутствием листьев на цветоносном побеге, напр. подорожник.

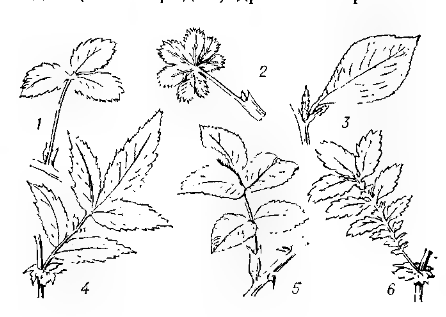
РОЗМАРИ́Н (*Rosmarinus*), род растений сем. губоцветных. Единств. вид (по др. данным, 3—5 близких видов) — невысокий вечнозелёный кустарник Р. лекарственный (*R. officinalis*) родом из Средиземноморья. Издавна во мн. странах культивируется как эфирномасличное растение, в СССР — гл. обр. в Крыму и на Кавказе. Масло Р., известное ещё древним грекам, применяется в парфюмерии; листья и верхушки цветущих побегов используются как пряность. Декоративное, медоносное и лекарств. растение.

РО́ЗОВАЯ ЧА́ЙКА (*Rhodostethia rosea*), птица сем. чайковых. Дл. ок. 35 см. Голова, грудь и брюшко розовые, спина серо-сизая. Эндемик СССР. Распространена на С.-В. Сибири (от дельты р. Яна до р. Большая Бараниха); зимой кочует в открытых водах Сев. Ледовитого ок., проникая в Атлантику и Берингово м. Гнездится на озёрах в тундре и лесотундре, гл. обр. на мелких островках; в кладке чаще 3 яйца, насиживают самец и самка. В Красной книге СССР.

РО́ЗОВЫЕ, розоцветные, порядок (Rosales) и семейство (Rosaceae) двудольных растений. Порядок Р. близок к диллениевым, с к-рыми, вероятно, имеет общее происхождение. Деревья, кустарники, травы. Цветки б. ч. в разнообразных соцветиях, обоеполые, реже однополые, иногда полигамные, обычно правильные, пятичленные, с выраженной цветочной трубкой — гипантием. Гинецей апокарпный, реже синкарпный, срастаясь с гипантием, образует нижнюю и полунижнюю завязь. 3 сем. Хризобалановые (Chrysobalanaceae) включают св. 430 видов (ок. 20 родов) древесных растений дождевых тропич. и субтропич. лесов и саванн. У многих из них неправильные цветки и сросшиеся тычинки; опыляются длиннохоботковыми насекомыми, плоды распространяются птицами, рукокрылыми, водой. Неурадовые (Neuradaceae) включают 10 видов (3 рода) однолетних растений пустынь Африки и Азии. Собственно розовые, или розоцветные,— одно из крупнейших семейств, почти космополитное, объединяет более 3000 видов (св. 100 родов); наибольшая концентрация видов крупных родов в умеренных и субтропич. поясах Сев. полушария. В СССР — ок. 1000 видов (ок. 60 родов). Цветки опыляются насекомыми, привлекаемыми пыльцой и нектаром, реже ветроопыляемые. Плоды разнообразные (листовка и многолистовка, коробочка, многоорешек, костянка и многокостянка, яблоко). К Р. принадлежат мн. плодовые (яблоня, груша, вишня, черешня, персик, миндаль), ягодные (малина, ежевика, земляника, клубника), декоративные (роза, спирея, боярышник) и лекарств. (шиповник, лавровишня, кровохлёбка, калган) растения. 17 видов из сем. Р. в Красной книге СССР. См. табл. 23.



Цветки (и диаграммы) розовых: *1* — спиреи; *2* — вишни; *3* — земляники; *4* — шиповника.



Форма листьев розовых: *1* — земляники; *2* — манжетки; *3* — груши; *4* — таволги; *5* — шиповника; *6* — репешка.

РО́ЗОВЫЙ СКВОРЕ́Ц (*Pastor roseus*), птица сем. скворцовых. Дл. в среднем 22 см. У самца спина и брюшко розовые, остальное оперение сине-чёрное; самка окрашена бледнее. Распространён в степной и полупустынной зонах Евразии, в СССР — от Украины до Алтая и Памиро-Алая. Зимует в Индии, Пакистане и Шри-Ланке. Селится большими колониями в трещинах скал или в осыпях под камнями; место гнездовой колонии меняется в разные годы. В период гнездования питается насекомыми, гл. обр. саранчой; позже кочующие стаи Р. с. поедают

также плоды шелковицы, вишни, винограда и др. См. рис. 12 в табл. 46.

РОМА́ШКИ, травянистые растения сем. сложноцветных из неск. близких родов. Настоящие Р.— однолетники с коническим полым ложем соцветия и с ослизняющимися во влажном состоянии семянками. К роду хамомилла (*Chamomilla*) относятся Р. аптечная, или ободранная (*C. recutita*), и Р. ромашковидная, или пахучая (*C. suaveolens*), прежде относимые к роду матрикария (*Matricaria*). Светолюбивые растения. Размножаются только семенами (одно растение даёт до 5000 мелких семянок, разносимых ветром и дождём), всходы плохо выдерживают конкуренцию с другими, быстрее развивающимися растениями. Соцветия Р. аптечной с давних времён используются как лекарств. и косметич. средство. Народное назв. «Р.» относится и к тем растениям из родов нивяник, пиретрум и др., у к-рых срединные трубчатые цветки в корзинке жёлтые, а краевые ложноязычковые цветки («лепестки») белые.

РОПА́ЛИИ (от греч. rhópalon — дубинка), краевые тельца, укороченные и видоизменённые щупальца, расположенные симметрично по краю зонтика у сцифоидных медуз; содержат органы равновесия — статоцисты и органы зрения — глазки. Вблизи Р. (их обычно 8) концентрируются скопления сенсорных нейронов нервного кольца, отростки к-рых вдаются в полость статоциста. При изменении положения тела медузы статолиты смещаются, раздражая чувствит. клетки; импульс от них передаётся мускулатуре зонтика, вызывая её сокращение, в результате к-рого медуза поворачивается ротовым отверстием вниз.

РОСИ́ЧКА (*Digitaria*), род многолетних, реже однолетних трав сем. злаков. Соцветие состоит из 2—20 узких колосовидных пальчатосближенных веточек. Св. 300 видов, в тропич., субтропич. (гл. обр. в Африке) и отчасти в теплоумеренных областях; в СССР — 6 однолетних видов, преим. в юж. р-нах. Растут на песках и галечниках, по берегам водоёмов, часто как сорные на полях и плантациях разл. культур. Наиб. распространены Р. обыкновенная (*D. ischaemum*) и Р. кроваво-красная (*D. sanguinalis*). Все виды Р.— кормовые, преим. пастбищные растения. 2 вида культивируют в Юго-Вост. Азии как хлебные злаки. Р. используют для борьбы с эрозией, для укрепления песков, насыпей, устройства газонов, а также для плетения корзин, циновок и др.

РОСОМА́ХА (*Gulo gulo*), млекопитающее сем. куньих. Единств. вид рода. Дл. тела 70—105 см. Телосложение массивное, конечности относительно длиннее, чем у куниц, полустопоходящие, хвост короче (16—23 см). Шерсть длинная, густая, волос грубый. Окраска светло- или тёмно-бурая, по бокам тела по светлой полосе (шлея). Распространена в тайге и лесотундре Евразии и Сев. Америки. Характерный обитатель глухой тайги. Два раза в год рождает по 2—3 детёныша, реже 4. Лактация ок. 3 мес. Питается копытными, грызунами, птицами (преим. падалью), летом — также ягодами. См. рис. 10 при ст. *Куньи*.

РОСТ, увеличение массы и линейных размеров индивидуума (особи) и его отд. органов, происходящее за счёт увеличения числа и массы клеток, а также неклеточных образований в результате преобладания процессов анаболизма над процессами катаболизма. У животных Р. в ходе онтогенеза тесно связан с качеств. изменениями — *дифференцировкой*. Р. и дифференцировка часто осуществляются асинхронно, но не исключают друг друга. Для описания Р. используют кривые Р. (изменение массы или длины тела в течение онтогенеза), величины абс. и относит. прироста за определ. отрезок времени, удельную скорость. Р. отд. органов относительно Р. особи характеризуется либо изомерией, либо положит. или отрицат. *аллометрией*. Скорость Р., как правило, снижается с возрастом. Одни животные (напр., моллюски, рыбы, земноводные) растут в течение всей жизни, у других Р. прекращается к определ. возрасту (напр., у мн. насекомых, птиц). Процессу Р. свойственны сезонная (связана со сменой времён года и отражается в годовых слоях скелетных структур) и суточная (прослеживается по частоте деления клеток и увеличению размеров целого организма) ритмичность; имеются и др., напр. 15-суточные ритмы мор. моллюсков, связанные с миним. и макс. приливами. Наследственность Р. определяется совокупным действием мн. генов с малым индивидуальным эффектом, отд. аномалии Р. (карликовость, укороченные конечности и др.) — действием отд. генов. На Р. существенно влияют обеспеченность пищей, темп-ра, влажность (для наземных организмов), солёность (для водных организмов), плотность популяции и др. факторы внеш. среды. В случае приостановки Р. под влиянием неблагоприятных факторов внеш. среды он может возобновиться в более высоком темпе после прекращения действия неблагоприятных факторов (компенсаторный Р.). Регулируется Р. гл. обр. действием гормонов, в частности у позвоночных — гормонами гипофиза, вилочковой, щитовидной, половых желёз.

Р. человека (Р. ч.), или длина тела (ДТ),— проекционное расстояние от т. н. верхушечной точки головы до плоскости стоп. Р. ч. характеризует (в сочетании с др. признаками) физич. развитие, пропорции тела, иногда и этнич. принадлежность. Р. ч. зависит от сочетания факторов среды и наследств. причин и обнаруживает возрастную, половую, групповую, внутригрупповую (индивидуальную) и эпохальную изменчивость. В ростовом периоде ДТ увеличивается неравномерно, наиб. интенсивно — в утробном периоде. К моменту рождения ДТ мальчиков в СССР достигает в среднем 51,5 см, девочек 51 см. В изменении годичных приростов наблюдаются три фазы: уменьшение их от рождения до пубертатного периода (периода полового созревания), увеличение или стабилизация в пубертатный период и падение после него. Прирост в 1-й год жизни составляет 24 см, ежегодное увеличение до 3 лет — 10 см, с 3 до 7 лет — 6—6,5 см, в пубертатный период — 5—7 см. С 10 до 14 лет девочки растут более интенсивно и обгоняют мальчиков, но после 14 лет мальчики снова становятся выше. Процесс роста в среднем заканчивается у мужчин в 18—20 лет, у женщин в 16—18. ДТ женщин на 8—11 см меньше, чем у мужчин. После окончания роста и примерно до 50 лет ДТ стабильна, затем постепенно уменьшается. Этнотерр. различия в Р. ч. не всегда связаны с геогр. положением и климатом. Напр., малый рост (ниже 160 см у мужчин) имеют эскимосы, буряты, вьетнамцы; большой (выше 170 см) — шотландцы, шведы, жители Балканского п-ова. Ср. рост пигмеев-бамбути, живущих в странах басс. р. Конго, 144 см, а африканцев племени тутси из соседней Руанды 176,5 см. Размах индивидуальной изменчивости больше, чем групповой, и составляет 18—20 см от среднеарифметич. величины роста людей данной группы. Эпохальные изменения Р. ч. проявляются, в частности, в *акцелерации*. Патологич. нарушениями Р. ч., связанными с деятельностью желёз внутренней секреции, являются карликовость и гигантизм.

● Мина М. В., Клевезаль Г. А., Рост животных, М., 1976.

Р. растений (Р. р.) —необратимое увеличение размеров и массы растений, связанное с новообразованием элементов их структуры; складывается из Р. клеток, тканей и органов. Осн. этапы Р. р.— деление клеток, их растяжение и дифференцировка — происходят в спец. образовательных тканях, меристемах, благодаря деятельности к-рых растения способны расти в течение всей жизни. Типы Р. разл. органов определяются расположением меристем. Стебли и корни растут верхушками — апикальный рост. У листьев зона нарастания обычно находится у их основания — базальный рост. Характер Р. р. часто зависит от видовой специфики. У злаков, напр., рост стеблей осуществляется у основания междоузлий — интеркалярный Р. Общий характер Р. р. выражается в виде сигмоидной кривой, состоящей из 4 фаз: начальной, лаг-фазы интенсивного роста (логарифмическая фаза), фаз замедления роста и стационарного состояния. Это связано с процессами развития растений и особенностями разл. стадий онтогенеза. Так, напр., переход растения к репродуктивному развитию сопровождается обычно ослаблением активности меристем. Важной особенностью Р. р. является его ритмичность, т. е. чередование процессов интенсивного и замедленного роста. Существуют ритмы, следующие за изменениями во внеш. среде, и ритмы, контролируемые внутр. факторами, закреплённые генетически в ходе эволюции. Процесс Р. прерывается продолжит. периодами его торможения, наступление к-рых в сев. широтах связано с укорочением длины дня в конце лета и наступлением зимы, а в южных — с засушливым сезоном (см. *Покой растений*). Для регуляции Р. р. большое значение имеют корреляции — взаимовлияния органов. Р. р. регулируется также фитогормонами, стимулирующими (ауксины, гибереллины и цитокинины, этилен) или ингибирующими (абсцизовая к-та) его. Интенсивность ростовых процессов находится в прямой зависимости от снабжения меристем ассимилятами, а следовательно, и от условий освещённости, минер. питания, водного режима, длины дня, темп-ры. Процессы роста лежат в основе движения растений — тропизмов и настий.

● Рост растений. Первичные механизмы. (Сб. статей), М., 1978; Рост растений и дифференцировка, М., 1981; Кефели В. И., Рост растений, 2 изд., М., 1984; Уоринг Ф., Филлипс И., Рост растений и дифференцировка, пер. с англ., М., 1984.

Р. микроорганизмов (Р. м.) — координир. репликация клеточных компонентов, приводящая к размножению клеток и увеличению биомассы популяции. Вследствие потребления питат. веществ и выделения продуктов жизнедеятельности в процессе роста, клетки изменяются по составу и строению. Могут появляться покоящиеся формы (споры), происходит отмирание клеток. Микроорганизмы способны расти со скоростью гораздо большей, чем животные и растения: удвоение биомассы может проис-

ходить за 5 мин (светящиеся бактерии в проточной культуре) и за 20—30 мин (*Escherichia coli*). Макс. возможная скорость Р. м. очень различна и зависит от вида микроорганизмов, состава среды и условий. Нерастущие клетки, если они не перешли в покоящиеся формы, исчерпывают резервные вещества и постепенно отмирают.

РОСТКО́ВЫЕ МУ́ХИ, два вида мух сем. цветочниц (Anthomyiidae) подотр. круглошовных короткоусых: *Delia platura* и *D. florilega*. Дл. 4,5—5 мм. Виды различаются по расположению щетинок на ногах и строению гениталий самцов. Обитают в Евразии, Сев. Америке, *D. platura* завезена во все страны. Дают 1—4 поколения в год. Зимуют в пупариях в почве. Мухи летают с мая по сентябрь. Яйца откладывают между мелкими комочками влажной почвы. Личинки выедают разбухшие высеянные семена и молодые всходы разл. с.-х. растений. Р. м. могут повреждать все с.-х. культуры, особенно опасны личинки 1-го поколения.

РОСТРА́ЛЬНЫЙ (лат. rostralis, от rostrum — клюв, морда), расположенный ближе к переднему концу тела, относящийся к роструму. Напр., Р. пластинка — пластинка рострума (клюва) мозолистого тела в мозгу; Р. железа у змей — находящаяся на конце морды.

РО́СТРУМ (от лат. rostrum — клюв), предглазничный отдел черепа с челюстями у позвоночных; иногда Р. наз. только удлинённый предноздревой отдел. Р.— также известковый рожок раковин моллюсков и разл. образования в строении ряда органов (Р. базисфеноида, Р. мозолистого тела и др.).

РОСЯ́НКА (*Drosera*), род насекомоядных растений сем. росянковых. Многолетние травы с ползучим или клубневидным корневищем. Листья в прикорневой розетке. По краям и на верхней стороне они покрыты чувствит. волосками с красной железистой головкой, к-рая несёт каплю липкой жидкости (кажется, что листья покрыты росой — отсюда назв.). Волоски захватывают попавшее на лист насекомое, накрывают его и обволакивают слизью. При этом лист складывается по центру пластинки и удерживает насекомое. Когда насекомое переварится выделяемыми пищеварит. ферментами, лист вновь раскрывается. Цветки мелкие, белые, в конечных кистевидных или метельчатых соцветиях. Ок. 100 видов, в тропич. и умеренных поясах, б. ч. в Австралии и Нов. Зеландии. В СССР — 4 вида. На торфяных болотах в сев. и центр. р-нах растёт Р. круглолистная (*D. rotundifolia*). Цветёт в течение лета, обычно самоопыление в бутонах. Размножается семенами (распространяются водой), чаще вегетативно. См. рис. 2 в табл. 15.

РОСЯ́НКОВЫЕ (Droseraceae), семейство двудольных растений порядка камнеломковых (иногда включают в порядок непентовых). Многолетние корневищные, болотные или водные насекомоядные растения. 4 рода: 3 монотипных — росолист (*Drosophyllum*), дионея и альдрованда, а также росянка.

РОТА́Н, головешка (*Perccottus glehni*), рыба сем. головешковых (Eleotridae) отр. окунеобразных. Дл. 8—14 (до 25) см. В брачном наряде Р. почти чёрный (отсюда 2-е назв.). Обитает в басс. Амура, случайно завезён в Европ. часть СССР, где быстро распространился. Населяет мелкие водоёмы со стоячей или медленно текущей водой. Неприхотлив; может жить в условиях, к-рые др. рыбы не выдерживают (сильное загрязнение, недостаток O_2 и т. д.). Половозрелость в 2 года. Нерест в мае — июле. Плодовитость ок. 1 тыс. икринок. Икру откладывает на растения и разл. предметы. Кладку охраняет самец. Р.— прожорливый хищник. Питается молодью рыб (в т. ч. собственной), беспозвоночными. Дальнейшее расселение нежелательно. Объект любительского лова.

РОТА́НГОВЫЕ ПА́ЛЬМЫ, лианы из сем. пальм, гл. обр. виды рода каламус (*Calamus*), а также близких к нему родов (*Daemonorops* и др.). Стебли тонкие, обычно диам. до 3—5 см, длинные (до 150—180 м, по др. данным, до 300 м), лазящие при помощи видоизменённых листьев или (иногда) соцветий и достигающие крон деревьев верхнего яруса во влажных тропич. лесах. Нек-рые виды — каламус древовидный (*C. arborescens*), каламус прямостоячий (*C. erecta*) и др.— имеют прямые стебли выс. до 6 м. Листья перистые, заканчиваются длинным усиком с направленными назад, когтевидно изогнутыми колючками. Р. п.— обычно двудомные растения. Плоды крупные, яйцевидные, у мн. видов съедобные. Св. 350 видов, гл. обр. в тропич. Азии; неск. видов в тропиках Африки и Австралии. Широко известна ротанговая пальма, или каламус ротанг (*C. rotang*). Гибкие и прочные стебли Р. п. применяются в стр-ве, произ-ве мебели, плетёных изделий, корабельных и рыболовных снастей. Наиб. экономич. значение имеют каламус голубоватый (*C. caesius*) и каламус гладкостебельный (*C. leiocaulis*), культивируемые на о-вах Малайского арх.

РОТОВА́Я ПО́ЛОСТЬ (cavum oris), передний отдел пищеварит. тракта, начинающийся ротовым отверстием и переходящий в глотку, а при её отсутствии — в пищевод. С Р. п. беспозвоночных нередко связаны спец. приспособления: колющие и режущие образования у свободноживущих нематод, челюсти у мн. моллюсков, ротовые части у членистоногих. У рыб и наземных позвоночных Р. п. ограничена челюстями, на дне её находится язык. В крыше Р. п. у нек-рых рыб и у земноводных открываются хоаны. У амниот твёрдое нёбо разделяет Р. п. на верхний (дыхательный) и нижний (вторичная Р. п.) отделы. У млекопитающих с развитием мягких подвижных губ и мускулистых шёк между ними и собственно Р. п. возникает преддверие Р. п., в к-ром иногда образуются защёчные мешки. В Р. п. позвоночных открываются слюнные железы.

РОТОНО́ГИЕ, раки-богомолы (Stomatopoda), отряд высших раков. Дл. 1—34 см. Тело вытянутое. Голова (протоцефалон) и передняя часть груди (грудного отдела (челюстегрудь) покрыты карапаксом. Стебельчатые фасеточные глаза очень подвижны, есть и науплиальный глазок. Конечности 5 первых грудных сегментов, слившихся с челюстными, преобразованы в ногочелюсти (отсюда 1-е назв.; 2-е получили из-за сходства в строении 2-й пары ногочелюстей с хватат. конечностями насекомого богомола). Брюшные ножки уплощены, двуветвистые, служат для плавания и дыхания (в дыхании участвуют и эпиподиты ногочелюстей). Ок. 200 видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. морях. Ведут преим. роющий образ жизни, большую часть времени проводят в норах (на глуб. до 2 м, зимние норы до 4 м), но могут ползать, быстро плавать, совершать скачки. Нападают на др. ракообразных, моллюсков и рыб. Развитие с метаморфозом, личинки гл. обр. планктонные. Нек-рые виды съедобны. В Средиземном м. обитает *Squilla mantis*. В СССР 1 вид — *S. oratoria*, в Японском м. См. рис. 19 при ст. *Ракообразные*.

РО́ЮЩИЕ О́СЫ (Sphecoidea), надсемейство ос. Дл. 5—60 мм. Одно семейство — сфециды (Sphecidae), ок. 6600 видов, распространены широко; в СССР — ок. 1000 видов. Большинство Р. о. строит гнёзда в земле (отсюда назв.) с одной или (чаще) неск. (до 30) ячейками. В зависимости от размера осы и добычи в одной ячейке может быть запасено от одной до сотни жертв (тли). Есть гнездовые паразиты. См. *Аммофилы*, *Бембексы*, *Пчелиные волки*, *Сфексы*, *Церцерисы*.

РУБЕ́Ц (rumen), начальный отдел 4-камерного желудка жвачных. Объём Р. у взрослых животных достигает 4/5 объёма всего желудка (у новорождённых, питающихся только молоком, Р. вдвое меньше сычуга). Преддверие Р. сообщается с сеткой и пищеводом. Складки внутр. стенки (тяжи) разделяют Р. на отд. карманы, задерживающие пищевые массы. Внутр. эпителий, исключая тяжи, имеет выросты — сосочки. У верблюдов и лам на стенках Р. находятся глубокие ячейки, на дне к-рых открываются кардиальные железы, отсутствующие в Р. у др. жвачных. В Р. происходит перемешивание и разложение растит. корма под действием бактерий и простейших и всасывание летучих к-т через поверхность слизистой оболочки. Из Р. пища попадает в сетку или отрыгивается в ротовую полость, откуда после вторичного измельчения по пищеводному жёлобу стекает в книжку. См. рис. при ст. *Желудок*.

РУ́БУС (*Rubus*), род растений сем. розовых. Кустарники или травы, обычно с шиповатыми стеблями. Листья очередные с прилистниками. Цветки одиночные или в цимозных соцветиях, с 5—7-членными чашечкой и венчиком, с нектарным диском, опыляются насекомыми. Плоды (многокостянки) распространяются птицами и млекопитающими. Ок. 250 видов со множеством апомиктических форм, во всех поясах земли, особенно в Сев. полушарии; в СССР — ок. 120 видов. К роду Р. принадлежат малина, ежевика, морошка, костяника, княженика.

РУДБЕ́КИЯ (*Rudbeckia*), род одно-, дву- и многолетних трав сем. сложноцветных. Б. ч. высокие растения с крупными корзинками. Ок. 30 видов, родом из Сев. Америки; нек-рые из них культивируются как декоративные, легко дичают. Многолетняя, выс. 3 м, Р. рассечённая (*R. laciniata*) известна под назв. золотой шар. Род Р. нередко объединяется с родом эхинацея (*Echinacea*).

РУДЕРА́ЛЬНЫЕ РАСТЕ́НИЯ (от лат. rudus, род. падеж ruderis — щебень, мусор), мусорные растения, произрастают около строений, на пустырях, вдоль путей сообщения и на тому подобных вторичных (но не полевых — пашенных) местообитаниях. Как правило, являются нитрофилами. Нередко имеют разл. приспособления, позволяющие им избегать уничтожения человеком и животными (невзрачный вид, ядовитые вещества, шипы, жгучие волоски и пр.). Среди Р. р.— лопух войлочный (*Arctium lappa*), виды крапивы (напр., *Urtica dioica*) и др. Вместе с *сегетальными растениями* составляют группу *сорных растений*.

РУДИМЕ́НТЫ (от лат. rudimentum — зачаток, первооснова), рудиментарные органы, сравнительно упрощённые, недоразвитые (по сравнению с гомологичными структурами предковых и близких форм) структуры, утратившие своё осн. значение в организме в процессе филогенеза. Р. закладываются во время зародышевого развития, но полностью не развиваются. Примеры Р. у животных: малая берцовая кость у птиц, глаза у нек рых пещерных и роющих животных (протей, слепыш, крот), остатки волосяного покрова и тазовых костей у ряда китообразных. У человека к Р. относятся хвостовые позвонки, волосяной покров туловища, ушные мышцы, аппендикс и др. В отличие от атавизмов Р. встречаются у всех особей вида.

РУДИ́СТЫ (Rudistae), вымершая группа двустворчатых моллюсков (часто рассматриваются как отряд). Известны из поздней юры и мела. Имели неравностворчатую раковину выс. до 1,5 м. Одна из створок, спиральнозавитая или коническая, прирастала к подводным предметам, вторая — прикрывала тело сверху. Ок. 1000 видов. Характерны для тёплых морей, обитали на небольшой глубине, часто среди коралловых рифов, участвовали в их образовании. Руководящие ископаемые. См. рис. 1 при ст. *Моллюски.*

РУКА́ (membrum superius), верхняя конечность человека. Предпосылкой формирования Р. было развитие способности передних конечностей обезьян к хватанию (во многом в связи с брахиацией) и последующее их освобождение у высших человекообразных обезьян от функции опоры и передвижения. Р. сформировалась в процессе *антропогенеза* в уникальный специализир. орган труда. Специфич. черты Р. в наибольшей степени выразились в структурных и функц. изменениях кисти (см. рис. при ст. *Приматы*). Человеческий тип Р. полностью сформировался на относит. позднем этапе антропогенеза (представлен, напр., у нек-рых прогрессивных поздних палеоантропов). В строении Р. совр. человека выявляются возрастные, половые, профессиональные и этнотерриториальные вариации. Из числа аномалий развития известна, напр., брахимезофалангия, т. е. укорочение средних фаланг, прежде всего на мизинце, имеющая, по-видимому, генетич. природу (св. 25% брахимезофалангии при болезни Дауна).

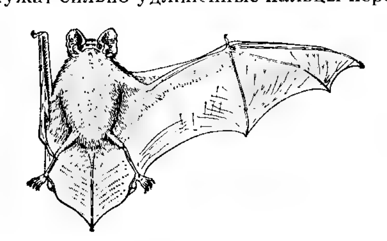
Руками наз. также выросты тела плеченогих, щупальца головоногих моллюсков, подвижные или неподвижные лучи у иглокожих.

● Данилова Е. И., Эволюция руки в связи с вопросами антропогенеза, К., 1965.

РУКОВОДЯ́ЩИЕ ИСКОПА́ЕМЫЕ, руководящие формы, остатки вымерших организмов, наиб. типичные для осадочных толщ определ. геол. возраста; используются для сопоставления (корреляции) возраста осадочных отложений разных регионов. В качестве Р. и. используются остатки организмов с широким географич. распространением и ограниченным (узким) вертикальным (временным) залеганием (нахождением), т. е. быстрой сменой ископаемых видов от слоя к слою, чётко выраженными морфологич. особенностями, обилием и частотой встречаемости особей. Р. и. особенно важны для сопоставления по возрасту отложений разл. регионов и континентов.

Важнейшие Р. и. при корреляции: мор. отложений — фораминиферы (с девона), археоциаты, плеченогие (палеозой), трилобиты (нижний палеозой), аммоноидеи (девон — мел), белемниты (юра — мел), граптолиты (нижний палеозой), конодонты (ордовик — триас), планктонные водоросли (нижний палеозой, мезозой, кайнозой); континентальных отложений — высш. растения (с девона), в т. ч. их споры и пыльца, двустворчатые моллюски (с карбона), остракоды и конхостраки (с девона), земноводные (пермь, триас), пресмыкающиеся (пермь — мел), млекопитающие (с мела).

РУКОКРЫ́ЛЫЕ (Chiroptera), отряд млекопитающих. Ископаемые остатки известны с нижнего эоцена. Предками являются, очевидно, примитивные древесные насекомоядные. Размеры мелкие и средние (дл. тела от 2,5 до 40 см). Единств. группа млекопитающих, способных к длит. активному полёту. Передние конечности превращены в крылья: каркасом для летательной перепонки служат сильно удлинённые пальцы передних конечностей (первый палец свободен), пястные кости и предплечье. У большинства есть хвост, обычно охваченный летательной перепонкой. Задние конечности развёрнуты коленными суставами в стороны. Волосяной покров на теле обычно хорошо развит; характерно наличие пахучих кожных желёз. Общее число зубов от 38 до 20, средняя пара резцов всегда отсутствует. Кишечник относительно короткий (в 1,5—4 раза превышает дл. тела). 2 подотр.: крыланы и летучие мыши, 800—850 (по др. данным, ок. 1000) видов. Распространены всесветно, исключая полярные р-ны и нек-рые океанич. о-ва. В СССР — 41 вид только подотр. летучих мышей. Полёт от прямолинейного, скоростного до медленного, порхающего. Ловко лазают по вертикальным поверхностям, цепляясь когтями за малейшие неровности. Во время отдыха висят головой вниз. Активны только ночью и в сумерки; способны к эхолокации. Хорошо развиты осязание и слух (у нек-рых Р. ушные раковины достигают огромных размеров). День проводят в кронах деревьев, пещерах, дуплах деревьев, трещинах скал, нередко в постройках человека. Большинство Р. обитает сообществами, иногда многотысячными. Живут до 20 лет и дольше. Размножаются обычно раз в год и приносят 1—2 детёнышей. Постоянных пар не образуют, самцы в заботе о потомстве участия не принимают. Питаются животной (преим. насекомые) и растит. пищей. В Красных книгах МСОП (8 видов, 4 подвида) и СССР (5 видов).



Летучая мышь.

● Кузякин А. П., Летучие мыши, М., 1950; Рукокрылые (Chiroptera), М., 1980 (Вопросы териологии); Biology of bats, ed. by W. A. Wimsatt, v. 1—3, N. Y., 1970—77; Shober W., The lives of bats, N. Y., 1984.

РУКОНО́ЖКОВЫЕ (Daubentoniidae), семейство полуобезьян с единств. видом руконожка мадагаскарская, или айеайе (*Daubentonia madagascariensis*). Сходны с ископаемыми полуобезьянами сем. Plesiadapidae, известными из палеоцена и эоцена Европы и Сев. Америки. Внешне не похожи на приматов (ранее их относили к грызунам, только в 1860 было установлено, что это отклонившаяся от общего ствола ветвь лемуров). Дл. тела ок. 40 см, пушистого хвоста 60 см. Волосяной покров жёсткий, чёрного или тёмно-бурого цвета. Голова большая, с крупными кожистыми ушами. Зубов 18 или 20, резцы крупные, изогнутые, растут постоянно, как у грызунов. Большой палец на кистях не противопоставлен остальным. Ногти на больших пальцах плоские, на остальных когтеобразные. Средний палец кисти тонкий и длинный, им животное извлекает насекомых из щелей в коре. Встречаются в прибрежных лесах на С.-В. Мадагаскара. Ночные животные. Держатся в одиночку или парами, в бамбуковых зарослях или густых манграх. По ветвям передвигаются прыжками. Обычно безмолвны. Кроме насекомых, очевидно, питаются птичьими яйцами, а также растит. пищей (плодами манго, сердцевиной молодых побегов бамбука и сахарным тростником). Находятся на грани уничтожения, осн. причина — гибель естеств. местообитаний. В 1967 образован резерват для Р. на о. Нуси-Мангабе в бухте Антунгила. В Красной книге МСОП. См. рис. 7 в табл. 55.

РУНЕ́Ц ОВЕ́ЧИЙ, кровососка овечья (*Melophagus ovinus*), бескрылая муха сем. кровососок. Эктопаразит овец, реже коз. Дл. 4—7 мм. Распространён от Зап. Европы до Китая, завезён в Америку и Австралию; в СССР отмечен на Ю. Европ. части, Кавказе, Ю. Сибири (до Д. Востока), в Казахстане, Ср. Азии. Мухи сосут кровь хозяина неск. раз в день. Самка в течение жизни рождает 10—12 готовых к окукливанию личинок, прикрепляя их клейким секретом к шерсти хозяина. 6—10 поколений в год. Особенно интенсивно заражаются ягнята, на каждом может быть до тысячи и более личинок Р. о. Ослабленные ягнята иногда погибают. Р. о. может переносить паразита крови *Trypanosoma melophagium*. См. рис. при ст. *Кровососки.*

РУ́ППИЯ (*Ruppia*), род растений сем. руппиевых (Ruppiaceae) порядка наядовых. Многолетние травы, целиком, кроме соцветий, погружённые в воду. Листья нитевидные. Цветки мелкие, обоеполые, без околоцветника, в 2-цветковом колосе. Цветки протандричны; пыльники вскрываются в воздухе, и пыльца осыпается в воду (имеют место как анемофилия, так и гидрофилия). Плоды созревают в воде. 6—8 видов, в умеренном и субтропич. поясах, а также в горах тропиков; в СССР — 5 видов, по мелководьям вдоль мор. побережий и внутр. солёных или солоноватых водоёмов. Наиб. известны Р. морская (*R. maritima*) и Р. усиконосная, или спиральная (*R. cirrhosa*). Служат кормом для водоплавающих птиц.

РУСА́К (*Lepus europaeus*), млекопитающее сем. зайцевых. Дл. тела 50—70 см, масса до 5 (иногда 7) кг. В отличие от беляка хвост сверху чёрный, уши длиннее. Обитает в степях, лесостепях и на открытых пространствах лесной зоны Европы, Ю.-В. Сев. Азии, Передней Азии и в Сев. Африке; в СССР — в Европ. части, на Ю. Зап. Сибири, в Сев. Казахстане, в пустынно-степных, степных и лесостепных ландшафтах и на полях в лесной зоне. Акклиматизирован в СССР в Юж. Сибири и на Д. Востоке, а также в Сев. Америке. 2 раза в год (на

юге 3—4) рождает 1—7 (обычно 3—4) детёнышей. Объект промысла.

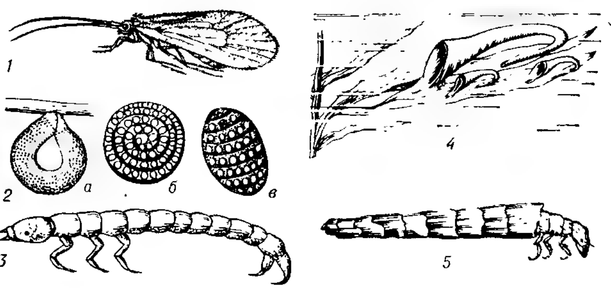
● Груздев В. В., Экология зайца-русака, М., 1974.

РУ́ТА (*Ruta*), род растений сем. рутовых. Многолетние сильно ароматич. травы или полукустарники с дважды- и триждыперисторассечёнными листьями. Цветки в верхушечных соцветиях, жёлтые, протандричные, опыляются гл. обр. мелкими цветочными мухами. В раскрывшемся цветке лежащие на лепестках тычинки одна за другой поднимаются, а после вскрывания пыльников (рыльце в это время почти не развито) опускаются на лепестки. К концу цветения они вновь поднимаются, соприкасаясь с рыльцем, и если к этому времени оно не опылилось чужой пыльцой, то происходит самоопыление. 7 видов (или ок. 70, если к этому роду относят также виды рода *Haplophyllum*). В СССР 1 вид — Р. душистая (*R. graveolens*), в Крыму, на сухих каменистых склонах. Ядовита; содержит эфирные масла. Издавна культивировалась в Европе (в т. ч. в Прибалтике) как пряное и лекарств. растение.

РУТИ́Н, природное соединение из группы флавоноидов. Содержится в листьях чайного куста, руты душистой, гречихи и др. растениях. Обладает капилляроукрепляющим действием, способствует более эффективному использованию организмом аскорбиновой к-ты. Применяют в медицине.

РУ́ТОВЫЕ, порядок (Rutales) и семейство (Rutaceae) двудольных растений. Порядок Р. происходит, вероятно, от примитивных камнеломковых. Деревья, кустарники, редко травы. Листья сложные, перистые, реже простые. В вегетативных органах, а иногда и плодах — вместилища с эфирными маслами, бальзамами и смолами. Цветки обоеполые, иногда однополые, б. ч. правильные, обычно с двойным околоцветником, с нектарным диском. Гинецей ценокарпный. Завязь, как правило, верхняя. Семена, как правило, без эндосперма. Ок. 15 сем.: анакардиевые, бурзеровые (Burseraceae), симарубовые (Simaroubaceae), парнолистниковые (Zygophyllaceae), рутовые и др. Сем. Р.— одно из самых крупных в порядке, 900 видов (ок. 150 родов), в тропич., субтропич. и отчасти в теплоумеренных поясах обоих полушарий, но гл. обр. в Юж. Африке и в Австралии. Листья Р. обычно с просвечивающими точками — желёзками с эфирным маслом, плод — коробочка. Опыляются насекомыми, неск. видов — птицами (возможно и самоопыление). Мн. виды — ксерофиты. Плоды и семена распространяются птицами, млекопитающими, водой и ветром, для мн. видов характерна автохория. В СССР — 5 родов: рута, ясенец (*Dictamnus*), бархатное дерево (*Phellodendron*) и др., ок. 40 видов, в юж. р-нах. Мн. Р.— плодовые (гл. обр. из рода цитрус), а также эфирномасличные (бергамот), лекарств. (пилокарпус), пряноароматич. (рута) и декор. растения; ряд тропич. видов, напр. ост-индское шёлковое, или атласное, дерево (*Chloroxylon swietenia*), даёт ценную древесину.

РУЧЕ́ЙНИКИ, власокрылые (Trichoptera), отряд насекомых. Дл. 0,5—3 см. Перепончатые крылья опушены волосовидными щетинками. Усики щетинковидные. Ротовой аппарат мягкий, с признаками редукции, приспособлен для слизывания капель жидкости. Ок. 30 сем., св. 3000 (по др. данным, 7000) видов, в СССР — ок. 300 (по др. данным, ок. 600) видов. Обитают вблизи водоёмов, активны ночью. Превращение полное. Яйца (от 300 до 1000) откладывают в воду. Личинки обычно водные. Мн. Р. развиваются в трубчатых, разнообразных по форме чехликах из минер. частиц и растит. материала, склеенных выделениями личиночных паутинных желёз; у нек-рых чехлики целиком состоят из паутины. Передвигаются по дну водоёмов вместе с чехликами, питаются соком живых и отмерших растит. тканей. Окукливаются в чехликах в воде, куколки подвижные. Личинки ряда видов открытоживущие, очень подвижны, преим. хищники; нек-рые Р. сплетают трубчатые, воронковидные, мешкообразные ловчие сети, куда попадают мелкие беспозвоночные и водоросли. Водные личинки Р. живут в чистой, богатой кислородом, гл. обр. текучей, воде (индикаторы хорошего качества воды, а также высокой продуктивности водоёма — пища рыб, особенно форели); ряд азиатских видов повреждает посевы риса.



Ручейники: *1* — взрослое насекомое рода стенофилов (*Stenophylax*); *2* — яйцекладки: кольцевидная (*а*), дискообразная (*б*), валиковидная (*в*); *3* — свободная личинка нейреклипса *Neureclipsis bimaculata*; *4* — ловчие воронковидные сети нейреклипса; *5* — личинка фрիганеи *Phryganea striata* в чехлике.

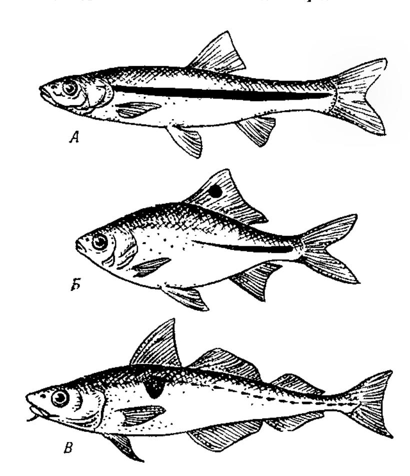
РЫБЕ́Ц, сырть (*Vimba vimba*), рыба сем. карповых. Единств. вид рода. Близок к лещам. Полупроходные и жилые формы. Тело стройное, дл. до 27—50 см, масса от 360 г до 3 кг. За спинным плавником киль, покрытый чешуёй. Обитает в басс. Северного, Балтийского, Чёрного, Азовского и Каспийского морей. Полупроходные Р. зимуют в реках. Половозрелость в 3—5 лет. Нерест порционный, в апреле — июне, обычно на галечных грядах. Плодовитость 25—112 тыс. икринок. Икра донная. Питаются зообентосом и мелкой рыбой, в море — моллюсками и ракообразными. Ценный объект промысла и разведения. Условия естеств. нереста осложнены зарегулированным стоком рек. См. рис. 23 в табл. 33.

РЫ́БНЫЙ ФИ́ЛИН (*Ketupa blakistoni*), птица сем. совиных. Дл. ок. 70 см, масса до 4 кг. Оперение охристо-бурое, с тёмными пестринами. Перьевые «ушки» хорошо развиты. Цевка частично оперена, пальцы голые. Распространён на В. Азии, в СССР — от Магадана до Приморья, на Сахалине, Юж. Курильских о-вах. Обитает вдоль рек, богатых рыбой. Живёт оседло. Гнездится в дуплах, нишах скал, старых гнёздах орланов. В кладке 2—3 яйца. Птенцы сидят 2 мес в гнезде. Питается преим. рыбой и земноводными. Всюду редок. В Красной книге СССР. См. рис. 4 при ст. *Совообразные*.

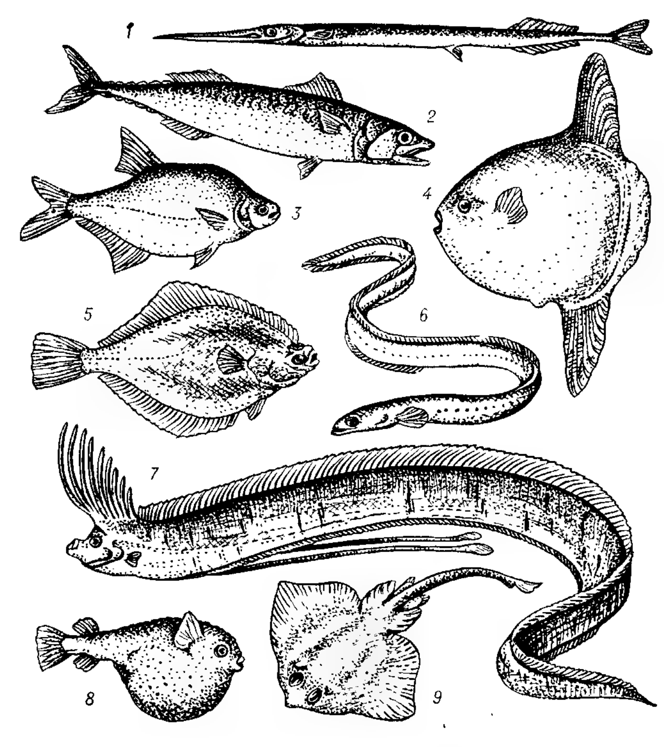
РЫБОЗМЕ́И (Ichthyophiidae), семейство безногих земноводных. Дл. до 50 см. Для Р. характерны мелкие костные чешуйки внутри многочисл. кожных складок (до 400), просвечивающие через кожу глаза. Окраска тела тёмно-бурая или ярко-голубая, с жёлтыми продольными полосами по бокам. 4 рода, 43 вида, в Юж. и Юго Вост. Азии, Юж. Америке. Широко распространён цейлонский Р. (*Ichthyophis glutinosus*). Взрослые Р. обитают в земле на глуб. ок. 30 см под дёрном, по берегам рек и озёр, в воде гибнут. Самка откладывает 15—25 яиц в нору у воды и охраняет кладку до выхода личинок. После выклева личинка, дышащая лёгкими, развивается в воде, претерпевает метаморфоз и переходит к подземному образу жизни. См. рис. 1 в табл. 41.

РЫБОЯ́ДНЫЕ ЛЕТУ́ЧИЕ МЫ́ШИ (Noctilionidae), семейство летучих мышей. Дл. тела 6,5—13,2 см. Крылья в размахе до 70 см. Единств. род *Noctilio*, 2 вида. Обитают в Центр. и Юж. Америке. Мексиканская Р. л. м. (*N. leporinus*) питается мелкой рыбой и водными беспозвоночными, к-рых хватает с поверхности воды задними конечностями, вооружёнными длинными изогнутыми когтями. Южная Р. л. м. (*N. labialis*), видимо, питается насекомыми.

РЫ́БЫ (Pisces), надкласс челюстноротых позвоночных. Известны с девона. Кистепёрые Р., вероятно, дали начало наземным позвоночным. Мн. совр. формы существуют в неизменном виде уже ок. 0,5 млн. лет. Р. представляют собой обширную и разнородную группу позвоночных животных с не всегда ясной филогенией. Значительно различаются по размерам, окраске, строению, физиологии. Дл. тела Р. может быть менее 1 см и более 20 м, масса варьирует от 1,5 г до 12—14 т. Особенности строения и функций органов Р., их экологии и поведения тесно связаны с жизнью в воде. Дышат Р. жабрами, но нек-рые (двоякодышащие) имеют добавочные органы дыхания, т. н. лёгкие. Скелет хрящевой или костный. Челюстной аппарат обычно



Типы стайной окраски рыб, облегчающей узнавание и ориентацию особей одного вида в стае: *А* — амурский гольян (*Phoxinus lagowskii*); *Б* — колючий горчак, молодь (*Acanthorodeus asmussi*); *В* — пикша (*Melanogrammus aeglefinus*).



Различные типы формы тела рыб: *1* — стреловидный (сарган); *2* — торпедовидный (скумбрия); *3* — сплющенный с боков (лещ); *4* — тип луны рыбы (луна-рыба); *5* — тип камбалы (камбала); *6* змеевидный (угорь); *7* — лентовидный (сельдяной король); *8* — шаровидный (кузовок); *9* плоский (скат).

хорошо развит. Парные и непарные конечности в виде плавников (иногда отсутствуют) служат рулями или стабилизаторами при поступат. движении, к-рое в осн. осуществляется за счёт волнообразных изгибаний тела. У нек-рых Р. движение происходит за счёт изгибаний грудных (скаты) или спинного и анального плавников (иглобрюхообразные и др.); в редких случаях грудные плавники используются как вёсельный движитель (иглобрюхообразные). Кожа Р. обычно покрыта чешуёй, редко голая или покрыта костными пластинками. Тело двусторонне-симметричное (исключение — камбалы), разнообразной формы (угревидной, веретеновидной, уплощённой, шаровидной и др.). Сердце двухкамерное: венозная кровь, нагнетаемая сердцем, поступает в жабры, где обогащается кислородом (один круг кровообращения). У двоякодышащих кровеносная система устроена сложнее благодаря дополнит. органам дыхания (предсердие разделено перегородкой в связи с появлением лёгочного круга кровообращения). Головной мозг Р., как правило, невелик и весьма примитивен. Кишечник обычно слабо дифференцирован на отделы, весьма часты пилорические придатки — слепые выросты, открывающиеся в среднюю кишку сразу за желудком и осуществляющие вспомогат. переваривание. Хрящевые и наиб. примитивные группы костных Р. имеют ряд анатомо-морфологич. особенностей, к-рые отсутствуют у более высокоорганизованных представителей. Таковы, напр., спиральный клапан — складка слизистой оболочки, к-рая содержит разл. кол-во витков (от 4 до 50) и вдаётся в просвет кишечника, увеличивая площадь всасывания; артериальный конус — отдел сердца, переходящий в брюшную аорту, и ряд др. образований. У мн. Р. есть плават. пузырь, выполняющий гидростатич., а у нек-рых и дыхат. функции. При помощи плават. пузыря Р. могут усиливать издаваемые ими звуки. У нек-рых Р. плават. пузырь связан с кишечником через спец. проток (т. н. открытопузырные Р.), у других эта связь утрачена (закрытопузырные Р.); иногда пузырь заключён в костную капсулу. У мн. Р. хорошо развиты обоняние, осязание, слух и зрение (последнее часто отсутствует у глубоководных и пещерных Р.); нек-рые имеют электрич. органы. Сейсмосенсорные органы боковой линии воспринимают водные колебания. У глубоководных Р. обычны органы свечения.

2 класса: хрящевые Р. и костные Р. Всего св. 20 000 видов (ок. 50% всех совр. позвоночных), из к-рых подавляющее большинство (96%) составляют костные Р. Разнообразны по способу питания (планктофаги и бентофаги, детритофаги, фитофаги и хищники), образу жизни и типу размножения. Большая часть откладывает икру, другие (гл. обр. хрящевые) — живородящие. Ряд Р. охраняет отложенную икру (строит гнёзда, вынашивает икру в ротовой полости и др.). Плодовитость Р. от 1 эмбриона (у хрящевых Р.) до 300 млн. икринок (луна-рыба). Продолжительность жизни от 1—2 лет (у рыб с коротким циклом созревания) до 100 лет и более у белуги. Среди Р. почти неизвестен паразитизм (исключение — нек-рые представители сомообразных из Юж. Америки, паразитирующие в мочеполовых протоках крупных Р.).

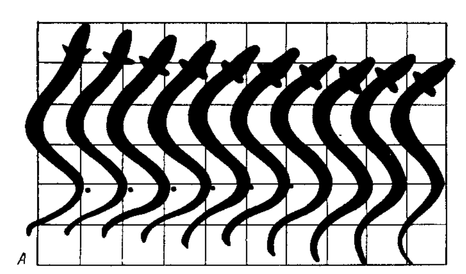
Диапазон обитания Р. охватывает разл. биотопы — от высокогорных водоёмов до предельных океанич. глубин. Температурные условия жизни Р. варьируют от —2,1 °С (антарктич. воды) до +50 °С (термальные источники). По нек-рым данным, Р. выдерживают солёность в 70‰, хотя для каждой экологич. группировки существуют оптимумы глубины, температуры и солёности. Многие Р. осуществляют дальние миграции для размножения, откорма и зимовки.

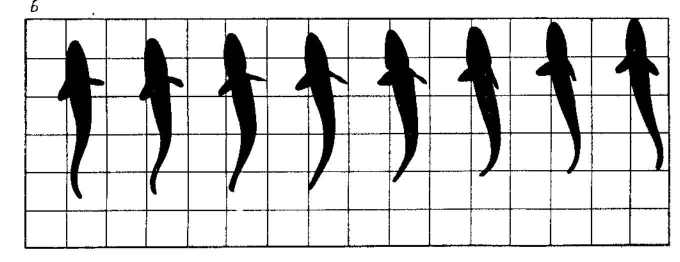
Р. — один из осн. источников пищ. белка и занимают важное место в питании человека, а также в его хоз. деятельности. Рыбный промысел, известный с древности, постоянно возрастал до нач. 70-х гг. 20 в. Общий вылов Р. стабилизировался и колеблется на уровне 70—74 млн. т в год (в т. ч. в пресных водах ок. 9 млн. т). Воспроизводство нек-рых Р. поддерживается разведением на рыбоводных заводах, прудах и рыбопитомниках, в лиманах и мор. садках (аквакультура). Большое значение для восстановления нарушенных запасов мн. Р. имеет их охрана. В ряде стран она предусмотрена в законодательном порядке. Особо охраняемые виды и подвиды Р. включены в Красную книгу МСОП (194) и Красную книгу СССР (9).

Мн. виды Р. опасны для человека: крупные акулы нападают на людей в воде, нек-рые скорпенообразные и др. имеют ядовитые железы у основания колючих лучей спинных плавников, иглобрюхообразные и нек-рые другие содержат яд во внутр. органах и тканях.

Для науч. целей нек-рых Р. разводят в лабораторных условиях. Широко распространены аквариумное содержание Р. и любительский лов. Наука о Р.— ихтиология. См. табл. 33—38.

● Никольский Г. В., Частная ихтиология, М., 1971; его же, Экология рыб, М., 1974; Линдберг Г. У., Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны, Л., 1971; Расс Т. С., Линдберг Г. У., Современные представления о естественной системе ныне живущих рыб, «Вопросы ихтиологии», 1971, т. 11, в. 3; Очерки по филогении и систематике ископае-





Способы движения рыб: *А*, *Б* — при помощи волнообразных движений тела (соответственно угорь и треска); *В* — слева — при помощи анального плавника (электрический угорь), справа — при помощи грудных плавников (скат).

мых рыб и бесчелюстных, М., 1977; Биохимическая и популяционная генетика рыб, Л., 1979; Жизнь животных, 2 изд., т. 4, М., 1983.

РЫ́БЫ-А́НГЕЛЫ, группа родов рыб сем. щетинозубовых (Chaetodontidae) отр. окунеобразных. Дл. помакантов (род *Pomacanthus*) до 60 см, др. виды мельче. Зубы щетинковидные. На жаберной предкрышке — мощный шип. Ярко окрашены (молодь иначе, чем взрослые). 7 родов, много видов, в тропич. водах всех океанов. Обитатели коралловых рифов. Питаются беспозвоночными. Объект промысла; иногда Р.-а. содержат в мор. аквариумах. См. рис. 21 в табл. 35.

РЫ́БЫ-БА́БОЧКИ, группа родов рыб сем. щетинозубовых (Chaetodontidae) отр. окунеобразных. Дл. до 15—25 см. Шипа на жаберной предкрышке нет. Ярко и контрастно окрашены (молодь так же, как взрослые). Ок. 10 родов, много видов, в тропич. водах всех океанов. Обитатели коралловых рифов. Ведут одиночный образ жизни, занимая участок рифа и охраняя его от др. особей вида. Питаются мелкими беспозвоночными. Объект местного промысла. Р.-б. содержат в мор. аквариумах. См. рис. 23 в табл. 35.

РЫ́БЫ-ЛА́СТОЧКИ (Monodactylidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. 17—23 см. Тело ромбовидное, сильно сжатое с боков. Глаза большие, рот маленький. Окраска серебристая, плавники жёлтые с чёрной каймой. 4—5 видов, в прибрежных водах Индийского и зап. части Тихого океанов, в воде разл. солёности, в т. ч. в пресной. Стайные рыбы. Плавают быстро, способны резко менять направление движения. Планктофаги и фитофаги. Р.-л. содержат в мор. аквариумах.

РЫ́БЫ-ПОПУГА́И, скаровые (Scaridae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. от неск. десятков см до 2 м, иногда более. Передние зубы сливаются, образуя подобие клюва попугая (отсюда назв.), и состоят из 2 пластинок на каждой челюсти. Иногда есть наруж. клыки и резцы. Ярко окрашены, по мере роста 2—3 раза меняют окраску. 10 родов, ок. 80 видов, в тропич. морях всех океанов. Обитатели коралловых рифов. Ведут одиночный образ жизни. Ночью неактивны, окружают себя слизевым чехлом. Гермафродиты. Питаются коралловыми полипами, откусывая куски кораллов и перетирая их глоточными зубами, а также моллюсками. См. рис. 24—25 в табл. 35.

РЫ́БЫ-ХИРУ́РГИ, хирурговые (Acanthuridae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. 15—60 см, тело уплощённое с боков, покрыто мелкой чешуёй. Хвостовой стебель вооружён по бокам острыми подвижными шипами, к-рые спрятаны в выемке кожи и при опасности резко выпрямляются. 6 (по др. данным, 9) родов, ок. 300 видов, в тропич. водах всех океанов. Нек рые ярко окрашены. Обитатели коралловых рифов и подводных скал. Икра пелагическая. Личинки — планктофаги, взрослые — фитофаги. Уколы плавниковых колючек и хвостовых шипов болезненны. См. рис. 18 в табл. 35.

РЫ́ЖИК (*Camelina*), род одно- или двулетних трав сем. крестоцветных. Листья мелкие цельные, плод — более или менее вздутый стручочек. 15 видов, в Европе, Азии, Сев. Африке и Сев. Америке; в СССР — 8 видов. Р. посевной, или яровой (*C. sativa*), и Р. лесной, или озимый (*C. sylvestris*, или *C. pilosa*), возделывают как масличные культуры. Р. льновый, или бурачковый (*C. alyssum*), засоряет посевы льна.

РЫ́ЖИК (*Lactarius deliciosus*), гриб рода млечников. Шляпка диам. 3—10 см, у молодого гриба округло-выпуклая, затем широковоронковидная, оранжевая, или светло оливковая, с более тёмными оранжевыми или оливковыми концентрич. зонами, влажная, клейкая. Пластинки приросшие или слабо нисходящие. Ножка дл. 2—6 см, толщиной 1,2—2 см, ровная, полая, одного цвета со шляпкой. Мякоть белая, под кутикулой шляпки и ножки оранжевая, на изломе зеленеющая. Млечный сок оранжевый, сладковатый, на воздухе зеленеющий. Распространён в Евразии, Америке, в СССР — по всей лесной зоне. Растёт в хвойных лесах с августа по сентябрь. Выделяют еловую и сосновую формы Р., различающиеся по окраске. Ценный съедобный гриб. В Европ. части СССР нуждается в охране.

РЫ́ЛЬЦЕ (stigma), часть пестика цветка, развивающаяся на верхушке столбика или столбика (иногда — непосредственно на верхушках или краях плодолистиков, образующих завязь, т. н. сидячие рыльца) и воспринимающая пыльцу при опылении, к-рая здесь и прорастает. На поверхности кутикулы Р. находится тонкий белковый слой — пелликула, к-рый, взаимодействуя с белками экзины пыльцевого зерна, обеспечивает прорастание пыльцевой трубки или препятствует ему.

РЫСЬ (*Felis lynx*), млекопитающее рода кошек. Один из самых крупных видов рода, дл. тела 82—109 см. Туловище плотное, ноги длинные. Сильно развиты «баки»; на концах ушей длинные кисточки, лапы сильные, широкие; хвост сравнительно короткий, как бы обрубленный, на конце, конечная треть хвоста чёрная. Мех мягкий, пушистый. Окраска от палево-дымчатой до ржавой, часто с тёмными пятнами. В Евразии и Сев. Америке (иногда Р., обитающую в Сев. Америке, выделяют в самостоят. вид — *F. canadensis*). В СССР — в лесной зоне от зап. границ до вост., на Кавказе и в горах Ср. Азии. Типичный хищник, питающийся теплокровной добычей: зайцами, птицами и т. п., изредка нападает на косуль и молодых оленей. Беременность 67—74 суток, в помёте 2—5 детёнышей. Мех ценится, но промысловое значение невелико, т. к. Р. малочисленна. Туркестанская Р. (*F. l. isabellinus*) — в Красной книге СССР. См. рис. 2 при ст. *Кошачьи*.

● Матюшкин Е. Н., Рыси Голарктики, в кн.: Млекопитающие. (Исследования по фауне Советского Союза), М., 1979.

РЯБИ́НА (*Sorbus*), род растений сем. розовых. Листопадные деревья (выс. 10—25 м) или кустарники с цельными, лопастными или непарноперистыми листьями. Цветки в щитковидных соцветиях, с пятичленным двойным околоцветником. Плоды — мелкие яблоки. Ок. 100 видов, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — ок. 40 видов, гл. обр. в горах Кавказа и Ср. Азии. Цветки опыляются насекомыми, у нек-рых видов они протогиничны. Характерны гибридизация и апомиксис. Плоды содержат сорбит, каратиноиды, витамин С, служат кормом для птиц. Виды Р. возделывают как лесные, плодовые и декор. культуры, наиб. часто — Р. домашнюю, или садовую (*S. domestica*), Р. обыкновенную (*S. aucuparia*) и её разновидность — невежинскую. В садах разводят также Р. ария (*S. aria*) и др. Североамериканская, т. н. черноплодная, Р. относится к роду арония. См. рис. 15 в табл. 23.

РЯБИ́ННИК (*Sorbaria*), род кустарников сем. розовых. Выс. от 40 см до 6 м. Цветки мелкие, белые или розовые, в крупных пирамидальных метёлках. Плод — многолистовка. 10 видов, в Азии; в СССР — 4 вида: в Ср. Азии, Сибири и на Д. Востоке. Виды Р. цветут преим. ранней весной, опыляются гл. обр. пчёлами, размножаются семенами и корневыми отпрысками. Медоносы. Р. разводят в садах и парках, для закрепления берегов и откосов. Р. рябинолистный (*S. sorbifolia*) растёт в Сибири, на Д. Востоке, в Китае, на п ове Корея, в Монголии и Японии, по берегам рек, окраинам болот, часто густыми зарослями. Р. Ольги (*S. olgae*), редкий среднеазиатский вид, — в Красной книге СССР.

РЯБИ́ННИК, дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*), птица рода дроздов. Дл. в среднем 25 см. Распространён в Европе и Сев. Азии, в СССР — к В. до Алдана. Селится колониями в хвойных и листв. лесах, садах, парках. Летом питается гл. обр. насекомыми, иногда в садах поедает землянику, иргу и др. ягоды; зимой — в осн. ягодами. См. рис. 2 при ст. *Дрозды*.

РЯБКИ́ (Pterocletes), подотряд голубеобразных. Дл. 22—40 см, тело обтекаемой формы, приспособленное к стремит. полёту, крылья острые, перья, кроющие хвост, длинные, часто вытянутые в остриё. Ноги короткие, задний палец редуцирован или отсутствует; у нек-рых Р. пальцы сросшиеся. Обитают в сухих степях и безводных пустынях, регулярно совершают дальние перелёты на водопой (воду птенцам приносят в зобу и на смоченном оперении). 1 сем. рябковые (Pteroclidae), 2 рода, объединяющие 16 видов; в СССР — 4 вида. К роду саджи (*Syrrhaptes*) относятся 2 вида — саджа и тибетская саджа (иногда их считают отдельными монотипными родами). Род рябков (*Pterocles*) включает 14 видов, на Ю.-З. Европы, в Африке, Ср., Юж. и Центр. Азии. В СССР 2 вида — белобрюхий Р. (*P. alchata*) и чернобрюхий Р. (*P. orientalis*), в Ср. Азии. Наземные стайные птицы. В кладке 2—3 яйца. Насиживают самка и самец. Птенцы вылупляются покрытыми густым пухом. Питаются семенами, ягодами, почками, насекомыми. Объект спорт. охоты. См. рис. 1, 2 при ст. *Голубеобразные*.

РЯ́БЧИК (*Fritillaria*), род луковичных растений сем. лилейных. Стебель облиственный, листья очередные или мутовчатые. Цветки обычно крупные, одиночные или по нескольку на верхушке стебля. Ок. 100 видов, в умеренных областях Сев. полушария. В СССР — 24 вида, чаще на Кавказе и в Ср. Азии, а также в Европ. части (лесостепь и степь), Зап. Сибири и на Д. Востоке, на лугах, в степях, среди кустарников, по склонам гор. Все виды Р. декоративные, цветут весной; наиб. известны Р. шахматный (*F. meleagris*) и Р. императорский (*F. imperialis*). 4 вида в Красной книге СССР.

РЯ́БЧИК (*Tetrastes bonasia*), птица сем. тетеревиных. Дл. до 37 см, масса 330—580 г. Ниж. часть цевки и пальцы голые. Распространён в умеренной зоне Евразии; в СССР — в лесной зоне от Карпат до Сахалина (на Кавказе и Камчатке отсутствует). Живёт оседло, совершая лишь

короткие кормовые кочёвки. Селится отд. парами в сырых, захламлённых хвойных и смешанных лесах, особенно по долинам рек. Растительноядный; зимой кормится серёжками берёзы, ольхи и пр. Ценная промысловая птица.

РЯД, серия (series), таксономич. категория в ботанич. номенклатуре, занимающая промежуточное положение между секцией (подсекцией) и видом. Р.— первый надвидовой ранг. Он объединяет близкие геогр. расы растений с нормальным половым циклом развития, имеющие общее происхождение и викарирующие (замещающие друг друга). Иногда Р. делят на подряды (subseries).

Концепция Р. играет видную роль в учении о виде, разработанном В. Л. Комаровым, и нашла своё отражение в многотомной «Флоре СССР» (1934—64). Р. объединяет расы не по морфологическим данным, а по генетическим, что позволяет судить о естеств. процессе видообразования.

РЯ́ПУШКИ, два вида рыб сем. сиговых. Европейская Р. (*Coregonus albula*) — полупроходная или озёрная рыба с верхним ртом, образующая много форм. Дл. от 8 до 46 см, масса от 4 г до 1,2 кг. Распространена от Ирландии до басс. Балтийского и Баренцева морей (из Финского залива идёт на нерест в Ладожское оз.); встречается в озёрах верховьев Волги. Созревает на 2—3-м году жизни. Объект промысла и акклиматизации. Крупную Р., обитающую в Ладожском и Онежском озёрах, наз. рипусом. Сибирская Р., или зельдь (*C. sardinella*), — полупроходная и пресноводная рыба, образующая неск. форм. Дл. св. 40 см, масса обычно 200—400 г, редко св. 0,5 кг. Рот верхний. Спинной плавник смещён вперёд. Обитает в реках басс. Сев. Ледовитого ок., нагуливается в эстуариях. Половозрелость в 3—7 лет. Нерест осенью. Плодовитость в среднем 17 тыс. икринок. Питается ракообразными и мелкой рыбой. Объект промысла.

РЯ́СКА (*Lemna*), род многолетних трав семейства рясковых (Lemnaceae) порядка аронниковых. Мелкие, плавающие на поверхности или погружённые в воду растения, имеющие вид зелёных округлых или продолговатых листовидных пластинок (наз. листец или фронд), от к-рых отходит длинный корень. Цветки однополые, без околоцветника; в соцветии пестичный и 2 тычиночных цветка, расположенные в боковых углублениях листеца, т. н. кармашках. Цветение Р. регистрируется крайне редко и нерегулярно (возможно, из-за микроскопич. размеров цветков). Ок. 10 видов, почти по всему земному шару, в пресных стоячих и медленно текущих водах. В СССР 3 вида — Р. трёхдольная (*L. trisulca*), Р. маленькая (*L. minor*) и реже встречающаяся Р. горбатая (*L. gibba*). Размножаются ветвлением листеца, нередко образуя сплошной покров на поверхности стоячих водоёмов. Служат пищей водоплавающим птицам.

С

САБА́ЛЬ (*Sabal*), род пальм. Стволы выс. до 30 м или сильно укороченные, диам. до 60 см; имеют подземный стебель, растущий вначале косо вниз на глуб. 1—1,5 м, а затем поднимающийся над землёй. Листья веерные. Соцветия метельчатые, дл. до 2,75 м, с обоеполыми цветками. Плод — односемянная ягода. Ок. 25 видов, на Ю.-В. США (Виргиния, Флорида), на о-вах Карибского м., в Центр. и Юж. Америке до Колумбии и Венесуэлы. Растут гл. обр. на сырых песчаных и солончаковых почвах по берегам рек и водоёмов, на мор. побережьях. Древесина высокоствольных видов — прочный, не гниющий в воде строит. материал. Из волокна листьев вырабатывают грубые ткани, маты. Молодые листья употребляют в пищу, почки С. пальмовидного, или пальметто (*S. palmetto*), наз. капустной пальмой, также съедобны. Нек-рые виды декоративны; в СССР на Черномор. побережье Крыма и Кавказа выращивают С. пальмовидный и С. малый, или С. Адансона (*S. minor*, или *S. adansonii*).

САБЕЛЛИ́ДЫ (Sabellidae), семейство многощетинковых червей. Дл. от 5 мм до 30 см. Туловище, на переднем конце к-рого венчик перистых жабр, заключено в эластичную хитиноидную трубку, инкрустированную песчинками. Жабры одновременно служат ловчим аппаратом, захватывающим мелкие органич. пищевые частицы. Трубки С. часто образуют огромные сростки. Ок. 35 родов, 300 видов, во всех морях, на разл. глубинах и грунтах; есть пресноводные виды (*Manayunkia baicalensis*, в оз. Байкал и басс. Ангары). Детритофаги. См. рис. при ст. *Многощетинковые черви*.

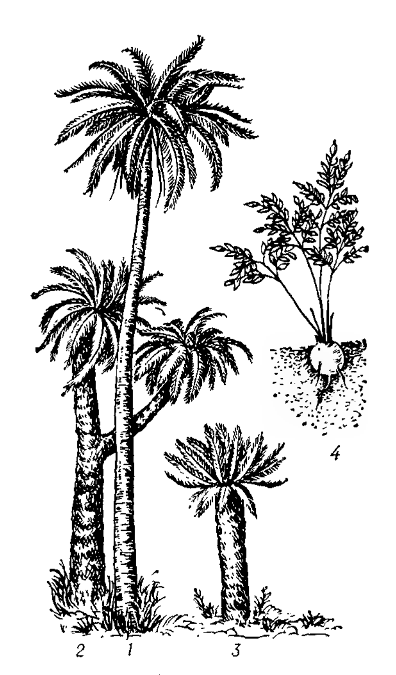
СА́БЛЯ-РЫ́БА (*Trichiurus lepturus*), рыба сем. волосохвостовых (Trichiuridae) отр. окунеобразных. Дл. до 2 м, масса св. 1 кг. Тело вытянутое, голое, серебристое (напоминает саблю). Хвост с нитевидным придатком. Спинной плавник от головы до хвостового стебля. Обитает в тропич. и субтропич. морях всех океанов; в СССР заходит в воды Юж. Приморья. Придонно-пелагич. рыба, часто встречается у берегов. Ночью поднимается к поверхности. Питается рыбой. Икра и личинки пелагические. Объект промысла.

САВА́ННА (от исп. sabana, заимствовано из карибских языков), тропические злаково-древесные сообщества, тип биома, распространённый между тропич. лесами и пустынями. Развивается в условиях чёткой смены сухого и дождливого сезонов и при кол-ве осадков от 250 до 500 мм/год. Обширные пространства занимает в Африке (ок. 40% площади материка); растительность, аналогичная афр. С., встречается в Юж. Америке (кампос, льянос), на С.-В. Австралии и в Юж. Азии. Во влажной С. (засуха длится 2,5—5 мес) среди почти сомкнутого травяного покрова слоновой травы и бородачей возвышаются баобабы, зонтиковидные акации, мимозы и др. В сухой С. (засуха — 5—7,5 мес) травяной покров не образует сплошной дернины и состоит из жестколистных дерновинных злаков и ксероморфного разнотравья, деревья редкие, в осн. листопадные. В колючекустарниковой С. (засуха — 7—10 мес) дерновины злаков отстоят далеко друг от друга, в понижениях встречаются кустарники и небольшие группы деревьев-суккулентов. Обилие растит. пищи (прирост надземной фитомассы до 30 т/га) способствует существованию богатого животного населения, для к-рого характерно обилие крупных травоядных млекопитающих, в т. ч. антилоп, жирафов, буйволов, бегемотов, слонов, зебр и др., а также хищных (львы, гепарды и др.); много грызунов, бегающих птиц, пресмыкающихся и насекомых. В результате хищнического истребления и нарушения местообитаний кол-во крупных зверей сильно сократилось. На распаханных землях С. выращивают зерновые и клубневые культуры, хлопчатник, арахис, сизаль, сахарный тростник. См. табл. 16.

САВА́ННОВЫЕ ЛЕСА́, ксерофильные сезонные листопадные тропич. леса. Приурочены к районам, где сухой период продолжается 4—6 мес, незначит. кол-во осадков выпадает в короткий промежуток времени. Широко распространены в Юж. Америке, Африке, на п-ове Индостан, реже в Австралии. Древостой более редкий, чем в муссонных лесах, и низкорослый (до 20 м), представлен в осн. видами сем. бобовых и др. Листья не образуют сплошного полога, и крона не препятствует проникновению света к нижним ярусам. Из вечнозелёных встречаются пальмы и хвойные. Распространены растения с колючими суккулентными побегами (кактусы, мясистые молочаи), бутылевидные деревья (нек-рые бомбаксовые). Кустарниковый ярус или отсутствует, или представлен ксерофильными видами, травяной покров хорошо развит. Лианы редки, эпифиты встречаются чаще, но представлены немногими видами. Периодич. палы сухого травостоя оказывают сильное влияние на древесно-кустарниковые растения. На значит. площади коренные С. л. в результате антропогенного воздействия сменились редколесьями или саваннами. См. *Тропический лес*.

САГИТТА́ЛЬНЫЙ (от лат. sagitta — стрела), расположенный в переднезаднем направлении, напр. С. шов, С. ось, С. плоскости (мнимые) проходят вертикально спереди назад вдоль тела; срединная С. плоскость делит его на две симметричные половины. См. рис. при ст. *Тело*.

САГО́ВНИКОВЫЕ, цикадопсиды (Cycadopsida), класс голосеменных растений. Возникли в позднем карбоне, достигли расцвета в юре; имеют, вероятно, общее происхождение с семенными папоротниками. Вечнозелёные двудомные древовидные растения с колонновидным, выс. 1—7 (до 20) м, или коротким, часто клубневидным или бочонковидным надземным или подземным стволом (напр., у рода бовения — *Bowenia*), иногда эпифиты. Стволы увенчаны пучком перистых папоротниковидных листьев, к-рые чередуются с чешуевидными, густовойлочными листьями; остатки черешков образуют на стволах шершавый панцирь. Спорофиллы собра-



Саговниковые: *1* — микроцикас красивокронный (*Microcycas calocoma*); *2* — энцефаляртос поперечно-жильчатый (*Encephalartos transvenosus*); *3* — саговник поникающий; *4* — бовения мелкопильчатая (*Bowenia serrulata*).

ны в однополые стробилы. Опыление ветром, у нек-рых видов, возможно, жуками. Семена б. ч. крупные, дл. 3—4 см, снаружи мясистые, красные, жёлтые, оранжевые, распространяются животными. Зародыш с 2 семядолями. С.— первая группа высших растений, у к-рой в ходе эволюции появился главный (первичный) корень. С. включают 1 одноименный порядок (Cycadales) с единств. семейством саговниковых, или цикасовых (Cycadaceae), к-рые часто наз. цикадовыми. 10 родов: саговник (*Cycas*), энцефаляртос (*Encephalartos*), микропикас (*Microcycas*), замия (*Zamia*) и др.; ок. 130 видов, в тропиках и субтропиках Африки, Азии, Америки, на о-вах Океании и в Австралии. Встречаются, как правило, рассеянно. Наиб. известен саговник поникающий (*Cycas revoluta*) родом из Японии. С.— источник пищ. продуктов с древнейших времён. Из крахмалистой сердцевины, коры и эндосперма семян саговника поникающего и др. видов изготовляют саго. Семена нек-рых С. употребляют в пищу. Сок из семян разл. видов С.— сильно действующий яд. Мн. С. широко разводят как декоративные, в СССР — на Черномор. побережье Кавказа и в Юж. Крыму. См. также рис. 1, 2 в табл. 12.

САГОВЫЕ ПАЛЬМЫ, виды рода метроксилон (*Metroxylon*) сем. пальм. Растения с ветвящимся корневищем и многочисл. стволами выс. 8—12 м. Образуют обширные заросли. Листья перистые, дл. 4—6 м. Соцветия крупные, б. ч. верхушечные, с одно- и обоеполыми цветками. Плоды округлые, с оболочкой из многочисл. чешуй. Зацветают в возрасте 15—20 лет и после плодоношения отмирают, образуя у основания ствола многочисл. отпрыски. Ок. 15 видов, от Таиланда до Нов. Гвинеи, по влажным низменностям, в затопляемых речных долинах. Наибольшее экономич. значение имеют С. п. настоящая (*M. sagu*), распространённая гл. обр. на о-вах Малайского арх. и в Нов. Гвинее, и С. п. Румфа (*M. rumphii*), произрастающая преим. на Молуккских о-вах (иногда её объединяют с предыдущим видом). Из крахмалистой сердцевины стволов издавна получают саго. Стволы и черешки С. п. используют как строит. материал, листья — для плетёных изделий.

САДЖА́ (*Syrrhaptes paradoxus*), птица подотр. рябков. Дл. ок. 40 см. Ноги трёхпалые, пальцы оперены до когтей и снизу сливаются в сплошную толстую подошву (отсюда второе назв. — копытка). Распространена в нагорных степях и пустынях Центр. Азии, в СССР — в Казахстане, долинах Киргизии, на Ю.-В. Алтая, в Тувинской котловине и, возможно, в Забайкалье. Оседла или совершает небольшие кочёвки. В нек-рые годы (напр., в 1863, 1888, 1908, 1913, 1922, 1944) по неясным причинам происходили массовые выселения птиц на запад (до Великобритании и Италии) или на восток (до Приморья и Хабаровского края). Объект промысла. Близкий вид (или самостоят. монотипный род) — тибетская С. (*S. tibetanus*, или *Tchangtangia tibetana*), встречающаяся в Тибете и на Памире; редка, в Красной книге СССР. См. рис. 1 при ст. *Голубеобразные*.

САЗА́Н (*Cyprinus carpio*), рыба сем. карповых. Дл. 50—60 см (до 1 м), масса 1,8—4,5 кг (до 16 кг, иногда более). В спинном и анальном плавниках по зазубренному костному лучу. На верх. губе и в углах рта по паре усиков. Обитает в пресных водах басс. Средиземного, Чёрного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, в оз. Иссык-Куль, в басс. рек Тихого ок. (от Амура на севере до Бирмы на юге). В пределах ареала образует 4 подвида: европейский С. (*C. c. carpio*), аральский С. (*C. c. aralensis*), амурско-китайский С. (*C. c. haematopterus*) и вьетнамский С. (*C. c. viridiviolaceus*). Вселён в нек-рые озёра и реки Ср. Азии, Сибири. В ниж. течении рек, впадающих в юж. моря, образует полупроходные формы, к-рые нагуливаются в предустьевых пространствах моря, а на нерест поднимаются в реки. Половая зрелость на 2—5-м году. Плодовитость 98 тыс.— 1,8 млн. икринок. Клейкую икру откладывает на растения. Нерест порционный, с апреля по июль, иногда в солоноватой воде. Молодь питается зоопланктоном, взрослые — бентосом, растениями и личинками насекомых. Ценный объект промысла и разведения. Одомашненная форма — карп. См. рис. 25 в табл. 33.

САЙГА́К, с а й г а (*Saiga tatarica*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Голова большая, передняя часть вздутая, мягкая, подвижная. Дл. тела 110—146 см, выс. в холке 60—79 см, масса до 40 кг. Рога у самцов неправильной лировидной формы, воскового цвета. Обитает в степях и полупустынях Монголии, Зап. Китая, в СССР — гл. обр. в Казахстане и сев. части Ср. Азии, а также в Ниж. Поволжье; ранее (в 17—18 вв.) был распространён от Центр. Азии до предгорий Карпат. Стадное животное. Бегает со скоростью до 70—80 км/ч. В период спаривания (в ноябре — декабре) около одного самца — 5—10 (иногда до 40—50) самок. Самцы дерутся, иногда со смертельным исходом. Высокоплодовит, самки С. могут спариваться в возрасте 7 мес (прежде чем завершится развитие их скелета) и, в отличие от большинства др. копытных, часто рождают 2 детёнышей. Беременность 5 мес, лактация 4 мес. В 20-х гг. 20 в. в результате неумеренного промысла численность и ареал С. резко сократились; сохранилось неск. сотен животных. В СССР в результате охранных мер (с 1919 охота на С. была полностью запрещена) с 40-х гг. начался «взрыв численности» С. (в 80-х гг. поголовье оценивалось примерно в 2 млн. особей). С 1955 разрешена охота по лицензиям; ведётся регулируемый промысел. См. рис. 16 при ст. *Полорогие*.

● Ж и р н о в Л. В., Возвращение к жизни. Экология, охрана и использование сайгаков, М., 1982.

СА́ЙДЫ (*Pollachius*), род рыб сем. тресковых. Дл. 60—90 см (реже до 1,2 м), масса 1,5—2 (иногда до 10) кг. Первый анальный плавник длинный, хвостовой — с глубокой выемкой. Подбородочный усик короткий. Боковая линия светлая. 2 вида. Сайда (*P. virens*) обитает в пелагиали сев. части Атлантич ок., в водах СССР — у Кольского п-ова и Нов. Земли. Половая зрелость в 5—6 лет. Нерест с января по май. Икра пелагическая. Ср. плодовитость 225 тыс. икринок. Питается мелкими рыбами и пелагич. ракообразными. Совершает сезонные миграции, уходя весной на север, а осенью на юг. Живёт до 15 лет. Ценный объект промысла. У европ. берегов от Бискайского залива до Сев. Норвегии встречается близкий малочисл. вид — люр (*P. pollachius*), подбородочного усика нет, боковая линия тёмная. См. рис. 4 при ст. *Трескообразные*.

СА́ЙКИ (*Boreogadus*), род рыб сем. тресковых. Дл. 12—30 (редко до 40) см. Усик на подбородке едва заметен. Тело сильно сужено к хвосту. Хвостовой плавник с глубокой выемкой. 1 вид — сайка, или полярная тресочка (*B. saida*), в морях Сев. Ледовитого ок., у берегов и подо льдом (до Сев. полюса). Половая зрелость в 3—4 года. Перед нерестом собирается в стаи. Нерест с октября по март. Плодовитость 9—21 тыс. икринок. Икра пелагическая. Питается С. фито- и зоопланктоном, кр. особи также молодью рыб. С.— осн. пища мн. мор. животных. Живёт 6—7 лет. Объект промысла.

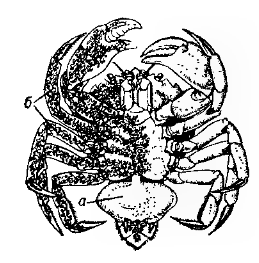
САЙМИРИ, б е л и ч ь и о б е з ь я н ы (*Saimiri*), род цепкохвостых обезьян. Мелкие животные (дл. тела ок. 30 см). Хвост длиннее тела, не хватательный. Окраска волосяного покрова на спине зеленовато-серая или тёмно-оливковая. На голове — «маска»: губы и кожа вокруг рта чёрные, пучки ушных волос и круги вокруг больших сближенных глаз белые (отсюда одно из назв.— мёртвая голова). 2 вида: беличий С. (*S. sciureus*), в Центр. Америке, и рыжеспинный С. (*S. oerstedii*), в сев. областях Юж. Америки. Дневные. Живут большими группами (до 100 и более особей) в приречных лесах на деревьях, в кустарниках и на земле. Быстро и ловко передвигаются, хвост часто служит балансиром. Питаются плодами, насекомыми, лягушками, мелкими птицами. Рождают одного детёныша. Лабораторные животные. См. рис. 4 в табл. 56.

СА́ЙРА (*Cololabis saira*), мор. стайная рыба сем. макрелещуковых. Дл. до 36 см, масса до 200 г. Обитает в открытых водах сев. части Тихого ок. (летом заходит на С. до Вост. Камчатки) и в Японском м. Живёт до 5—6 лет, половая зрелость в 3—4 года. Нерест в юж. части Японского м. с января по июнь, порционный. Плодовитость 9—23 тыс. икринок, икра прикрепляется к водорослям клейкими нитями. Планктофаг. Совершает сезонные нагульные миграции. Объект промысла. См. рис. 3 при ст. *Сарганообразные*.

САЙТ (от англ. site — место, местонахождение), местоположение точковой мутации на рекомбинационной карте гена. Каждый С. соответствует определ. паре нуклеотидов в двуцепочечной молекуле ДНК или одному нуклеотиду у тех вирусов, генетич. материал к-рых представлен одной нитью ДНК или РНК. Поэтому 2 мутации считают локализованными в одном С. до тех пор, пока между ними не найдено рекомбинации.

СА́КИ, чёртовы обезьяны, мохнатые саки (*Pithecia*), род цепкохвостых обезьян. Дл. тела ок. 50 см. Хвост длиннее тела, не хватательный, толстый и пушистый, заострённый на конце. Задние конечности значительно длиннее передних. Волосы длинные, густые, на голове слегка вьются, образуя «парик». У самцов на лице усы и бакенбарды. Нос широкий, ноздри далеко раздвинуты. 2 вида, в Юж. Америке, гл. обр. в басс. Амазонки. Живут в дождевых лесах по берегам рек. Образ жизни дневной. По деревьям передвигаются быстро и ловко, на земле неуклюжи. Держатся небольшими группами, иногда парами. Питаются плодами, листьями, мелкими птицами, мышами. В неволе размножаются с трудом. Очень близки к С. цепкохвостые обезьяны из рода хиропоты (*Chiropotes*), имеющие более тёмную окраску и большую окладистую бороду. См. рис. 6, 7 в табл. 56.

САККУЛИ́НА (*Sacculina carcini*), усоногий рак подотр. корнеголовых. Паразит мор. крабов. Тело мешковидное, содержит лишь небольшой ганглий и гермафродитные железы. С. прикрепляется к нижней стороне брюшка краба посредством стебелька, к-рый прободает покровы жертвы и образует внутри её тела ветвящиеся корневидные выросты, высасывающие соки хозяина. С. часто вызывает паразитарную кастрацию крабов.



Взрослая саккулина, паразитирующая в крабе *Carcinus maenas* (вид краба снизу, половина его тела изображена прозрачной): *а* — тело саккулины; *б* — её корневидные выросты, пронизывающие тело краба.

САКРА́ЛЬНЫЙ (от новолат. sacrum — крестец, из позднелат. os sacrum, букв.— священная кость), крестцовый, относящийся к крестцу. Напр., С. позвонок — крестцовый позвонок, С. область — область крестца.

САКСАУ́Л (*Halóxylon*), род растений сем. маревых. Кустарники или небольшие деревья (выс. 1,5—12 м) с вильчатым ветвлением и членистыми ломкими молодыми побегами. Листья в виде супротивных мелких бесцветных чешуй или бугорков (фотосинтез осуществляют зелёные ветви). Цветки обоеполые, сидят по 4 в пазухах чешуевидных прицветников. Околоцветник из 5 плёнчатых листочков, образующих у плода (орешка) крылья. Корневая система мощная, уходящая в почву иногда до 10—11 м. 10 видов, в полупустынях и пустынях Азии; в СССР — 3 вида, в Казахстане и Ср. Азии: С. чёрный (*H. aphyllum*), С. белый (*H. persicum*) и С. зайсанский (*H. ammodendron*), к-рый иногда рассматривают как подвид С. чёрного. С. размножаются семенами и хорошо возобновляются порослью. Весеннее развитие обычно начинается с отрастания репродуктивных побегов (в отличие от др. маревых). Живут С. до 30—60 лет. Виды С., особенно С. чёрный, широко используются для закрепления песков и озеленения городов в зоне пустынь и полупустынь. Хрупкая тяжёлая древесина идёт на топливо и для получения поташа. Зимой зелёные веточки служат кормом для верблюдов и овец.

САКСАУ́ЛЬНАЯ СО́ЙКА (*Podoces panderi*), птица сем. вороновых. Дл. в среднем 25 см. Спина пепельно серая, низ с розоватым оттенком, крылья чёрные с белым. Летает мало, хорошо бегает. Эндемик СССР. Живёт оседло в пустынях Ср. Азии, в барханных или бугристых песках с редким кустарником. Крытые шаровидные гнёзда строит на кустах на выс. до 1,5 м. В кладке 4—5 яиц, птенцы покидают гнездо, ещё не умея летать, и кочуют вместе с родителями, передвигаясь по земле. Питается насекомыми, ящерицами, семенами.

САЛА́КА (*Clupea harengus membras*), рыба рода сельдей, подвид атлантической сельди. Дл. до 20 см, обычно до 15 см. Быстрорастущая форма — гигантская С. («стремлинг») достигает дл. 38 см. С. обитает в вост. части Балтийского м. и в нек-рых озёрах Швеции. Стайная пелагич. рыба, планктофаг (гигантская С.— хищник). Живёт 6—11 лет, половая зрелость на 2—3-м году, при дл. 10—12 см. Известны 2 экологич. группы С.— весенне- и осенненерестующие. Нерест у берегов, на глубине от 2 до 20 м, на твёрдом грунте. Икра донная, клейкая. Плодовитость ок. 10 тыс. икринок. Важный объект промысла.

САЛАМА́НДРОВЫЕ, настоящие саламандры (Salamandridae), сем. хвостатых земноводных. Дл. 10—28 см. Для С. характерны зубы на верх. и ниж. челюстях, хорошо развитые веки; у взрослых есть лёгкие, жабр нет. Ок. 15 родов, 45 видов, в Евразии, Сев. Африке и Сев. Америке. В СССР — 3 рода, 7 видов. Наиб. известны собственно саламандры, тритоны и длиннохвостые саламандры. Из рода собственно саламандр (*Salamandra*) широко распространена (в Центр. и Юж. Европе, Сев.-Зап. Африке и Юго-Зап. Азии, в СССР — на Зап. Украине) пятнистая, или огненная, саламандра (*S. salamandra*). Дл. от 20 до 28 см, тело плотное, хвост короткий, конечности сильные, короткие (передние с 4 пальцами, задние — с 5), без плават. перепонок; окраска блестяще-чёрная, с ярко-жёлтыми пятнами; живородящая. Из рода длиннохвостых саламандр (*Mertensiella*) в СССР обитает кавказская саламандра (*M. caucasica*), дл. до 19 см, эндемик Зап. Кавказа; в Красной книге СССР. Среди С. есть наземные (собственно саламандры) и водные (тритоны) виды. Населяют сырые, тенистые леса, берега горных рек и ручьёв (на выс. до 3000 м). Активны в сумерках и ночью. Питаются мелкими беспозвоночными. Осеменение внутреннее (у водных самец откладывает сперматофор, к-рый самка захватывает клоакой). Личинки развиваются в воде. Мн. виды яйцеживородящие и живородящие. С. используют как лабораторных животных. С. наз. также нек-рых хвостатых земноводных из др. семейств (исполинские саламандры, безлёгочные саламандры). См. рис. 6, 7, 9, 10 в табл. 41.

Саланганы в пещере у гнезда.

САЛАНГА́НЫ (*Collocalia*), род стрижей. Дл. 10—14 см. Оперение тёмное. Ок. 20 видов, в Юго-Вост. Азии, Сев. Австралии и на нек-рых о-вах Индийского и Тихого ок. Гнездятся на скалах, в пещерах, в больших дуплах, ориентируясь в темноте при помощи эхолокации. В кладке 1—2 яйца. Чаще селятся колониями, иногда большими (в одной из пещер Сев. Калимантана до 2 млн. гнёзд). Гнёзда нек-рых С. состоят из чистой слюны (ласточкины гнёзда), ценятся как деликатес. Используется и гуано.

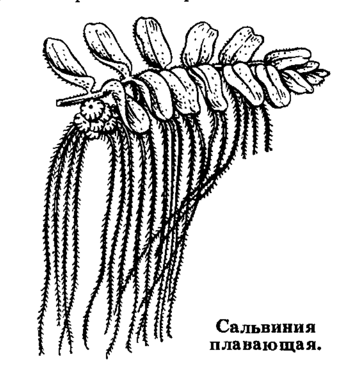
САЛА́Т, латук посевной (*Lactuca sativa*), однолетнее (иногда двулетнее) овощное растение рода латук. Родина — Средиземноморье. Только в культуре, на всех континентах, в СССР — распространённая огородная культура. Произошёл, возможно, от латука дикого (*L. serriola*). В пищу используют листья, кочан, утолщённый стебель. Возделывается с древности.

СА́ЛЕП (от араб. саалаб), высушенные молодые корневые клубни растений сем. орхидных: многих видов ятрышника, любки двулистной и др. Содержат слизь (до 50%), крахмал (24—30%), белок (15%). Применяют в медицине.

САЛИЦИ́ЛОВАЯ КИСЛОТА́, ароматич. оксикарбоновая к-та. В природе встречается в свободном виде (в корнях истода сенеги, цветках ромашки, нек-рых плодах) и в форме гликозидов и эфиров гликозидов (в эфирных маслах). Синтезируется растениями из бензойной к-ты. Антисептик. Натриевая соль С. к., её амид и ацетилсалициловая к-та (аспирин) — лекарств. препараты.

(Структурная формула: бензольное кольцо с группами COOH и OH)

САЛЬВИ́НИЯ (*Salvinia*), род водных папоротников сем. сальвиниевых (Salviniaceae). Плавающие травянистые растения с горизонт. корневищами и собран-


Сальвиния плавающая.

ными в мутовки по 3 листа, из к-рых 2 цельных, плавающих, а третий погружённый, рассечённый на нитевидные сегменты, выполняющий функцию отсутствующих корней и несущий мега- и микросорусы. Созревшие сорусы зимуют на дне водоёма, а весной поднимаются на поверхность, где опоры прорастают в муж. и жен. гаметофиты. После оплодотворения развивается новый спорофит — плавающее растение. С. быстро растут, размножаются корневищами и при благоприятных условиях полностью затягивают поверхность прудов и небольших озёр. 10 видов, в тропич., субтропич. и отчасти умеренных областях, гл. обр. в тропиках Африки и Юж. Америки; в СССР 1 вид — С. плавающая (*S. natans*), на Ю. Европ. части, Кавказе, в Ср. Азии, Зап. Сибири, на Д. Востоке. Мн. С. выращивают в аквариумах и водоёмах.

САЛЬМОНЕ́ЛЛЫ (*Salmonella*), род энтеробактерий. Прямые палочки с закруглёнными концами, 0,4—0,7×1,0—3,0 мкм, подвижные, грамотрицательные, факультативные анаэробы, гетеротрофы; серологически многообразны и классифицируются по антигенным свойствам. Длительно сохраняются во внеш. среде и пищ. продуктах, содержат эндотоксин. Большинство относится к патогенным видам (возбудители тифо-паратифозных заболеваний и пищ. токсикоинфекций).

СА́ЛЬНИК (omentum), широкая и длинная складка висцерального листка брюшины млекопитающих, в к-рой расположена рыхлая соединит. ткань, богатая сосудами и жировыми отложениями. Большой С. — двойная складка дорсальной брыжейки желудка, состоящая из 4 листков, начинается от большой кривизны желудка и, покрывая кишечник спереди, спускается в виде фартука. Выполняет защитную функцию при травмах и воспалит. заболеваниях органов брюшной полости. Малый С. — часть вентральной брыжейки желудка, образующая связку, натянутую между печенью, верх. частью двенадцатиперстной кишки и малой кривизной желудка.

СА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (glandulae sebaceae), кожные железы млекопитающих с голокриновым типом секреции; выделяют жирный секрет. Развиваются из эпителия волосяных фолликулов и, как правило, открываются в сумки волос. Секрет С. ж. служит для смазки волос и эпидермиса, у нек-рых животных обладает характерным запахом, играющим роль в химич. коммуникации (см. *Пахучие железы*, *Мускусные железы*). Нек-рые специфич. крупные С. ж. (препуциальные железы нек-рых грызунов, среднебрюшная железа песчанок, анальные железы хищных, мейбомиевы железы век, железы красной каймы губ и наружных половых органов человека и др.) утратили связь с волосяными сумками и открываются непосредственно наружу. У китообразных С. ж. представлены специфич. анальной железой. Как правило, у самцов С. ж. крупнее, чем у самок, выделяют больше секрета.

СА́ЛЬПЫ (Salpae, или Desmomyaria), класс оболочников (по др. системе — отряд класса Thalliacea). Мор. свободноплавающие колониальные животные. У взрослых форм хорды и хвоста нет. Тело бочонковидное, дл. от неск. мм до 33 см; покрыто толстой прозрачной туникой, сквозь к-рую просвечивают кольцевые мышцы и кишечник. Рот и клоакальное отверстие на противоположных концах тела. Глотка с 1 парой жаберных щелей. Нервная система — надглоточный ганглий с расположенным над ним светочувствит. глазком. Жизненный цикл со сменой полового и бесполого поколений. Бесполая особь — оозооид размножается почкованием. На его брюшном столоне (выросте) последоват. порциями (блоками) формируются почки половых особей — бластозооидов. По мере развития блоки в виде цепочек дл. до 1 м (по 8—400 особей) отрываются от столона и существуют как колонии. Закончившие развитие бластозооиды являются уже половыми особями. В их яичнике образуется одно яйцо, из к-рого в воду выходит единств. зародыш. Личинки нет. 25 видов, во всех океанах, кроме Сев. Ледовитого. Подобно огнетелкам и бочёночникам, С. происходят от асцидий, вторично приспособившихся к пелагич. жизни.

САЛЬТАТО́РНОЕ ПРОВЕДЕ́НИЕ (лат. saltatorius, от salto — скачу, прыгаю), скачкообразное проведение нервного импульса от одного перехвата Ранвье к другому вдоль мякотного (миелинизированного) аксона. Для С. п. характерно сочетание электротонич. распространения по межперехватным миелинизир. участкам нервного волокна с периодич. усилением импульса в перехватах Ранвье. С. п. обеспечивает быстрое и надёжное проведение импульса с постоянной амплитудой по тонким нервным волокнам, совершается с меньшей затратой энергии, чем непрерывное (по безмякотным волокнам), т. е. более экономично.

САЛЬТА́ЦИИ (лат. saltatio, от salto — скачу, прыгаю), внезапные, скачкообразные преобразования организмов, якобы приводящие к появлению новых крупных таксонов (отряд, класс, тип). Представление о С. отстаивалось в трудах сторонников *неокатастрофизма* (В. Вааген, О. Шиндевольф и др.) и *мутационизма* (С. И. Коржинский, Х. Де Фриз), к-рые считали, что С. (макромутации) являются гл. факторами макроэволюции. Существование сальтационных скачков в природе обосновывалось данными палеонтологии (неполнота палеонтологической летописи, отсутствие переходных форм между крупными таксонами и др.), морфологии (неотения, педоморфоз, тератогенез), эмбриологии и биологии развития (метаморфоз), генетики (крупные генные мутации, хромосомные и геномные перестройки). Однако генетич. исследования животных показали, что появление жизнеспособных и плодовитых макромутантов с повышенной конкурентоспособностью по сравнению с исходной формой маловероятно. У растений же крупные мутации, затрагивающие общее строение организма, часто оказываются вполне жизнеспособными. Однако любая крупная адаптация — продукт историч. развития и формируется отбором, для к-рого С. (точнее мутации) служат лишь исходным материалом.

● Тахтаджян А. Л., Макроэволюционные процессы в истории растительного мира, «Ботанич. журнал», 1983, т. 68, № 12, с. 1593—1603 (лит.).

САМООПЫЛЕ́НИЕ, процесс переноса пыльцы с пыльников на рыльце этого же цветка (автогамия) или др. цветка того же растения (гейтоногамия). Частный случай С. — клейстогамия, при к-рой опыление происходит в закрытых, нераспустившихся цветках (напр., у фиалок, кислицы, нек-рых видов ковыля). У одних растений С. — облигатный способ опыления (пшеница, овёс, ряд крестоцветных), у других — факультативный, резервный, вызванный неблагоприятными условиями и обычно происходящий в конце цветения, редко — до его начала. У нек-рых растений С. способствует ветер, вызывая движение тычинок в сторону рылец, а внутри закрытого цветка — насекомые (напр., трипсы). В открытых цветках С. также возможно с помощью насекомых (виды лапчатки), дождевых капель (виды лютика, кувшинки), свободного высыпания пыльцы (у подмаренника, видов осок). Постоянное С. чаще встречается у однолетних растений, чем у многолетних. С., особенно постоянное, рассматривается как вторичное явление, связанное с условиями среды, неблагоприятными для перекрёстного опыления (холодный или сухой климат, исчезновение опылителей у нек-рых видов, имеющих сложный механизм перекрёстного опыления, напр. у орхидных, и т. п.). В целом эволюция цветковых растений шла по пути выработки многочисл. приспособлений, препятствующих С. и способствующих *перекрёстному опылению*. Однако у большинства растений перекрёстное опыление сочетается с С. (хотя бы резервным), поскольку генетически С. способствует стабилизации признаков вида, а перекрёстное — разл. рекомбинациям и усилению внутривидовой изменчивости. См. также *Опыление*.

САМОРЕГУЛЯ́ЦИЯ в биологии, свойство биол. систем автоматически устанавливать и поддерживать на определённом, относительно постоянном уровне те или иные физиол. или др. биол. показатели. При С. управляющие факторы не воздействуют на регулируемую систему извне, а формируются в ней самой. Процесс С. может носить циклич. характер. Отклонение к.-л. жизненного фактора от константного уровня служит толчком к мобилизации механизмов, восстанавливающих его. На разных уровнях организации живой материи — от молекулярного до надорганизменного — конкретные механизмы С. весьма разнообразны, однако во мн. случаях основаны на сходных принципах, напр. очень широко в биол. системах используется регуляция по принципу обратной связи. Примером С. на молекулярном уровне могут служить те ферментативные реакции, в к-рых конечный продукт, определ. концентрация к-рого поддерживается автоматически, влияет на активность фермента. Примеры С. на клеточном уровне — *самосборка* клеточных органелл из биол. макромолекул, поддержание определ. значения трансмембранного потенциала у возбудимых клеток и закономерная временная и пространств. последовательность ионных потоков при возбуждении клеточной мембраны, на надклеточном уровне — самоорганизация разнородных клеток в упорядоченные клеточные ассоциации. Большинство органов способно к внутриорганной С. функций; напр., внутрисердечные рефлекторные дуги обеспечивают закономерные соотношения давления в полостях сердца. На организменном уровне хорошо изучены нервные, гуморальные и гормональные механизмы С., посредством к-рых у млекопитающих устанавливаются и поддерживаются на определ. уровне показатели внутр. среды — темп-ра, кровяное и осмотич. давление, уровень сахара в крови и т. п. (см. *Гомеостаз*). Разнообразны проявления и механизмы С. надорганизменных систем — популяций (видо-

вой уровень) и биоценозов (надвидовой уровень), регуляция численности популяций, соотношения полов в них, старение и смерть биол. особей и т. д. К саморегулируемым биол. системам относят системы, в к-рых регулируемые параметры константны, а результаты регуляции стереотипны (напр., стереотипное и потому «бессмысленное» при нек-рых условиях поведение насекомого), а также адаптивные системы (самонастраивающиеся, самообучающиеся), к-рые автоматически приспосабливаются к меняющимся внешним условиям. См. также *Биологические системы*.

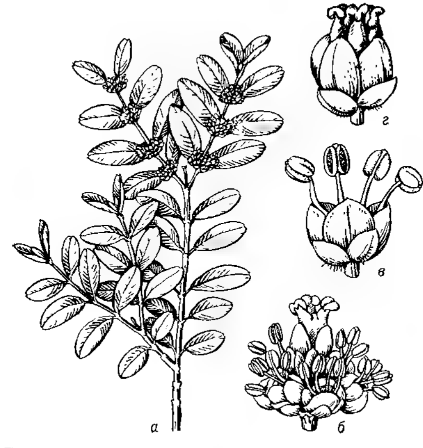
● Шмальгаузен И. И., Кибернетические вопросы биологии, Новосиб., 1968; Адаптивная саморегуляция функций, М., 1977; Пригожин И., Николис Г., Самоорганизация в неравновесных системах, пер. с англ., М., 1979.

САМОСБО́РКА, спонтанное упорядоченное объединение биополимеров, приводящее к образованию биологически важных структур: рибосом, цитоскелета, мембран, ферментных комплексов, вирусов и т. п. Наиб. ярко выражена способность к С. у белковых молекул (нуклеиновые к-ты, углеводы и липиды также участвуют в этом процессе). С. не требует затрат энергии и осуществляется за счёт образования нековалентных, вторичных связей. При объединении молекул первыми включаются наиб. дальнодействующие электростатич. силы, к-рые ориентируют сближающиеся молекулы, затем подключаются более короткие водородные, гидрофобные и, наконец, ван дер-ваальсовы взаимодействия. Важную роль в С. играет *комплементарность* поверхностей взаимодействующих молекул. Как правило, С. протекает с участием одинаковых молекул и сходна с процессом кристаллизации, но вместе с тем возможно взаимодействие и разных молекул.

● Поглазов Б. Ф., Сборка биологических структур, М., 1970.

САМОСТЕРИ́ЛЬНОСТЬ, неспособность растений и гермафродитных животных, у к-рых образуются нормальные муж. и жен. гаметы, к самооплодотворению. Причины С. разнообразны: неодинаковое строение цветков у разных растений одного вида (см. *Гетеростилия*), неодновременное созревание муж. и жен. гамет у одного организма (см. *Протандрия, Протогиния*), препятствующие самооплодотворению, *генетическая несовместимость*, обусловленная неспособностью гамет образовывать зиготу (копулировать) или неспособностью пыльцы прорастать. В основе С. лежат генетич. механизмы. Явление С. играет существ. роль в эволюции, т. к. приводит к перекрёстному оплодотворению и тем самым обеспечивает определ. уровень комбинативной изменчивости. В практике С. может затруднять процесс селекции и нек-рые генетич. эксперименты.

САМШИ́Т (*Buxus*), род растений сем. самшитовых (Buxaceae) порядка гамамелисовых. Вечнозелёные кустарники или деревья выс. до 20 м, с супротивными, цельными, кожистыми листьями. Цветки мелкие, однополые, однодомные, в пазушных пучках; опыление насекомыми и самоопыление. Плод — коробочка. Одна из наиб. теневыносливых древесных пород. Живёт до 500 лет. Ок. 50 видов, в Средиземноморье, Зап. Европе, Зап., Юго-Вост. и Вост. Азии, Гималаях, Африке, на о. Мадагаскар, в Центр. Америке и Вест-Индии. В СССР — 2 вида, на Кавказе: С. колхидский (*B. colchica*), в Зап. Закавказье, и С. гирканский (*B. hyrcana*), в Талыше; оба — реликтовые виды, в Красной книге СССР. 4 интродуцированных вида, в т. ч. средиземноморский С. вечнозелёный (*B. sempervirens*), разводят в юж. р-нах (для бордюров, зелёных стен); в Зап. Европе введён в культуру в античное время. Крепкая, твёрдая древесина используется в токарном деле, для изготовления гравировальных досок и пр.



Самшит вечнозелёный: *а* — ветвь с соцветиями в пазухах листьев; *б* — соцветие; *в* — тычиночный цветок; *г* — пестичный цветок.

САНДА́ЛОВОЕ ДЕ́РЕВО, растение из рода *санталум* и его древесина.

САНДАРА́К, смола, получаемая при подсочке деревьев сем. кипарисовых: каллитриса — *Callitris preissi* (Австралия) и сандаракового дерева — *Tetraclinis articulata* (Сев. Африка). Из С. изготовляют бесцветный спиртовой лак, используемый для покрытия картин, пропитки картона, в фотографии.

САНТА́ЛОВЫЕ, порядок (Santalales) и семейство (Santalaceae) двудольных растений. Деревья, кустарники и травы, часто полупаразиты с зелёными цельными листьями. Цветки мелкие, б. ч. правильные и обоеполые, с простым околоцветником, иногда в соцветиях. Гинецей ценокарпный. Плод обычно костянковидный или орешковидный. Семена с эндоспермом. 6 сем.: С., ремнецветниковые (Loranthaceae), омеловые (Viscaceae) и др. В сем. С. — кустарники, многолетние, реже однолетние травы, редко деревья. Листья иногда редуцированы до чешуек. Цветки с нектарным диском. Ок. 400 видов (35 родов), в тропич., субтропич. и умеренных поясах обоих полушарий. В СССР 1 род — ленец. С. с помощью корневых присосок (гаусторий) паразитируют на корнях, иногда на ветвях тропич. деревьев. Опыляются насекомыми или птицами (в тропиках), иногда с помощью ветра. Плоды разносятся птицами, грызунами, иногда муравьями. Мн. С. дают ценную древесину, напр. виды санталума; нек-рые С. — пищ. и лекарств. растения.

САНТА́ЛУМ, сантал (*Santalum*), род вечнозелёных деревьев или кустарников сем. санталовых. Выс. до 15 м. Цветки зеленоватые, иногда жёлтые или красные. Плод — костянка. Ок. 20 видов, на о-вах Ява, Малых Зондских, Океании, в Австралии. Нек-рые С. дают ценную древесину. С. белый (*S. album*) издавна культивируют в Индии, а также в Китае и др. странах. Древесина его, известная под назв. сандалового дерева или сандала, с желтовато-коричневым ядром и белой заболонью, ароматная, содержит душистое эфирное масло (3—6% в ядровой части ствола и до 10% в корнях), твёрдая, тяжёлая и прочная, устойчивая против термитов. Используется (как и у др. видов) для резных художеств. изделий, курительных палочек для религиозных церемоний и др. Сандаловое масло применяют в парфюмерии и медицине.

САПИ́НДОВЫЕ, порядок (Sapindales) и семейство (Sapindaceae) двудольных растений. Порядок С. близок к рутовым и происходит от общего с ним предка. Деревья, кустарники, очень редко травы. Листья б. ч. перистые. Цветки чаще однополые, правильные, с двойным околоцветником, в соцветиях. Гинецей обычно синкарпный. Завязь верхняя. Семена часто с согнутым зародышем, без эндосперма. Ок. 10 сем., в т. ч. клекачковые (Staphyleaceae), клёновые (Aceraceae), конскокаштановые (Hippocastanaceae), сапиндовые. Сем. С. включает деревья, кустарники, древесные и очень редко травянистые лианы. В коре, листьях и плодах содержатся млечный сок и смолы. Цветки однополые (женские — с хорошо развитыми тычинками, в к-рых, однако, пыльники не вскрываются), б. ч. однодомные, неправильные. Семена часто с ариллусом. Ок. 2000 видов (150 родов), в тропиках и субтропиках. В СССР — только в культуре (как декоративные) неск. видов рода кёльрейтерия (*Koelreuteria*), преим. в юж. р-нах. Мн. С. дают ценную древесину, съедобные плоды или семена. Из видов рода *Paullina* в Юж. Америке получают напиток, содержащий кофеин. Нек-рые виды богаты сапонинами (мыльное дерево).

САПОДИ́ЛЛА (*Manilkara zapota*, или *Achras zapota*), растение сем. сапотовых. Обычно крупное (выс. до 40 м) вечнозелёное дерево со скрученными на концах ветвей эллиптич. кожистыми листьями. Цветки мелкие, беловатые, одиночные, в пазухах листьев. Плоды ржаво-коричневые, от яйцевидных до шаровидных, диам. 6—10 см, с желтовато-коричневой сладкой мякотью, съедобны. Растёт в дождевых тропич. лесах Центр. Америки; культивируется в тропиках обоих полушарий гл. обр. как плодовое; млечный сок, содержащийся в коре, использовался при изготовлении жеват. резинки.

САПОНИ́НЫ, природные гликозиды, содержащие в качестве агликона (к-рый в данном случае наз. сапогенином) тритерпеноидный или стероидный спирт, а в качестве углеводной части олигосахаридную цепь из неск. (до 10) моносахаридных остатков. Содержатся гл. обр. в растениях, найдены в тканях иглокожих. С. обладают поверхностно-активными свойствами, их растворы легко вспениваются. Даже при разведениях порядка 1:50 000 С. проявляют гемолитич. активность и токсичны для рыб. Сапогенин диосгенин, выделяемый из С. диоскореи, — сырьё для пром. синтеза стероидных гормонов. С. содержатся во мн. лекарств. растениях (кора мыльного дерева, солодка, ялапа, наперстянка и др.).

САПО́ТА, сапотовое дерево (*Calocarpum sapota*), растение сем. сапотовых. Дерево выс. ок. 20 м. Листья очень крупные, дл. до 60 см, обратнояйцевидные или обратноланцетные. Цветки обоеполые, беловатые. Плоды (также наз. сапота) шаровидные, красновато-коричневые, диам. 8—20 см, с очень сладкой розовой или красноватой мякотью и од-

ним крупным семенем. Растёт в Мексике и Центр. Америке; обычный вид тропич. лесов. Ради съедобных плодов С. широко культивируют в тропич. Америке и на Филиппинах. Древесину используют для столярных работ. Иногда сапотой наз. саподиллу.

САПО́ТОВЫЕ (Sapotaceae), семейство двудольных растений порядка эбеновых. Деревья и кустарники, содержащие в стволах, ветвях и листьях млечный сок. Листья цельные. Цветки б. ч. обоеполые, в пучках, редко одиночные; для мн. видов характерна каулифлория; опыление насекомыми, у нек-рых С. (виды родов *Madhuca* и *Palaquium*) — летучими мышами. Плод — ягода. Ок. 800 видов (ок. 70 родов), в тропиках и отчасти субтропиках обоих полушарий. С.— важные компоненты дождевых тропич. лесов. Мн. виды дают гуттаперчу (гл. обр. *Payena leerii*, *Palaquium gutta*) и балату (см. *Манилкара*). Плоды мн. С. (напр., саподиллы, сапоты) съедобны; в пищу используют также мясистые сладкие венчики *Madhuca longifolia*. Из семян африканского вида *Butyrospermum paradoxum* и ряда видов родов *Argania* и *Mimusops* получают пищ. и технич. масло. Мн. виды (гл. обр. из рода *Sideroxylon*) дают ценную древесину (железное дерево).

САПРО́БНОСТЬ (от греч. saprós — гнилой), физиолого-биохимич. свойства организма (сапробионта), обусловливающие его способность обитать в воде с тем или иным содержанием органич. веществ, поступающих в водоёмы преим. с хозяйственно-бытовыми сточными водами. Понятие «С.» сформулировано и разработано для внутр. водоёмов. В связи с резким усилением загрязнения вод морей и океанов сточными водами, нефтью и нефтепродуктами, ядохимикатами, детергентами и др. проблема С. актуальна и для морей (см. *Токсобность*). По степени загрязнённости вод органич. веществами их делят на поли-, мезо- и олигосапробные, а организмы, в них обитающие, наз. поли-, мезо- и олигосапробами. Состав и кол-во сапробионтов, структура их специфич. сообществ служат критериями для оценки степени загрязнённости водоёмов, т. е. их используют при биоиндикации качества вод, их биол. полноценности. Увеличение С. способствует эвтрофикации водоёмов. Способность сапробионтов минерализовать органич. вещества используют для биол. очистки сточных вод.

САПРОТРО́ФЫ (от греч. saprós — гнилой и *...троф*), гетеротрофные организмы, использующие для питания органич. соединения мёртвых тел или выделения (экскременты) животных. Участвуя в минерализации органич. соединений, С. составляют важное звено в биол. круговороте веществ и энергии. К С. относятся бактерии, актиномицеты, грибы, а также сапрофиты — немногие высшие растения, в т. ч. паразитические цветковые и нек-рые водоросли. Среди животных сапротрофами (сапрофагами) являются нек-рые насекомые (жуки мертвоеды, кожееды и навозники, личинки ряда мух и др.), дождевые черви, нек-рые ракообразные (особенно донные бокоплавы, речные раки), нек-рые млекопитающие (напр., гиены) и птицы (грифы, ворон). К частичным сапрофагам относятся мн. хищники и всеядные животные. Водные С. участвуют в биол. очистке вод, обитающие в почве — в почвообразовании, способствуют повышению плодородия почвы.

САПСА́Н (*Falco peregrinus*), птица рода соколов. Дл. до 50 см. Распространён очень широко (отсутствует в Антарктике и б. ч. Юж. Америки), в СССР — в тундре, лесотундре и лесной зоне Европ. части, в Сибири, на Д. Востоке, Камчатке, Сахалине (ареал мозаичный). Зимой кочует. Гнёзда на скалах, деревьях, на земле и изредка на строениях. В пределах гнездового участка не охотится. Осн. пища — птицы, к-рых ловит на лету (во время пикирования развивает скорость до 100 м/сек). Использовался как ценная ловчая птица. Становится редок. Созданы центры (США, Канада, ФРГ, Финляндия, СССР) по вольерному разведению С. для последующего выпуска в природу. В Красных книгах МСОП и СССР.

САРАНЧА́, стадные, обычно крупные, саранчовые гл. обр. из сем. настоящих саранчовых (Acrididae). В зависимости от численности и концентрации особей у всех видов С. образуются стадная и одиночная фазы (иногда бывает промежуточная). Особям стадной фазы свойствен инстинкт стадности: образуют кулиги (плотные скопления личинок) и стаи (скопления взрослых), совершают длит. перелёты. Особи одиночной фазы не образуют больших скоплений и не совершают длит. передвижений. Наиб. опасные виды: перелётная, или азиатская, С., мароккская С., пустынная С. и обыкновенный прус, или итальянская С.

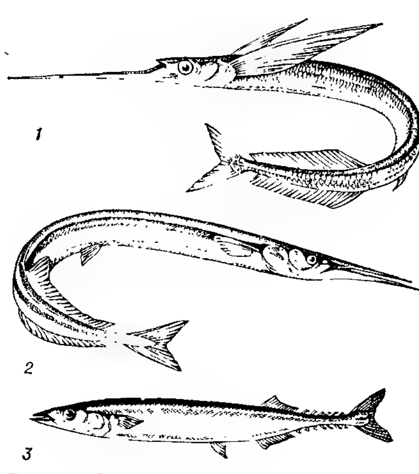
САРАНЧО́ВЫЕ (Acridoidea), надсемейство отр. прямокрылых. Дл. до 9 см. Крыльев обычно 2 пары, иногда они редуцированы. Передние ноги ходильные, задние прыгательные. Яйцеклад короткий. Развиты слуховой аппарат и у многих — орган стрекотания. 8 семейств, ок. 7 тыс. видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках. В СССР — ок. 500 видов, преим. на Ю. В умеренных широтах у большинства С. зимуют яйца, откладываемые летом или осенью в виде кубышки обычно в почву, реже в растения; отрождение весной, личинки развиваются 1—2 мес, окрыление летом. Растительноядны. Различают С. нестадных — кобылок и стадных — саранчу.

● Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л., Саранчевые фауны СССР и сопредельных стран, ч. 1—2, М.— Л., 1951; Уваров Б. П., Текущие и будущие проблемы акридологии, «Энтомол. обозрение», 1969, т. 48, в. 2.

САРГА́НОВЫЕ (Belonidae), семейство рыб отр. сарганообразных. Дл. от 30 см до 1,8 м. Тело длинное и тонкое, с мелкой чешуёй. Челюсти вытянутые, обычно с клыковидными зубами. 9 родов, ок. 25 видов, в тропич. тёплых морях, гл. обр. в прибрежной зоне, а также в реках Юж. Америки, Юго-Вост. Азии и Сев. Австралии. Хищники. В водах СССР — 2 вида. Обыкновенный, или атлантический, сарган (*Belone belone*) — в Чёрном и Балтийском морях; дл. до 90 см, масса 300—400 г; нерест в прибрежной зоне, икринки прикрепляются к водорослям, ср. плодовитость ок. 15 тыс. икринок; питается мелкой рыбой. Дальневосточный сарган (*Strongylura anastomella*) — у берегов Юж. Приморья. С.— объект местного промысла.

САРГАНООБРА́ЗНЫЕ (Beloniformes), отряд костистых рыб. Известны с эоцена. Дл. от 4—7 см до 1,8 м. 9—15 лучей жаберной перепонки. Чешуя циклоидная. Плавники без колючек. Спинной плавник один, брюшные — абдоминальные, с 6 лучами. У нек-рых С. кости зеленоватого цвета. Закрытопузырные. Боковая линия идёт по ниж. краю тела. Икринки крупные, обычно снабжены нитевидными придатками. 4 сем.: полурыловые, летучие рыбы, макрелещуковые и сргановые. Ок. 150 видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. водах, в открытом океане и прибрежных участках, реже в солоноватых и пресных водоёмах, в верх. слоях воды. В водах СССР — представители всех семейств. Питаются планктоном, крупные С.— рыбой. Обладают положит. реакцией на свет. Нек-рые С. (сайра, макрелещуки и др.) — объект промысла.

● Сарганообразные рыбы Мирового океана, М., 1980.



Сарганообразные: *1* — океанический полурыл (*Euleptorhamphus longirostris*); *2* — обыкновенный сарган (*Belone belone*); *3* — сайра (*Cololabis saira*).

САРГА́ССУМ (*Sargassum*), род бурых водорослей класса циклоспоровых. Слоевища однолетние или многолетние, кустистые, дл. 0,5—2 м. В оогониях по 1 яйцеклетке, к-рая после выхода наружу остаётся прикреплённой к материнскому растению до развития многоклеточного проростка. Ок. 50 (по др. данным, 100) видов, гл. обр. в тропич. и субтропич. морях. Растут на дне у берегов. Громадные плавающие скопления видов С., некогда оторвавшихся от субстрата и размножающихся вегетативно, известны в зап. части Атлантики, в Саргассовом м. (отсюда назв. моря). В осн. там преобладают С. плавающий (*S. fluitans*) и С. погружённый (*S. natans*). В СССР — 5 видов. В тропич. странах используются для произ-ва альгинатов, нек-рые виды в Юго-Вост. Азии употребляют в пищу. См. рис. 4 в табл. 9.

САРДИНЕ́ЛЛЫ (*Sardinella*), род рыб сем. сельдёвых. Дл. до 20—40 см. В отличие от сардин жаберная крышка гладкая, у большинства видов тёмные пятна на боках отсутствуют. Ок. 20 видов, в тропич. и субтропич. водах, преим. у берегов Юж. и Юго-Вост. Азии. В умеренно тёплые воды Тихого и Атлантич. океанов заходит только круглая С., или алаша (*S. aurita*), к-рая изредка встречается в Чёрном м. С.— пелагич., стайные рыбы, планктофаги. Живут от 3 до 6—7 лет. Нек-рые совершают суточные вертикальные миграции. Биология изучена слабо, данных по плодовитости нет. Нерест обыкновенной С. в Средиземном м. с середины июня до конца сентября, в верх. слоях воды. С.— объект промысла у побережий Зап. Африки, Индии, Филиппинских о-вов и вост. берегов Юж. Америки. См. рис. при ст. *Сельдеобразные*.

САРДИ́НЫ, два рода (*Sardina* и *Sardinops*) рыб сем. сельдёвых. Тело сжатое с

боков, дл. до 30—35 см, обычно до 15—20 см. Вдоль спины по бокам ряд тёмных пятен, у основания хвостового плавника — пара удлинённых чешуек («крылышек»), на жаберной крышке — радиальные бороздки. В каждом роде по одному виду с неск. подвидами. В умеренно тёплых и субтропич. прибрежных водах обоих полушарий, кроме вост. побережий Сев. и Юж. Америки. В водах СССР — иваси, или дальневосточная сардина, и европейская сардина (*Sardina pilchardus*), в Чёрном м. (редко). Планктофаги, обитают при темп рах от 10 до 20 °С. Живут до 8—14 лет, половая зрелость на 2-м году, икра пелагическая, плодовитость 25—90 тыс. икринок. Объект промысла. См. рис. 2, 6 при ст. *Сельдеобразные*.

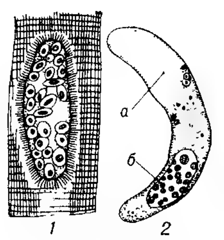
САРКО́ДОВЫЕ (Sarcodina), класс (по др. системе — подтип) простейших. Снаружи тело покрыто элементарной цитоплазматич. мембраной (плазмалеммой). Многие имеют внутр. и наруж. (в виде раковины) скелет. Органеллами движения и захвата пищи служат временные выросты цитоплазмы — псевдоподии (ложноножки) в виде лопастей (лобоподии), нитей (филоподии), лучей (аксоподии) или анастомозирующей сети (ретикулоподии). Ядро одно или их несколько. У пресноводных форм обычно имеются сократит. вакуоли. Питаются бактериями, водорослями и простейшими. Размножение бесполое (деление надвое, разл. формы почкования) и половое (при нём возникают жгутиковые или амёбоидные гаметы). Многие С. образуют цисты. 4 подкласса: корненожки, радиолярии, акантарии, солнечники (по др. системе, 8 классов, в т. ч. амёбы и фораминиферы); св. 11 тыс. видов. Большинство — свободноживущие мор. и пресноводные формы, нек-рые живут в почве и моховых подушках торфяных болот и лесов. Немногие — паразиты (напр., дизентерийная амёба).

САРКОЛЕ́ММА (от греч. sárx, род. падеж sarkós — мясо, плоть и lémma — кожица, скорлупа), тонкая оболочка, покрывающая поперечнополосатые мышечные волокна. Иногда С. наз. плазмалемму гладкомышечных и сердечных мышечных клеток. С. включает трёхслойную плазматич. мембрану толщ. ок. 7,5 нм, подобную таковой у др. клеток животных, и расположенную снаружи базальную мембрану, в к-рой у позвоночных имеются коллагеновые фибриллы. См. рис. при ст. *Гладкие мышцы*.

САРКОМЕ́Р (от греч. sárx, род. падеж sarkós — мясо, плоть и méros — часть, доля), повторяющийся участок миофибриллы мышечного волокна, осн. структурная единица *миофибрилл*.

САРКОПЛА́ЗМА (от греч. sárx, род. падеж sarkós — мясо, плоть и *плазма*), цитоплазма мышечных волокон и клеток. С. заполняет пространство между миофибриллами и миофиламентами; в ней находятся рибосомы, митохондрии (саркосомы), комплекс Гольджи и сложная система ограниченных мембранами пузырьков, трубочек и цистерн, наз. саркоплазматич. сетью или ретикулумом. Последняя делится на 2 части; одна ориентирована вдоль миофибрилл и равноценна эндоплазматич. сети в клетках др. типов; другая ориентирована поперёк мышечного волокна и образует т. н. Т-систему — структуру, приспособленную для быстрого проведения импульсов с поверхности в глубь мышечного волокна и переходящую в нек-рых местах в сарколемму.

САРКОСПОРИ́ДИИ, мясные споровики (*Sarcocystis*), род простейших подкласса кокцидий. Длина от неск. мкм до 20 мм. Внутриклеточные паразиты. Вызывают тяжёлые заболевания животных, реже человека — саркоспоридиозы. Ок. 90 видов. Промежуточные хозяева (нехищные животные и птицы) заражаются при поедании ооцист С., имеющих структуру изоспоры: 2 спороцисты с 4 спорозоитами. Развитие спорозоита приводит к формированию внемышечного шизонта, распадающегося на мерозоиты, к-рые затем попадают в мышцы и дают начало цистам. Цистные стадии развиваются путём шизогонии и эндодиогении. В кишечнике окончат. хозяина (хищные млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся, к-рые заражаются при поедании мяса, содержащего цисты) зрелые цистные стадии развиваются непосредственно в гамонтов, минуя бесполую фазу (мерогонию). Ооцисты формируются субэпителиально и здесь же спорулируют. Во внеш. среду выделяются преим. свободные спороцисты размером 8—16×9—11 мкм.



Саркоспоридия *Sarcocystis tenella*: *1* — цисты паразита в мышцах; *2* — спора (*а* — вакуоль, *б* — ядро, в цитоплазме зерна волютина).

САРКОФАГИ́ДЫ, серые мясные мухи (Sarcophagidae), семейство круглошовных короткоусых. Дл. 3—18 мм. Св. 2500 видов. Распространены широко. В СССР — ок. 400 видов. Яйцеживорождение или живорождение. Личинки преим. зоосапрофаги; известны хищники и полифаги, нек-рые — паразиты насекомых (энтомофаги) и др. членистоногих, а также моллюсков; многие живут в гнёздах пчёл и ос. Личинки ряда видов, напр. вольфартовой мухи, обитают в ранах млекопитающих.

САРРАЦЕ́НИЕВЫЕ, порядок (Sarraceniales) двудольных растений и единственное его семейство (Sarraceniaceae). Специализир. группа растений, сохранившая, однако, ряд примитивных признаков, сближающих её с порядками лютиковых и маковых. Многолетние болотные травы (одни из самых крупных насекомоядных растений) с прикорневой розеткой кувшинчатых или трубчатых листьев, служащих для ловли насекомых или др. мелких животных. Цветки правильные, обоеполые, крупные, б. ч. одиночные. Чашелистиков 3—6, лепестков 5 (реже их нет), тычинок много. Плод — коробочка. Семена с маленьким зародышем и мясистым эндоспермом. 17 видов из родов саррацения, дарлингтония (*Darlingtonia*) с единств. видом дарлингтония калифорнийская (*D. californica*) и гелиамфора (*Heliamphora*), распространённых в Сев. Америке и сев.-вост. части Юж. Америки. Неск. видов разводят как декоративные.

САРРАЦЕ́НИЯ (*Sarracenia*), род насекомоядных растений сем. саррацениевых. Многолетние корневищные травы с розетками кувшинчатых ловчих листьев, дл. до 80 см, диам. 8 см, часто пестроокрашенных и снабжённых нектароносными желёзками и железистыми волосками. Цветки одиночные, крупные (диам. 4—10 см), ярко окрашенные. Гинецей с зонтиковидно расширенным на верхушке столбиком, прикрывает тычинки. 10 видов, в Сев. Америке. С. пурпурная (*S. purpurea*) и С. жёлтая (*S. flava*) образуют обширные заросли на болотах. Нек-рые С. содержат алкалоид сарраценин, используемый в медицине. В результате выкапывания растений С. коллекционерами и на продажу ряд видов находится на грани исчезновения; охраняются. См. рис. 4 в табл. 15.

САРСАПАРИ́ЛЬ, сарсапарель, сассапарель, название нек-рых видов рода *смилакс*, используемых в медицине.

САРЦИ́НЫ (от лат. sarcina — связка, тюк), бактерии обычно сферич. формы, к-рые после деления (в трёх плоскостях) не расходятся, а образуют скопления (от 8 до 64 и более клеток) в виде пакетов. Неподвижны. Встречаются среди бактерий разных систематич. групп. Выделяют также род бактерий *Sarcina*, к к-рому относят грамположительные анаэробные бактерии из сем. Peptococcaceae, сбраживающие углеводы. Типовой вид *S. venticuli*.

САРЫЧИ́, канюки (*Buteo*), род ястребиных. Дл. 38—66 см. 25 видов, в Евразии, Африке, Америке. Обитатели лесов и открытых биотопов. Подолгу парят в воздухе в поисках добычи. В СССР — 4 вида: сарыч, или канюк (*B. buteo*), — в лесной и лесостепной зонах, зимняк (*B. lagopus*) — в тундре, курганник (*B. rufinus*) — в сухих степях и пустынях и мохноногий курганник (*B. hemilasius*) — в нагорных степях Тянь Шаня и Ю. Сибири. Сев. виды перелётны. Гнёзда на деревьях, скалах и береговых обрывах. Питаются грызунами, ящерицами, реже птицами и насекомыми. 2 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП.

Сарыч (самец).

САТАНИ́НСКИЙ ГРИБ (*Boletus satanas*), гриб сем. болетовых. Шляпка диаметром 8—20 см, толщиной 5 см, у молодых грибов полушаровидная, затем округло-подушковидная, беловато-сероватая, иногда слизистая, гладкая. Трубчатый слой из длинных, почти свободных трубочек, жёлто-оливковый, с мелкими, округлыми, кровяно-красными порами. Ножка дл. 6—10 см, толщ. 5—6 см, суженная к концу и вздутая в середине, красновато-жёлтая, с венозной или частой кровяно-красной сетчатостью на поверхности. Мякоть белая, на изломе синеющая или зеленеющая, внизу ножки слабо красноватая, с запахом сырого картофеля, сладкая. Распространён в Зап. Европе, Сев. Америке, в СССР — на Кавказе. Растёт в лиственных лесах. Несъедобен.

САТИ́РЫ, бархатницы, глазки (Satyridae), семейство дневных бабочек; иногда рассматривается как подсем. нимфалид. Крылья в размахе обычно 25—65 мм, иногда до 100 мм, часто широкие,

темноокрашенные, у внеш. края сверху и снизу с глазчатыми пятнами, верхние крылья у самцов нередко с пятном пахучих чешуек. Св. 1500 видов, распространены широко: в СССР — ок. 190 видов. Нек-рые С., особенно в тропиках, активны вечером. Гусеницы голые или с короткими волосками; живут на злаках, немногие на пальмах. Куколки у одних видов висят вниз головой, у других лежат на земле. Зимуют гусеницы (у горных форм иногда дважды), редко — куколки или яйца с развившимся зародышем. Чаще одно поколение в год. В СССР обычны С. родов *Chazara*, *Hipparchia*, *Melanargia* — чаще в степях, *Coenonympha* и *Maniola* — на лугах, *Erebia* и *Oeneis* — в лесах, тундрах и горах. 15 видов С. в Красной книге СССР. См. рис. 15, 15а в табл. 26.

САФЛО́Р (*Carthamus*), род травянистых растений сем. сложноцветных. 19 видов, гл. обр. в Средиземноморье, Передней и Ср. Азии; в СССР — 5 видов. С. красильный (*C. tinctorius*) — растение с твёрдым беловатым ветвящимся стеблем выс. 100 (редко более) см, с кожистыми сидячими листьями, имеющими зубчики с шипами по краям. Цветки трубчатые, мелкие, жёлтые, оранжевые, собраны в корзинки. Плод — белая ребристая семянка. Масличное (содержание масла в семенах до 60%), кормовое и красильное (даёт красную и жёлтую краски) растение. Возделывается в Евразии (осн. посевы в Индии), Центр. и Юж. Америке, Австралии, в СССР — преим. в Ср. Азии, только в культуре. Древняя культура (в Египте уже в 16 в. до н. э. С. окрашивали повязки для мумий). В Европу завезён, вероятно, арабами, в России известен с кон. 18 в.

САФЛО́РНАЯ МУ́ХА (*Acanthiophilus helianthi*), насекомое сем. пестрокрылок. Дл. 3—6 мм. В Зап. Европе, Сев. Африке, Передней, Центр. и Юж. Азии, в СССР — в центр. и юж. областях Европ. части, на Кавказе, в Казахстане и Ср. Азии. Личинки развиваются в соцветиях сафлора и др. сложноцветных, питаясь мякотью обёртки и семенами. 2 поколения в год, первое — на дикорастущих сложноцветных, второе — на сафлоре; зимует муха или пупарий. Может повреждать культурный сафлор.

САХАРА́, то же, что *углеводы*. В более узком смысле С.— моно- и олигосахариды, легко растворимые в воде и способные к кристаллизации.

СА́ХАРНЫЙ ТРОСТНИ́К (*Saccharum*), род многолетних (вне тропиков — однолетних) растений сем. злаков. Стебли выс. до 6 м и толщ. до 5 см. Соцветие — сильно разветвлённая метёлка дл. 70—90 см, пушистая от длинных шелковистых волосков, окружающих каждый колосок. 5—10 видов, в странах тропич. и отчасти субтропич. поясов. Родиной С. т. считают Юго-Вост. Азию. С. т. дикий (*S. spontaneum*) — дикорастущий полиморфный вид, распространённый в Юж. и Юго-Вост. Азии, Африке, Австралии, в СССР — в Ср. Азии (преим. в поймах рек), вероятный предок культурных видов; С. т. Барбера (*S. barberi*) — полукультурный вид, растущий в субтропиках Индии. С. т. китайский (*S. sinense*) культивируется и дичает, преим. в Китае и Японии; С. т. культивируемый (*S. officinarum*) в диком состоянии не встречается, в культуре в тропич. странах (в осн. гибридные формы). В СССР С. т. выращивают как однолетнюю культуру в Ср. Азии (Вахшская долина, Сырдарьинская обл.). С. т. известен в культуре за 3000 лет до н. э. (Индия), в странах Бл. Востока, Средиземноморья, в Китае — с 6 в. н. э. С 16 в. появился на о-вах Вест-Индии, в Мексике и Юж. Америке. Св. 60% производимого в мире сахара получают из С. т. (стебли содержат 10—18% сахарозы). Из мелассы готовят ром. Отходы используют в строительстве и на топливо.

САХАРО́ЗА, тростниковый сахар, свекловичный сахар, дисахарид, состоящий из остатков глюкозы и фруктозы. Наиб. легко усвояемая и важнейшая транспортная форма углеводов в растениях; в виде С. образовавшиеся при фотосинтезе углеводы перемещаются из листа в семена, корни, клубни и луковицы, где С. легко превращается в крахмал или инулин. С. используют как продукт питания (бытовое назв. С.— сахар), в произ ве поверхностно-активных веществ (эфиры С. с высшими к-тами), для микробиол. синтеза декстранов. Осн. источники получения С.— сахарная свёкла, сахарный тростник.

САХАРОМИЦЕ́ТЫ, сахарные грибы (*Saccharomyces*), род дрожжей класса аскомицетов. Овальные или сферич., реже удлинённые клетки диам. до 10 мкм, соединённые по 2 или в небольшие группы; мицелия не образуют. Размножаются почкованием и аскоспорами. Ок. 20 видов, в областях умеренного и тёплого климата. Жизненный цикл С. связан с растениями (размножаются в сочных плодах, нектаре) и насекомыми (служат белковой пищей для личинок), к-рые являются их переносчиками. Напр., дрозофилы, питаясь соком плодов, откладывают яйца под их кожуру и одновременно вводят нек рое кол-во С. (кустарное виноделие основано на том, что плоды всегда содержат дрожжи). Кроме природных, С. включают т. н. культурные дрожжи, селекционируемые и используемые в пивоварении, виноделии, хлебопечении и т. д. Наиб. значение для человека имеют пекарские дрожжи (*S. cerevisiae*), на основе к-рых получены сотни используемых в пром-сти рас. Так, пивные и винные дрожжи, известные под разными видовыми назв. (*S. uvarum*, *S. carlsbergensis*, *S. vini* и др.), представляют собой производств. расы этого вида. Все С. активно сбраживают простые углеводы до этилового спирта. С. синтезируют и аккумулируют большое кол-во витаминов группы В и используются в медицине при авитаминозах. Нек-рые виды вызывают порчу мёда и сладких продуктов. Патогенных форм среди С. нет. С.— удобные модели эукариотич. клеток в радиобиол. исследованиях, космич. биологии, цитологии, иммунологии. Генетически детально изученный вид *S. cerevisiae* используют в генетике и биотехнологии; методами генной инженерии в его ДНК встраивают и клонируют гены, ответственные за синтез гормонов и др. ценных соединений.

СВА́ЙНИКИ, общее название нек-рых паразитич. нематод. Обычно С. называют 2 вида из разных родов. С. гигантский (*Dioctophyme renale*) из сем. Dioctophymidae паразитирует в почках и брюшной полости млекопитающих. Дл. самцов до 40 см, самок — до 1 м. Тело ярко-красное. Млекопитающие заражаются, заглатывая промежуточных хозяев (олигохет), поражённых личинками С., или поедая рыб и лягушек (резервуарные хозяева). Распространён всесветно. Вызывает заболевание — диоктофимоз. С. двенадцатиперстной кишки (*Ancylostoma duodenale*), из сем. анкилостоматид. Дл. 10—18 мм. Хитиновые зубы этого С. служат для фиксации в слизистой кишки; питается эпителием и кровью. Яйца выделяются с испражнениями и развиваются во влажной среде или в воде. Животные и человек заражаются личинками, активно внедряющимися через кожу или путём заглатывания их с пищей или водой. Распространён гл. обр. в субтропич. и тропич. странах и в Юж. Европе. Вызывает т. н. бледную немочь (сильное малокровие, иногда гибельное для человека).

СВЁКЛА (*Beta*), род растений сем. маревых. Двулетники, накапливающие в первый год вегетации питат. в-ва в корнеплодах, а во второй расходующие их на образование цветков и семян. 6 видов (по др. данным, до 15), в Зап. Европе, Средиземноморье, Зап. Азии, Индии. Дикорастущие виды С. холодо- и зимостойкие, засухоустойчивые, устойчивые к болезням, односемянные; нек рые из них легко скрещиваются с культурными. В культуре С. обыкновенная (*B. vulgaris*), включающая столовую, кормовую, сахарную (содержит до 23% сахара), формы, а также её разновидность — С. листовая, или мангольд. Начало использования корней С. в пищу — 3—1 вв. до н. э. В кон. 12 в. появились в культуре кормовые формы, в 18—19 вв.— сахарные.

СВЕКЛОВИ́ЧНАЯ ТЛЯ (*Aphis fabae*), насекомое сем. настоящих тлей (Aphididae) подотр. тлёвых. Дл. ок. 2 мм. Тело чёрное с сизоватым оттенком. Характерны бескрылая и крылатая формы, разнодомность. Распространена в Европе, Закавказье, Ср. Азии, Сев. Америке. Зимующие яйца откладывает на бересклет европейский, калину, жасмин (первичные хозяева); взрослые сосут соки молодых побегов, листьев, цветков. Летом переселяются на свёклу, фасоль, бобы, вику, паслён, мак, лебеду, портулак, фенхель (вторичные хозяева); повреждают листья и верхушки стеблей.

СВЕКЛОВИ́ЧНЫЕ МУ́ХИ, три вида мух рода *Pegomyia* сем. цветочниц (Anthomyiidae), подотр. круглошовных короткоусых: северная С. м. (*P. betae*), западная С. м. (*P. hyosciami*) и восточная С. м. (*P. mixta*). Дл. 5—6 мм. Виды различаются по строению гениталий. Распространены в Евразии, Сев. Америке, в СССР — повсеместно, кроме Крайнего С. Дают 2—3 поколения в год. Вылетающие весной из пупариев мухи откладывают яйца (по неск. штук) на ниж. поверхность листьев маревых (свёкла, шпинат и др.), паслёновых, сложноцветных и др. растений. Личинки внедряются в ткань листа и выгрызают полости, что ведёт к образованию буроватых вздутий и отмиранию листьев.

СВЕКЛОВИ́ЧНЫЙ ДОЛГОНО́СИК обыкновенный (*Bothynoderes punctiventris*), жук сем. долгоносиков. Дл. 9—16 мм. Распространён в Ср. и Юж. Европе и частично в Азии, в СССР — в Европ. части (к Ю. от 54° с. ш.), на Кавказе и в Сев. Казахстане, особенно обилен на Ю. лесостепной и С. степной зон. Генерация одногодовая. Перезимовавшие в почве молодые жуки переходят или перелетают на посевы свёклы, к-рым наносят существ. вред, обгрызая семядоли и молодые листья. Яйца (100—120) откладывает в почву. Личинки появляются в середине лета, обгладывают корни свёклы. Окукливание — в земляной колыбельке, в к-рой жук и зимует. См. рис. 30 в табл. 29.

СВЕРБИ́ГА (*Bunias*), род растений сем. крестоцветных. Одно-, дву- или многолетние травы с жёлтыми или белыми

цветками. Плод — невскрывающийся стручочек. 6 видов, в умеренном и субтропич. поясах Евразии и в Сев. Африке, в СССР — 2 вида. С. восточная (*B. orientalis*) — стержнекорневой дву- или многолетний сорняк. Опыляется пчёлами и мухами. Размножается гл. обр. семенами и отчасти вегетативно — даёт побеги из почек, возникающих на перерезанных при вспашке корнях. Молодые листья и стебли богаты витамином С, могут употребляться в пищу. Хорошие медоносы; второстепенный пастбищный корм для скота.

СВЕРЛИ́ЛА, сверлильщики (Lymexylidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 6—25 мм, тело узкое, цилиндрическое, с длинными лапками. Личинки удлинённые, с 2 зубчатыми придатками на вершине брюшка. 30—40 видов, распространены широко; в СССР — 3—4 вида. Жуки и личинки обитают в древесине гл. обр. старых стволов и брёвен, предпочитая лиственные породы. В Европе встречается корабельное С. (*Lymexylon navale*), личинка к-рого может повреждать деловую древесину (преим. дуба), проделывая в ней круглые ходы диам. ок. 2 мм. Лиственное С. (*Elateroides dermestoides*), дл. 6—18 мм, поражает древесину дуба, бука, берёзы. Реже встречается хвойное С. (*E. flabellicornis*), дл. 7—10 мм, заселяет комлевую часть елей, пихт, реже сосен и лиственниц. См. рис. 35 в табл. 28.

СВЕРЛЯ́ЩИЕ ГУ́БКИ, клионы (Clionidae), семейство четырёхлучевых губок. Способны проделывать ходы внутри известкового субстрата, оставляя на его поверхности округлые отверстия диам. ок. 1 мм. Полагают, что механизм сверления обусловлен одноврем. действием углекислоты, выделяемой поверхностными клетками С. г., и сократит. усилиями этих клеток. Ок. 20 видов, гл. обр. на мелководье тёплых морей. В СССР — 3 вида, в Японском, Чёрном, Белом и Баренцевом морях. С. г.— опасные вредители устричных банок.

СВЕРЛЯ́ЩИЕ ЖИВО́ТНЫЕ, морские беспозвоночные, протачивающие ходы или углубления в древесине, камне, гл. обр. в известняках, а иногда в железных сваях. Внедрение в твёрдый субстрат происходит путём механич. (сверление) или химич. (растворение кислотами) воздействий. К древоточцам относятся двустворчатые моллюски (корабельный червь и нек-рые др.), равноногие рачки родов *Limnoria* и *Sphaeroma*, бокоплавы *Chelura*, погонофоры *Sclerolinum*. Брюхоногие моллюски родов *Nassa* и *Natica* при помощи выделений слюнных желёз, содержащих от 2 до 4% серной к-ты, просверливают отверстия в раковинах др. моллюсков и поедают их. К С. ж. принадлежат сверлящие губки, нек-рые из морских ежей и многощетинковых червей. Многие С. ж. разрушают подводные части деревянных судов, сваи и др. подводные сооружения. См. также *Камнеточцы*.

СВЁРТЫВАНИЕ КРО́ВИ, превращение жидкой крови в эластичный сгусток в результате перехода растворённого в плазме крови фибриногена в нерастворимый фибрин; защитная реакция животных и человека, предотвращающая потерю крови при нарушении целостности кровеносных сосудов. Процесс С. к. регулируется нервной и эндокринной системами и обусловлен взаимодействием компонентов сосудистой стенки, форменных элементов (в первую очередь тромбоцитов) и ряда белков плазмы, т. н. факторов свёртывания крови (ФСК; обозначаются римскими цифрами). Взаимодействие тромбоцитов с повреждённой сосудистой стенкой — ключевая стадия гемостаза. Сначала идёт адгезия тромбоцитов — их прилипание к поверхности повреждённой сосудистой стенки, а затем агрегация (слипание) тромбоцитов друг с другом. При этом происходит активация тромбоцитов (изменение их формы, возникновение отрицат. заряда на внеш. поверхности мембраны, секреция физиологически активных соединений — тромбоксана A_2 и др.), в основе к-рой лежит воздействие на рецепторы их мембран. Тромбоцитарный тромб способен остановить кровотечение из мелких сосудов. Одновременно активируется плазменный гемостаз. Он протекает как цепь последоват. реакций активации неактивных ФСК в соответствующие активные ФСК (узкоспецифич. сериновые протеолитич. ферменты; обозначаются римскими цифрами с буквой «а») за счёт реакций огранич. протеолиза. Высокая скорость реакций активации достигается концентрированием ферментов, субстратов и регуляторных белков (ФСК III, ФСК V, ФСК VIII и высокомол. кининоген) на поверхности коллагеновых волокон и (или) фосфолипидов клеточных мембран. Пусковой механизм внутр. пути активации плазменного гемостаза — активация ФСК XII при участии прекалликреина плазмы крови и высокомол. кининогена на отрицательно заряженной поверхности коллагена или активированных тромбоцитов. Внешний путь активации стимулируется активацией ФСК VII при участии тканевого фактора, фосфолипидов поверхности мембран повреждённых эндотелиальных и гладкомышечных клеток. Третий, альтернативный путь представляет активацию внутр. механизма компонентами внешнего. Все три пути направлены на активацию ФСК X в ФСК Xa, к-рый обеспечивает превращение протромбина в тромбин на поверхности фосфолипидов в присутствии Ca^{2+} и ФСК V. Ограниченный протеолиз фибриногена тромбином сопровождается образованием фибрин-мономера, к-рый полимеризуется в фибрин-агрегат, а затем с помощью фермента ФСК XIIIa отд. молекулы фибрин-мономера соединяются прочными ковалентными связями в сгусток фибрина, составляющий основу тромба. У организмов разных видов скорость С. к. сильно варьирует. Кровь человека, извлечённая из сосудистого русла, в норме свёртывается за 5—12 мин. При нек-рых заболеваниях С. к. может замедляться или ускоряться.

На ранних этапах развития (у моллюсков, иглокожих) С. к. сводилось к агглютинации клеточных структур в области соприкосновения с раневой поверхностью. Постепенно «клеточная форма защиты» усиливалась свёртыванием плазмы, переходом растворимого белка фибриногена в форму относительно плотного сгустка (позвоночные, в т. ч. человек).

● Кудряшов Б. А., Биологические проблемы регуляции жидкого состояния крови и ее свертывания, М., 1975; Зубаиров Д. М., Биохимия свертывания крови, М., 1978.

СВЕРХДОМИНИ́РОВАНИЕ, более сильное проявление признака у гетерозиготной особи (*Aa*), чем у любой из гомозигот (*AA* и *aa*); частный случай *доминантности*.

СВЕРЧКИ́ (*Locustella*), род птиц сем. славковых. Дл. 12—16 см. Тело удлинённое. Клюв прямой, довольно длинный. На спине тёмные продольные пятна. 7—8 видов, в Европе, Сев.-Зап. Африке и Азии (к Ю. до Гималаев); все представлены в СССР. Зимуют в Африке и Юж. Азии. Обитают по опушкам леса и в поймах рек. Гнёзда низко на кустах или на земле. Летают неохотно, низко над землёй. Насекомоядные. Пение похоже на стрекотание сверчков.

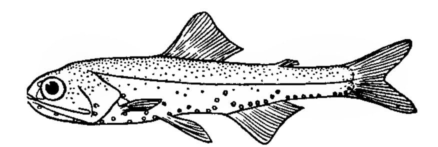
СВЕРЧКО́ВЫЕ (Grylloidea), надсемейство прямокрылых. Известны с начала триаса. У большинства орган слуха на голенях передних ног; у самцов на надкрыльях звуковой аппарат, а у самок обычен длинный копьевидный яйцеклад. Св. 2300 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках. В СССР — ок. 50 видов. Зимуют обычно личинки. Большинство С. (ок. 2200 видов) относятся к сем. сверчков (Gryllidae), в т. ч. степной сверчок (*Melanogryllus desertus*), дл. 12—19 мм, яйцеклад 12—17 мм, полевой сверчок (*Gryllus campestris*), домовый сверчок (*Acheta domestica*), дл. 16—20 мм, яйцеклад 11—15 мм. К С. относятся также медведки и небольшое (ок. 70 видов) сем. стеблевых сверчков (Oecanthidae), иногда повреждающих с.-х. культуры. См. рис. при ст. *Прямокрылые*.

СВЕРЧКООБРА́ЗНЫЕ (Gryllacridoidea), надсемейство отр. прямокрылых насекомых. Известно с нижнего триаса. Совмещает признаки кузнечиковых и сверчковых. Св. 1000 видов, преим. в тропиках. В СССР 7 видов из рода бескрылые пещерники (*Dolichopoda*), на Кавказе. Большинство — хищники, нек-рые растительноядные.

СВЕТЛЯКИ́ (*Lampyris*), род жуков одноим. сем. Lampyridae, ранее относимый к сем. мягкотелок. Дл. 10—20 мм. Самцы крылатые, самки бескрылые, червеобразные, на вершине брюшка у них орган свечения; яйца и личинки также способны испускать слабый зеленоватый свет (отсюда назв.). Св. 30 видов, распространены широко. В СССР — 12 видов. Хищники, личинки живут в лесной подстилке. В Европ. части, Сибири и на Д. Востоке — С. обыкновенный, или иванов червячок (*L. noctiluca*), дл. до 18 мм, редок, нуждается в охране.

СВЕТОЛЮБИ́ВЫЕ РАСТЕ́НИЯ, гелиофиты, растения открытых мест, не выносящие длит. затенения. Имеют относительно толстые листья с мелкоклеточной столбчатой и губчатой паренхимой и большим числом устьиц. Клетки листа содержат значительно большее число (от 50 до 300) хлоропластов, чем теневыносливые растения. Для С. р. характерна высокая интенсивность фотосинтеза. Подорожник, кувшинка, лиственница, акация, ранневесенние растения степей и полупустынь.

СВЕТЯ́ЩИЕСЯ АНЧО́УСЫ (Myctophidae), семейство стайных пелагич. рыб отр. миктофообразных. Дл. от 2,5 до 25 см. Чешуя у б. ч. видов циклоидная и только у нескольких ктеноидная. За спинным плавником — небольшой жировой плавник. Рот большой, заходит за задний край глаза, как у настоящих анчоусов (Engraulidae), с многочисл. зубами. Для С. а. характерны окологлазничные и туловищ-



Светящийся анчоус *Diaphus coeruleus*.

ные светящиеся органы — фотофоры, располагающиеся обычно ниже боковой линии группами; их число и взаимоположение видоспецифичны. Ок. 30 родов, ок. 210 видов, во всех морях и океанах, но преим. в умеренных поясах. В водах СССР неск. видов, в Баренцевом, Беринговом и Охотском морях, у Вост. Камчатки и Курильских о-вов. Населяют верх. 1000-метровый слой воды. Почти все С. а. совершают суточные вертикальные миграции. Питаются зоопланктоном и молодью рыб. Многочисленны, играют существ. роль в экосистемах пелагиали Мирового ок. Служат объектом питания лососей, тунцов и др. рыб, а также кальмаров, нек-рых тюленей и китообразных. Отд. виды — перспективные объекты промысла.

● Беккер В. Э., Миктофовые рыбы Мирового океана. Светящиеся анчоусы, М., 1983.

СВЕЧЕ́НИЯ О́РГАНЫ, органы животных, способные испускать свет и служащие для опознавания особей своего вида, привлечения особей др. пола, консолидации стай и скоплений, приманивания добычи и дезориентирования и отпугивания хищников. Имеются у мн. мор. животных, а из наземных животных — у насекомых (жуки-светляки, жук-щелкун кукухо, личинки грибных и пещерных комариков и др.), нек-рых дождевых червей, многоножек и др. С. о.— специализир. железы, б. ч. кожного происхождения. Строение С. о. различно — от простых обособленных скоплений железистых клеток до сложных автономных органов, содержащих светящиеся бактерии. Размеры С. о. от 0,1 мм до неск. см. Свет испускают фотогенные клетки или выделяемая ими слизь (автономное свечение), выпрыскиваемая у нек-рых струёй или облачком, а также светящиеся бактерии, живущие в соответствующих клетках или спец. полостях. См. также *Биолюминесценция*.

СВИДИ́НА (*Swida*), род растений сем. кизиловых, иногда включаемый в род кизил. Кустарники или деревья выс. 1,5—6 м с пурпуровыми или красновато-бурыми молодыми побегами. Листья снизу часто сине-зелёные. Цветки белые, в щитковидном или зонтиковидном соцветии. Плод — мелкая костянка. Ок. 40 видов, в умеренном поясе, гл. обр. в Вост. Азии и Сев. Америке. В СССР — 10 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке и в Ср. Азии, в подлеске светлых лиственных и смешанных лесов, среди кустарников на влажных местах, в т. ч. С. кроваво-красная (*S. sanguinea*) — в зап. и центр. областях Европ. части, и С. южная (*S. australis*) — в низовьях Волги, в Крыму и на Кавказе. Цветут после полного развития листьев. Осенью нередко вторичное цветение. Размножаются семенами и корневыми отпрысками, отводками. Растут быстро. Древесина красноватая, используется в токарном и столярном деле; из ветвей плетут корзины и маты. Из околоплодника и семян получают технич. невысыхающее масло. Декор. растения (особенно пестролистные формы); используются для живых изгородей, закрепления склонов. С. спорная (*S. controversa*), иногда относимая к роду *Bothrocaryum*, растущая на о. Кунашир, — в Красной книге СССР.

СВИ́НКОВЫЕ (Caviidae), семейство грызунов. Дл. тела 22—75 см, хвоста до 5 см; масса 0,5—16 кг. Волосяной покров грубый. 5 родов, 14 видов: морские свинки, мара и др. В разнообразных ландшафтах Юж. Америки, кроме густых тропич. лесов; в горах до выс. 4000 м. Держатся поодиночке или небольшими группами. Размножаются неск. раз в год, детёнышей 1—5; объект охоты. См. рис. 30, 31 при ст. *Грызуны*.

СВИНОРО́Й (*Cynodon*), род растений сем. злаков. Многолетние травы с длинным ползучим корневищем и лежачими или восходящими, хорошо облиственными стеблями. Соцветие из 3—8 пальчато расположенных колосовидных веточек. Размножается семенами и корневищем. Ок. 10 видов, в тропич., субтропич. и отчасти в теплоумеренных поясах. Широко распространён полиморфный вид С. пальчатый, или пальчатая трава, бермудская трава, собачий зуб (*C. dactylon*). В СССР этот вид — единств. представитель рода, на юге Европ. части, Кавказе, Алтае, в Ср. Азии; растёт по склонам, поймам рек, у дорог и как сорняк на полях и в садах. Ценное засухоустойчивое кормовое растение (особенно в тропич. странах). Используется для газонов, задернения аэродромов, спортивных площадок, насыпей. Злостный сорняк в районах орошаемого земледелия (в посевах хлопчатника, риса, табака, люцерны, кукурузы, в виноградниках). См. рис. 11 в табл. 21.

СВИНУ́ШКА (*Paxillus*), род грибов порядка агариковых. Шляпка мясистая, желтовато-бурая, коричневая, у молодого гриба край подвёрнутый и бархатистый. Пластинки нисходящие, разветвлённые, анастомозирующие. 2 вида: С. тонкая (*P. involutus*) и С. толстая (*P. atromentosus*), в Европе, Сев. Америке, в СССР— в Европ. части. Наиб. известна С. тонкая, с волокнисто-пушистой шляпкой, диам. 5—12 см, у молодого гриба шляпка с закрученным во внутрь краем. Ножка дл. 5—8 см, толщ. 1—3 см, б. ч. суженная внизу. Мякоть мягкая, рыхлая, желтоватая. Растёт в лесах разл. типа, чаще в редких мелколиственных, иногда на муравьиных кучах и у оснований стволов с июня по октябрь. Несъедобна, содержит ядовитые вещества.

СВИНЫ́Е (Suidae), семейство нежвачных парнокопытных. Морда длинная, заканчивающаяся голым хрящевым подвижным «пятачком». Волосяной покров редкий, состоящий преим. из щетины. Клыки хорошо развиты, острые, изогнутые вверх. Конечности четырёхпалые; боковые пальцы (второй и пятый) едва касаются земли. Желудок простой. 22 рода, в т. ч. 5 совр.: кабаны (3 вида), бородавочники, бабируссы, кистеухие свиньи (*Potamochoerus*) и лесные свиньи (*Hylochoerus*), в четырёх последних по одному виду. Распространены широко. В отличие от др. копытных всеядны. Объект промысла. 2 вида в Красной книге МСОП.

СВИРИСТЕ́ЛЕВЫЕ (Bombycillidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 15,9—22 см. На голове хохол. Ноги короткие. 2 рода. Свиристелевые сорокопуты (*Hypocolius*) включают единств. вид — *H. ampelinus*, обитающий в полупустынях Передней Азии, в СССР — в Туркмении. Свиристели (*Bombycilla*) включают 3 вида, на С. Евразии и Сев. Америки. В СССР 2 вида: обыкновенный свиристель (*B. garrulus*) — на С. лесной зоны, пение — нежное «свирири-свирири»; японский, или амурский, свиристель (*B. japonica*) — на Ю.-В. Якутии, в Приамурье и на С. Приморья. Летом кормятся насекомыми, хватая их в воздухе, как мухоловки. Осн. зимний корм — ягоды, в зависимости от их урожая. Кочуют стаями, появляясь иногда даже в пустынях Туркмении, где кормятся ягодами селитрянки. Способствуют расселению мн. растений. Гнёзда на деревьях. В кладке 3—5 яиц. Насиживает самка. Свиристелевый сорокопут — в Красной книге СССР.

Обыкновенный свиристель: *1* — самец; *2* — молодая птица.

СВИСТУ́ЛЬКОВЫЕ (Fistulariidae), семейство рыб отр. колюшкообразных. Дл. 150—180 см, масса до 3,4 кг. Тело сильно удлинённое, приплюснутое. Рыло трубковидное (отсюда назв.), приспособлено для всасывания пищи. Анальный и спинной плавники треугольные. 1 род — рыбы-свистульки (*Fistularia*), 3 вида, в прибрежных водах у коралловых рифов в тропич. части Тихого, Индийского и Атлантич. океанов. Биология изучена слабо. Питаются донными организмами. Часто плавают вниз головой, роясь длинным рылом в грунте. Объект местного промысла.

СВИСТУНЫ́ (Leptodactylidae), семейство бесхвостых земноводных. Дл. от 1,5 до 20 см. Похожи на настоящих лягушек, но плавательные перепонки между пальцами у С. почти редуцированы. Голосовые реакции мн. С. напоминают свист (отсюда назв.). 49 родов, ок. 630 видов, в Австралии, на Ю. Сев. Америки и в Юж. Америке. Ок. 200 видов относится к роду листовых лягушек (*Eleutherodactylus*), широко распространены собственно С. (*Leptodactylus*) и рогатки. Многие обитают в лесах на деревьях, нек-рые — около воды или ведут полуводный образ жизни. Днём держатся скрытно, активны ночью. Питаются беспозвоночными. Размножаются на деревьях (нек-рые откладывают яйца в пазухи листьев) и на суше. 3 вида в Красной книге МСОП.

СВИ́ЯЗЬ (*Anas penelope*), птица сем. утиных. Дл. до 49 см. У самца весной голова каштановая со светлым пятном на лбу, по бокам тела белые пятна. Распространена в сев. половине Евразии от Исландии до Камчатки, отсутствует на крайнем севере Азии и о-вах Арктики. Перелётная птица. В гнездовое время держится на озёрах, богатых водной растительностью; гнёзда на земле, в кладке 7—10 яиц. Преим. растительноядна. Объект охоты.

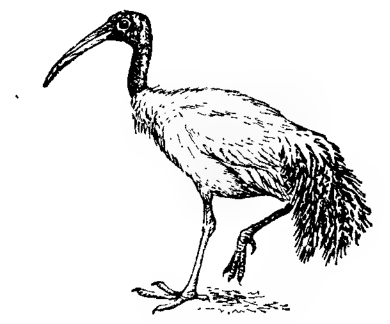
СВОБО́ДНЫЕ РАДИКА́ЛЫ, кинетически независимые частицы (атомы, молекулы), у к-рых имеются неспаренные электроны. Обладают высокой реакц. способностью и при комнатных темп-рах неустойчивы. С. р. образуются в живых клетках в результате биохимич. реакций, а также при действии ионизирующей или ультрафиолетовой радиации. Обычные концентрации 10^{-6}—10^{-8} молей на 1 г ткани. С. р. ненасыщенных жирных кислот, входящих в состав липидов клеточных мембран и липопротеидов плазмы крови, участвуют в реакциях т. н. перекисного окисления липидов. Чрезмерная активация этой реакции нарушает барьерные свойства мембран и тем са-

мым жизнедеятельность клеток, обусловливает повреждение клеток сердца, печени, мозга и др. при ряде интоксикаций, гипоксии, стрессе, действии канцерогенных веществ. В медицине успешно применяются соединения-антиоксиданты, связывающие С. р. и тормозящие перекисное окисление липидов. Нек-рые типы С. р. широко применяют в биохимич. исследованиях для выяснения конфигурации белковых молекул и функц. свойств биол. мембран. С. р. обнаруживают методом электронного парамагнитного резонанса или по свечению (хемилюминесценции, сопровождающей нек-рые реакции с участием С. р.).

● Свободные радикалы в биологии, пер. с англ., т. 1—2, М., 1979.

СВЯ́ЗКИ (ligamenta), плотные соединительнотканные тяжи или пластины с преобладанием эластичных или чаще коллагеновых волокон, соединяющие элементы скелета у позвоночных животных или отд. органы. С. располагаются преим. в области суставов. Функции таких С. различны: укрепляющие С. повышают прочность скрепления частей скелета, тормозящие С. ограничивают амплитуду движений, направляющие С. определяют направление движения. В ряде суставов С. выполняют роль т. н. пассивных затяжек, ослабление к-рых вызывает нарушения статич. функций (растяжение связок).

СВЯЩЕ́ННЫЙ ИБИС (*Threskiornis aethiopicus*), птица сем. ибисовых. Дл. ок. 75 см. У взрослых птиц голова и шея голые, чёрные. Оперение белое, концы крыльев чёрно-зелёные. Распространён в Африке южнее Сахары, на Мадагаскаре и на Ю.-З. Аравийского п-ова; до 19 в.



встречался в Египте. К сер. 20 в. распространился в Австралии. Неск. подвидов. В СССР отмечены залёты на Каспийское м. Гнездится по берегам водоёмов на деревьях, кустах или на земле. В кладке 2—3 яйца. В Др. Египте считался священной птицей, т. к. весенний прилёт С. и. совпадал с началом половодья на Ниле, столь важным для земледельцев.

СЕ́ВЕРНЫЙ ОЛЕ́НЬ (*Rangifer tarandus*), млекопитающее сем. оленевых. Волосяной покров зимой густой и длинный, светлый, с сильно развитым подшёрстком, летом — короткий и редкий, коричневато- или серовато-бурый. Рога у самцов и у самок. Копыта чашеобразные, широко раздвигающиеся — приспособление к передвижению по снегу и болотам. Дл. тела до 220 см, выс. в холке до 150 см, масса до 220 кг. Населяет полярные острова, тундру, равнинную и горную тайгу Евразии и Сев. Америки. В позднем плейстоцене встречался к Ю. до Франции и Крыма. В СССР наиб. многочисленна популяция на Таймыре (ок. 500 000 особей). Совершает сезонные миграции многочисл. стадами из тундры в тайгу и обратно, переплывая через реки и озёра. На Ю. Сибири живёт в тайге. Зимой питается лишайниками (ягелем), ветками, летом ест листья и побеги травянистых и кустарниковых растений, ягоды, грибы. Гон в сентябре — октябре. Беременность в среднем 220 сут; оленят 1—2. Самцы сбрасывают рога после гона, самки — после отёла; новые вырастают к августу. Имеет промысловое значение (используется мясо, шкура). По-видимому, 2 тыс. лет назад дикий С. о. был одомашнен. Новоземельский С. о. (*R. t. pearsoni*) — в Красной книге СССР. См. рис. 10—11 при ст. *Оленевые*.

● Сыроечковский Е. Е., Северный олень, М., 1986.

СЕВЕРОДВИ́НСКАЯ ФА́УНА, комплекс животных, обитавших в Европ. части СССР в конце татарского века пермского периода. Впервые открыта (1896) и раскопана В. П. Амалицким на р. Малая Северная Двина (у г. Котлас). Включает батрахозавров, котилозавров и терапсид. Первые представлены водными, малоподвижными формами (котлассия, *Karpinskiosaurus*), вторые — полуводными растительноядными (крупные парейазавры). Среди терапсид, более разнообразных по составу и экологии, были мелкие, по-видимому, типично наземные животноядные цинодонты (двиния) и тероцефалы (напр., *Annatherapsidus*) и растительноядные дицинодонты, а также обитающие по берегам крупные хищные териодонты (напр., иностранцевия). Местонахождения фауны северодвинского типа в СССР известны также в басс. Вятки, Ср. Волги и в Заволжье. Фауна, близкая к северодвинской, обнаружена в Юж. Африке; очевидно, наземные фауны такого типа были характерны для большинства районов земного шара в конце пермского периода.

СЕВРЮ́ГА (*Acipenser stellatus*), проходная рыба рода осетров. Дл. до 220 см, масса до 80 кг. Рыло сильно вытянутое, уплощённое. Нижняя губа прервана. Усики без бахромок. Обитает гл. обр. в басс. Каспийского, Чёрного и Азовского морей. Есть яровые и озимые формы. В кр. реках поднимается на 600 км от устья (в прошлом по Волге поднималась высоко, заходила в Оку и Каму, в Урале встречалась выше Уральска), в небольших горных — на 60 км. Молодь питается зоопланктоном, взрослые — мелкой рыбой, моллюсками. Совершает длит. кормовые миграции. В пресной воде С. почти не питается. Нерест с апреля по сентябрь, плодовитость 20—630 тыс. икринок (диам. до 3 мм), причём в разных реках сроки нереста и плодовитость различны. Ценный объект промысла и разведения. Получены гибриды С. с осётром, стерлядью и шипом. Зарегулирование стока рек отрицательно сказалось на естеств. воспроизводстве С. (осн. нерестилища и добыча в Урале). См. рис. 4 в табл. 37 Б.

СЕГЕТА́ЛЬНЫЕ РАСТЕ́НИЯ (от лат. segetalis — растущий среди хлебов), сорные растения, приспособившиеся к произрастанию в посевах с.-х. растений. Жизненный цикл нек-рых С. р. (т. н. специальные сорняки) приспособлен к определ. культурам и связан с их жизненным циклом, напр. рыжик льновый (*Camelina linicola*) и плевел льновый (*Lolium linicolum*) встречаются только в посевах льна, ежовник рисовый (*Echinochloa oryzoides*) — только в посевах риса. Иногда термин «С. р.» употребляют в более широком смысле, как синоним *сорных растений*.

СЕГНОЗА́ВРЫ (*Segnosaurus*), род вымерших пресмыкающихся подотр. теропод. Известны из верхнего мела Монголии. Череп низкий, дл. до 40 см. Шейные позвонки необычно массивные. Зубы небольшие, не «хищного» типа, передний конец ниж. челюсти без зубов (возможно, замещаемых роговым клювом). В отличие от др. ящеротазовых динозавров для С. характерен т. н. опистопубический таз, в к-ром лобковая кость направлена не вперёд, а назад от области тазобедренного сустава, вдоль седалищной кости. Стопа короткая и широкая, не «птичьего» типа, с 4 направленными вперёд пальцами.

СЕГРЕГА́ЦИЯ (от позднелат. segregatio — отделение) ооплазматическая, возникновение локальных различий в свойствах цитоплазмы яйцеклетки, осуществляющееся в периоды роста и созревания ооцита, а также при оплодотворении яйца. С. — основа для начальной дифференцировки зародыша: в процессе дробления яйца участки цитоплазмы, различающиеся по своим свойствам, попадают в разные бластомеры; их взаимодействие с одинаковыми по своим потенциям ядрами приводит к дифференциальной активации генома. Примеры С.: образование полярных плазм в яйцах кольчатых червей и моллюсков, концентрирование РНК в будущем спинном полушарии яйца млекопитающих.

СЕДМИ́ЧНИК (*Trientalis*), род многолетних трав сем. первоцветных. Нижние и средние листья б. ч. мелкие, верхние — крупные, мутовчато сближенные на верхушке стебля. Цветки белые, б. ч. 7-членные, на длинных тонких цветоножках, по одному в пазухах верхних листьев (на растении до 4 цветков). 3—4 вида, в умеренном и холодном поясах Сев. полушария; в СССР — 2 вида. С. европейский (*T. europaea*) — характерное растение еловых лесов, где нередко образует заросли, встречается и в смешанных лесах, кустарниках, на вырубках, в парках. Цветки протогиничные, опыление преим. насекомыми (гл. обр. цветочными мухами). Размножение обычно вегетативное — весной из клубеньков на концах столонов развиваются новые растения.

СЕДОГЕПТУЛО́ЗА, моносахарид из группы кетогептоз. Присутствует во всех растениях (в больших кол-вах в растениях сем. толстянковых). Фосфорнокислые эфиры С. — промежуточные продукты фотосинтеза и фосфопентозного пути превращения углеводов. Полагают, что седогептулозо-7-фосфат — исходное соединение для биосинтеза гептоз.

СЕ́ЙБА, цейба (*Ceiba*), род растений сем. бомбаксовых. Высокие листопадные деревья с пальчатосложными листьями. Цветки в пазушных пучках или одиночные. Плод — продолговатая коробочка дл. 10—25 см с многочисл. семенами. 10 видов, в тропич. Америке. С. пятитычинковая, хлопковое, или капоковое, дерево (*C. pentandra*) — одно из характерных деревьев тропиков. Выс. 20—45 м, корни досковидные, цветки желтовато-белые или розоватые, в пучках, опыляются летучими мышами, насекомыми (иногда самоопыление). С. культивируют в тропиках Америки, Африки, в Индии, на Шри-Ланке и в Юго-Вост. Азии (гл. обр. на о. Ява) для получения капока (заполняющие коробочку шелковистые волоски дл. 10—35 мм — выросты стенки околоплодника), используемого для набивки спасательных поясов, мебели, подушек, в качестве тепло- и звукоизоляционного материала. Из семян получают пищевое масло.

СЕЙВА́Л, сайдяной кит (*Balaenoptera borealis*), млекопитающее сем. поло-

сатиков. Дл. до 18,8 м. Окраска спины тёмно-серая, брюха — очень изменчива (от серой до белой). Пластины китового уса чёрно-сероватые, выс. до 80 см, 300—400 пар; бахрома мягкая, волосовидная, светло-серая. Космополит. Миграции нерегулярны. Половая зрелость в 5—7 лет. Новорождённый С. дл. ок. 4,5 м. Численность резко сократилась. В Красной книге СССР. Промысел в открытом океане запрещён с 1978, повсеместно — с 1980.

СЕЙМУ́РИИ (*Seymouria*), род вымерших земноводных подкласса батрахозавров. Известны из нижней перми Сев. Америки. Дл. ок. 1 м. По строению черепа и конечностей занимают промежуточное положение между ископаемыми земноводными (лабиринтодонтами) и древнейшими пресмыкающимися (котилозаврами), по строению позвоночника примыкают к последним. Плотоядные, гл. обр. рыбоядные, животные; обитали на суше, в болотистых лесах. 3 вида. Находки редки.

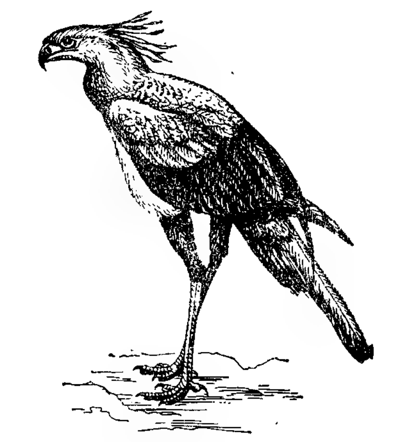
СЕЙСМОНА́СТИЯ (от греч. seismós — сотрясение и *настия*), быстрое движение органа растения, вызванное лёгким сотрясением или ударом. Особенно хорошо С. выражена у листьев мимозы стыдливой и нек-рых др. бобовых, у тычинок василька, барбариса. См. *Настии.*

СЕКА́Ч, 1) взрослый крупный самец кабана с мощно развитыми верх. клыками. 2) Самец мор. котиков.

СЕКВО́ЙЯ (*Sequoia*), род вечнозелёных хвойных деревьев сем. таксодиевых. Единств. вид — С. вечнозелёная (*S. sempervirens*). Относится к высочайшим деревьям (достигает выс. 110—112 м и диам. 6—10 м). Живёт св. 3000 лет. Растёт в горах Калифорнии и Юж. Орегона (США), образует порослевые леса. В Европе и Азии остатки С. найдены в юрских и нижнемеловых слоях. Ценная древесина используется в строительстве, для подводных сооружений, изготовления мебели и др. В СССР в культуре гл. обр. в Зап. Закавказье и на Юж. берегу Крыма.

СЕКВОЙЯДЕ́НДРОН, мамонтово дерево, веллингтония (*Sequoiadendron*), род вечнозелёных хвойных деревьев сем. таксодиевых. Единств. вид — С. гигантский (*S. giganteum*), в Сев. Америке (Калифорния) на выс. 1500—2500 м. Ствол прямой, стройный, выс. до 100 м, диам. до 10 м, у старых деревьев свободен от ветвей в ниж. части или иногда до половины. Крона густая, коническая или округлая. Хвоя расположена спирально. Шишки дл. 5—7,5 см, созревают на 2-й год и остаются на дереве после выпадения семян. Растёт медленно. Живёт до 2500 (по нек-рым данным, до 3—4 тыс.) лет. Наиб. обширные естеств. заросли С. объявлены заповедными, отд. гигантские экземпляры наз. собственными именами. Декоративен, культивируется в парках и садах Юж. и Ср. Европы, в СССР — гл. обр. на Юж. берегу Крыма, Черномор. побережье Кавказа и в Ср. Азии.

СЕКРЕТА́РЬ (*Sagittarius serpentarius*), хищная птица, единств. вид одноим. сем. соколообразных. Дл. 120—150 см. Когти острые, изогнутые. На затылке чёрный хохол из удлинённых перьев (напоминает перья за ухом писца, отсюда назв.). Хорошо летает, быстро ходит и бегает. Распространён в Африке к Ю. от Сахары, обитает в саваннах. Гнёзда на деревьях и кустах. В кладке 2, редко 3 яйца. Пищу (саранчу, термитов, пресмыкающихся, птиц и грызунов) добывает на земле; крупную добычу, напр. змей, убивает ударами сильных ног, защищаясь от укусов крыльями. Птенцы легко привыкают к людям. Их часто держат в афр. деревнях (поедают заползающих змей и защищают домашнюю птицу от пернатых хищников). Везде охраняется.



СЕКРЕТИ́Н, гормон, вырабатываемый клетками слизистой оболочки верх. отдела тонких кишок; участвует в регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы. С. выделяется гл. обр. под влиянием соляной к-ты желудочного сока; всасываясь в кровь, С. достигает поджелудочной железы, в к-рой усиливает секрецию воды и электролитов, преим. бикарбоната, но не влияет на выделение железой пищеварит. ферментов. По химич. природе — полипептид, состоящий из 27 аминокислотных остатков; мол. м. ок. 3000. По химич. строению сходен с глюкагоном. Осуществлён химич. синтез С. Открытие и изучение С. послужило Э. Старлингу основой для введения в 1905 в науку понятия «гормон». См. также *Гастроинтестинальные гормоны.*

СЕКРЕ́ЦИЯ (от лат. secretio — отделение), образование и выведение (или отторжение) веществ из клетки во внеш. среду. Часто термин «С.» относят только к деятельности железистых органов. Различают внешнюю, или экзокринную, С., при к-рой выделяемые клетками вещества (напр., желудочный сок, слюна, семенная жидкость, молоко) по выводным протокам поступают на поверхность тела или органа и в полые органы (напр., в желудочно-кишечный тракт, в мочеполовую систему), и внутреннюю, или эндокринную, когда вещества из клеток поступают в кровь или лимфу.

Существует три механизма С. Мерокриновая С. представляет собой наиболее общий тип С. и заключается в удалении секретируемых веществ в растворённом состоянии путём диффузии через мембрану клетки. Таким путём происходит, напр., выделение гормонов, медиаторов, пищеварительных ферментов. Апокриновая С. сопровождается отторжением апикальной плазматич. мембраны вместе с секретом и нек-рыми составными частями цитоплазмы, после чего секретирующая клетка восстанавливается. Этот тип свойствен анальным и молочным железам, коже половых органов и т. д. При голокриновой С. происходит полное разрушение синтезирующей клетки и её отторжение вместе с секретом от эпителия. Такой тип С. характерен, напр., для сальных желёз. С. жидкостей, содержащих высокие концентрации солей (напр., пот), часто происходит против осмотич. и электрохимич. градиентов.

Секретируемые вещества (секреты) разнообразны по химич. природе и функциям и могут быть представлены ионами, ферментами, гормонами, гликопротеинами и т. д. Напр., секрет клеток серозных оболочек (плевра, суставные сумки, перикард и т. д.) предохраняет поверхность органов от высыхания, удаляет посторонние частички и создаёт условия для скольжения поверхностей суставов, листков плевры и т. п. Секреты, выделяемые в желудочно-кишечный тракт, содержат ферменты, осуществляющие расщепление пищевых веществ. Регуляторные функции в организме выполняют гормоны, мн. медиаторы, ионы и т. д. Феромоны регулируют внутривидовые отношения. Кол-во и состав секретов, выделяемых в процессе С., регулируется нервными механизмами при участии гуморальных факторов.

С. иногда противопоставляется экскреции, при к-рой происходит выведение из организма конечных продуктов обмена веществ (напр., выделение мочи почками). Однако эти два процесса не имеют строгих различий и обладают сходными механизмами регуляции, в силу чего экскрецию можно считать частным случаем секреции. См. также *Выделение, Железы, Нейросекреция.*

СЕКСДУ́КЦИЯ (от франц. sexe — пол и лат. ductio — проведение), перенос генетич. материала от одной бактерии к другой, осуществляемый фактором фертильности (F′-фактором) в процессе конъюгации. В отличие от обычных факторов фертильности F′-факторы содержат в составе молекулы ДНК бактериальные гены (разработаны методы получения F′-факторов практически с любыми хромосомными генами). Возможность создания меродиплоидов, несущих удвоенное число определ. генов, привела к широкому использованию С. для изучения доминантности генов, межгенной и межаллельной комплементации у бактерий, для получения мутаций, затрагивающих жизненно важные функции в клетке, к-рые невозможно было получить в гаплоидном штамме из-за летального эффекта, для локализации мутаций и т. д. См. также *Эписомы.*

СЕКУРИНЕ́ГА (*Securinega*), род кустарников или небольших деревьев сем. молочайных. Листья двурядные, цельные. Ок. 20 видов, в Средиземноморье, умеренном и субтропич. поясах Азии, в Африке и Юж. Америке. В СССР — 1 вид, С. полукустарниковая (*S. suffruticosa*), в Вост. Сибири и на юге Д. Востока; как лекарственное С. выращивают на Украине, в Молдавии и на Сев. Кавказе. В листьях и молодых побегах содержится алкалоид секуринин, используемый в медицине (действует подобно стрихнину).

СЕ́КЦИЯ (sectio), таксономич. категория, в ботан. номенклатуре, занимающая промежуточное положение между подродом (ниже подрода) и рядом (выше ряда). С. объединяет близкие виды. Латинское назв. С. (эпитет) обозначается, как правило, именем существительным (напр., С. узкомятлик — sect. *Stenopoa* рода мятлик — *Poa*). При этом С., в состав к-рой входит типовой вид подрода, несёт то же название, что и подрод. С. иногда делят на подсекции (subsectio). Реже используется в зоол. систематике, где применение этой категории не регламентировано.

СЕЛАГИНЕ́ЛЛА, плаунок (*Selaginella*), род травянистых растений сем. селагинелловых (Selaginellaceae) класса полушниковых. От нежных дерновинных форм выс. 5—10 см до лазящих и вьющихся дл. ок. 20 м. Побеги б. ч. дорсивентральные с четырёхрядно расположенными листьями: 2 ряда мелких спинных листьев и 2 ряда более крупных, иной формы, боковых. Ок. 700 видов, преим. в тропиках. В СССР— 9 видов, из них наиб. известна С. селаговидная (*S. selaginoides*) — мелкое (выс. ок. 10 см), похожее на мох растение, обитающее на влажных лугах, торфяниках, мшистых местах. С. размножаются спорами и вегетативно; иногда наблюдается апогамия. Большинство С.— обитатели влажных тропич. лесов, длит. время могут находиться почти в полной темноте и в воде, не подвергаясь гниению. Другие С. растут на сухих, сильно освещённых каменистых склонах и в пустынях. При наступлении засухи листья и побеги скручиваются и растение впадает в криптобиоз; при увлажнении оно оживает. Нек-рые тропич. виды С. выращивают в оранжереях.

СЕЛЕВИ́НИЯ (*Selevinia betpakdalensis*), млекопитающее отр. грызунов. Единств. вид сем. селевиниевых (Seleviniidae), к-рое иногда считают подсем. соневых. Внешне похожа на мышь. Дл. тела до 9,5 см, хвоста до 7,5 см. Эндемик СССР; обитает в Центр. и Юго-Вост. Казахстане, в пустынях, гл. обр. солянковых. Всюду редка. Активна в сумерки. Питается насекомыми. Рождает до 8 детёнышей. В Красной книге СССР. См. рис. 24 при ст. *Грызуны*.

СЕЛЕЗЁНКА (лат. lien, греч. splēn), непарный паренхиматозный орган брюшной полости позвоночных, участвует в кроветворении и защитных реакциях организма. У круглоротых и двоякодышащих рыб С. диффузная, в виде слоя ретикулярной кроветворной ткани, расположенной в стенке кишечника (круглоротые) или желудка (двоякодышащие). У др. позвоночных С.— обособленный орган красного цвета, окружённый со всех сторон брюшиной и расположенный обычно около желудка. С. покрыта соединительнотканной (у высших позвоночных — с гладкими мышечными волокнами) капсулой, от к-рой внутрь органа отходят трабекулы, составляющие вместе с ретикулярной тканью остов органа. В веществе С. различают белую пульпу, образованную скоплениями лимфоцитов в ретикулярной ткани, и красную пульпу — лакуны, заполненные кровью, к-рая поступает в них из капилляров. Т. о., С.— орган с незамкнутой кровеносной системой. В С. образуются лимфоциты, а у рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и эмбрионов млекопитающих — и эритроциты. Как и печень, С. является «кладбищем эритроцитов», распадающихся в красной пульпе. С. играет роль депо крови, напр. у млекопитающих в ней находится в покое ок. 16% крови, к-рая может быть быстро выброшена в общее кровяное русло в результате рефлекторно вызванного сокращения капсулы и остова С. Лимфоидная ткань С. участвует в иммунных реакциях гуморального типа, обеспечивая накопление больших кол-в плазматич. клеток, синтезирующих антитела. При внутривенном введении антигена антитела вырабатываются гл. обр. в С. Масса С. человека 150—200 г.

СЕЛЕЗЁНОЧНИК (*Chrysosplenium*), род многолетних трав сем. камнеломковых. Листья очередные или супротивные, цельные, черешчатые. Цветки мелкие, зеленоватые или желтоватые, 4-членные, без лепестков, в верхушечном щитковидном соцветии, окружённом прицветными листьями. Ок. 55 видов, во внетропич. поясах Сев. полушария и умеренном поясе Юж. Америки. В СССР — ок. 25 видов, в арктич. и лесной зонах и альпийском

Селезёночник очереднолистный.

поясе гор. С. очереднолистный (*C. alternifolium*) растёт по сырым тенистым лесам, оврагам, берегам рек, у ручьёв и ключей. Размножается столонами. Этот вид и С. камчатский, или супротивнолистный (*C. kamtschaticum*), разводят как декоративные.

СЕЛЕ́КЦИЯ (от лат. selectio — выбор, отбор), наука о методах создания сортов, гибридов растений и пород животных, штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. С. называют также отрасль с.-х. производства, занимающуюся выведением сортов и гибридов с.-х. культур, пород животных. Теоретич. основой С. является генетика. Отбор, гибридизация с использованием гетерозиса и цитоплазматич. мужской стерильности, полиплоидия и мутагенез — осн. методы С. В зависимости от целей проводят С. на качество (вкус, внеш. вид, лёжкость плодов и овощей, содержание белка и аминокислот в зерне, жирномолочность), устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным климатич. условиям, урожайность у растений, плодовитость и продуктивность у животных и т. д.

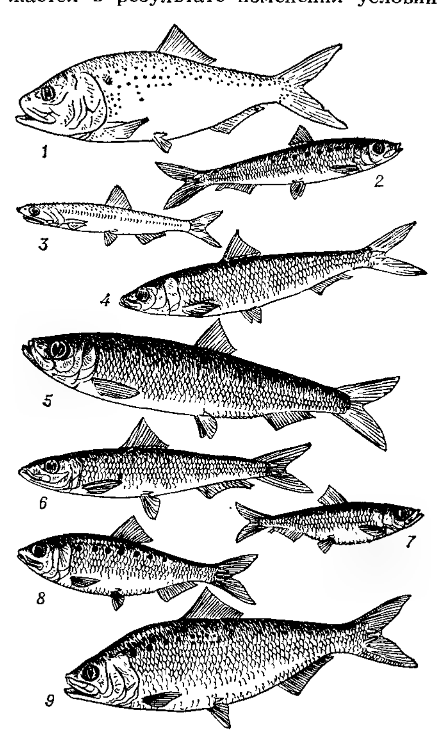
● Серебровский А. С., Селекция животных и растений, М., 1969; Шмальц X., Селекция растений, пер. с нем., М., 1973.

СЕ́ЛЬВА (португ. selva, от лат. silva — лес), название тропич. леса Юж. Америки, периодич. затапливаемого водами крупных рек.

СЕЛЬДЁВЫЕ (Clupeidae), семейство стайных рыб отр. сельдеобразных. Тело сжатое с боков или вальковатое, дл. обычно 35—45 см (у проходных форм до 75 см). Брюшные плавники у нек-рых видов отсутствуют. На голове развита сеть сейсмосенсорных каналов. Вдоль ср. линии брюха у мн. видов киль из приострённых чешуй. Ок. 20 (по др. данным, ок. 50) родов, в т. ч. сельди, сардины (2 рода), сардинеллы, алозы, менхедены, шпроты. Ок. 190 видов, в морях от Арктики до Субантарктики, разнообразны в тропиках; в умеренных и холодных водах немного видов, но для них характерна высокая численность. В СССР — во всех морях, кроме Чукотского и моря Лаптевых. Важнейший объект промысла (ок. 20% мирового улова рыбы). В нек-рых р-нах промысел ограничен в связи с переловом. Численность проходных видов сократилась. См. рис. при ст. *Сельдеобразные*.

● Световидов А. Н., Сельдевые (Clupeidae), М.—Л., 1952 (Фауна СССР, Рыбы, т. 2, в. 1. Нов. серия, № 48).

СЕЛЬДЕОБРА́ЗНЫЕ (Clupeiformes), отряд костистых рыб. Известны с верхней юры, многочисленны с верхнего мела. Возможно, родственны тарпонообразным или произошли независимо от низших костных рыб. Дл. обычно 5—75 см; только у дораба (*Chirocentrus dorab*) — до 3,7 м, масса (кроме дораба) от неск. г до 4 кг. 5—20 лучей жаберной перепонки. Открытопузырные, отростки плават. пузыря входят в слуховые капсулы. Плавники без колючек. Спинной плавник один. Брюшные плавники с 6—8 лучами. Чешуя циклоидная. Боковой линии нет, но хорошо развиты сейсмосенсорные каналы на жаберной крышке. 3 сем.: сельдёвые, анчоусовые (Engraulidae) и дорабовые (Chirocentridae); ок. 70 родов, ок. 300 видов, в тропич., умеренных и — редко — холодных мор. водах; нек-рые живут в пресных водах или заходят в реки на нерест. Есть во всех морях СССР, кроме высокоарктических. Стайные и пелагич. рыбы, планктофаги (дораб — хищник). Многие С.— важный объект промысла. Численность нек-рых С. снижается в результате изменения условий



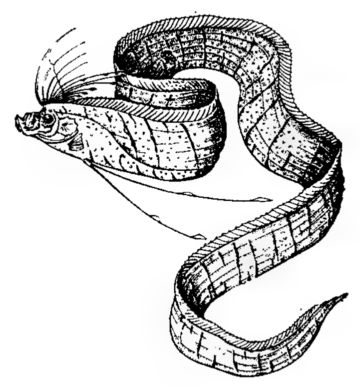
Сельдеобразные: *1* — северный менхеден (*Brevoortia tyrannus*); *2* — дальневосточная сардина, или иваси (*Sardinops sagax melanosticta*); *3* — японский анчоус (*Engraulis japonicus*); *4* — круглая сардинелла (*Sardinella aurita*); *5* — атлантическая сельдь (*Clupea harengus harengus*); *6* — европейская сардина (*Sardina pilchardus*); *7* — каспийская килька (*Clupeonella cultriventris*); *8* — каспийский пузанок (*Alosa caspia*); *9* — шэд (*Alosa sapidissima*).

обитания (каспийские сельди) или перелова. В состав этого отряда ранее включали также в качестве семейств или подотрядов тарпонообразных, гоноринхообразных, лососеобразных и аравanoобразных.

СЕЛЬДЕРЕ́Й (*Apium*), род растений сем. зонтичных. Двулетние (в культуре однолетние) травы. Ок. 20 видов, иногда объединяются в один вид с подвидами — С. пахучий (*A. graveolens*), произрастающий в Европе, Азии (от Передней Азии до Индии), в Африке, Америке, Австралии. В СССР С. растёт на юге Европ. части, Кавказе и в Ср. Азии, по мор. побережьям и солонцеватым местам. В культуре разновидности С. пахучего — С. листовой, С. черешковый и С. корневищный. Возделывался в Др. Египте и Др. Риме; в России с 17 в.

СЕ́ЛЬДИ (*Clupea*), род рыб сем. сельдёвых. Дл. обычно до 30—35, реже до 50 см. Жаберная крышка гладкая, без бороздок. 3 вида: атлантическая, или многопозвонковая, С. (*C. harengus*, с подвидами), восточная, или малопозвонковая, С. (*C. pallasi*, с подвидами) и чилийская С. (*C. bentincki*). Распространены в прибрежных умеренных водах Сев. полушария и нек-рых морях арктич. бассейна; в Юж. полушарии — у берегов Чили. Нек-рые формы С. в период нагула уходят за пределы шельфа, немногие заходят в пресные воды. Половозрелость в возрасте 2—6 лет. Плодовитость от 10 до 135 тыс. икринок, донную клейкую икру откладывают на грунт или водоросли. Живут до 20 лет и более. Важный объект промысла. См. рис. 5 при ст. *Сельдеобразные*.

СЕЛЬДЯНЫ́Е КОРОЛИ́, ремень-рыбы (Regalecidae), семейство рыб отр. опахообразных. Тело ремневидной формы. При дл. 5,5 м масса до 250 кг, наибольшая известная дл. до 9 м. Рот выдвижной, зубы слабые или их нет.



Сельдяной король *Regalecus glesne*.

В спинном плавнике от головы до конца тела более 200 лучей; первые 10—15 лучей сильно удлинены и образуют на голове султан. Окраска тела серебристая, голова синеватая, на теле короткие пятна и полосы, плавники ярко-красные. 2 рода: *Regalecus* и *Agrostichthys*, неск. близких видов, в тропич. и умеренных водах всех океанов; в водах СССР обычно их нет. С. к. обитают на глуб. 50—700 м, изредка встречаются у поверхности. Плавают, волнообразно изгибая тело или с помощью ундуляции спинного плавника; в этом случае их тело занимает почти вертикальное положение. Питаются зоопланктоном и, возможно, мелкой рыбой; нередко встречаются в косяках сельди (отсюда назв.). Промыслового значения не имеют.

СЁМГА, благородный лосось (*Salmo salar*), проходная рыба сем. лососевых. Дл. до 1,5 м, масса до 39 кг. Чешуя мелкая, серебристая, пятен ниже боковой линии нет. Обитает в сев. части Атлантич. и юго-зап. части Сев. Ледовитого ок.; в СССР — в басс. Баренцева, Белого и Балтийского морей. Половозрелость на 5—6-м году жизни. В реки идёт в разл. время (осенью и в разное время летом). Нерест в сентябре—ноябре. Во время нереста на голове и боках С. красные и оранжевые пятна. Плодовитость 6—26 тыс. икринок. Икра крупная, оранжевая. Молодь живёт в реке 1—5 лет, питается беспозвоночными и мелкой рыбой. В море питается рыбой и ракообразными. Живёт до 9 лет. Ценный объект промысла. Ранее была многочисленна во всех реках Европы, где имелись подходящие нерестилища, ныне численность резко сократилась из-за загрязнения, зарегулирования стока рек, перелова; поддерживается разведением. В крупных северных озёрах (на Лабрадоре, в Ладожском, Онежском и др.) существует озёрная форма С.— озёрный лосось (*S. salar* morpha *sebago*). См. рис. 1, 2 в табл. 34.

СЕМЕ́ЙСТВО (familia), таксономич. категория в биол. систематике. С. объединяет близкие роды, имеющие общее происхождение. Напр., С. буковых образуют роды: бук, дуб и др.; С. беличьих составляют роды: белки, сурки и др. Ряд С. включает большое число родов (сложноцветные — ок. 1000 родов, хомяковые — ок. 100 родов), но есть С., включающие немного родов, иногда даже один (напр., гранатовые, бобровые и др.). Лат. назв. С. образуют путём прибавления к основе назв. типового рода окончания -idae (в зоологии и вирусологии) и -aceae (в ботанике, микологии и бактериологии). Крупные С. иногда разбивают на подсемейства (окончания соответственно -inae и -oideae), трибы (колена), подтрибы (подколена). Близкие С. объединяют в отряды у животных и в порядки у растений (иногда в промежуточные группы — надсемейства, подотряды и др.).

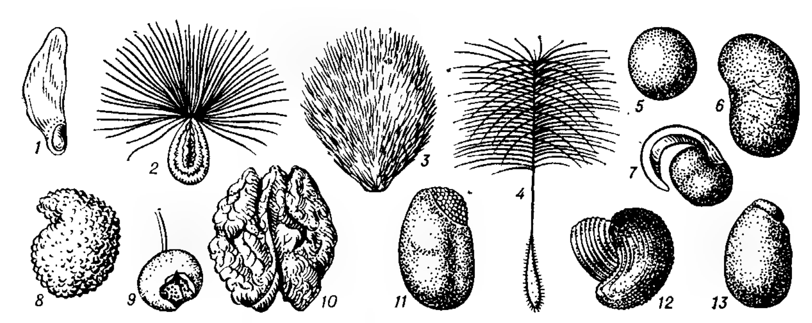
СЕМЕННА́Я ЖИ́ДКОСТЬ, жидкая часть спермы, состоящая из смеси секретов, вырабатываемых семенником и вспомогат. железами мужской половой системы. С. ж. содержит питат. вещества для сперматозоидов, буферные системы, а также слизи, облегчающие прохождение спермы по половым путям самки.

СЕМЕННИКИ́, тестикулы (testes, orchis), муж. половые железы, в к-рых образуются сперматозоиды и половые гормоны — преим. тестостерон, а также др. андрогены и эстрогены. С. наиб. просто устроены у кишечнополостных и представляют скопления половых клеток. Семя выводится наружу путём разрыва стенки тела (гидроидные полипы) или через кишечнососудистую систему и далее через ротовое отверстие (сцифоидные и коралловые полипы, гребневики). Многочисл. С. плоских червей (у ленточных червей — до 1000 в каждом членике тела) имеют собств. протоки. У кольчатых червей во мн. сегментах тела имеются парные С., а семя выводится через особые каналы — целомодукты, открывающиеся во вторичную полость тела и не соединяющиеся с С. У членистоногих С. парные, у большинства моллюсков (кроме двустворчатых) — непарные. У большинства позвоночных С. парные, расположены в брюшной полости, у млекопитающих — в её задней части (клоачные, нек-рые насекомоядные, неполнозубые, хоботные, китообразные, сирены, носороги) или в мошонке (сумчатые, хищные, копытные, приматы), куда они обычно опускаются из брюшной полости через паховый канал в процессе развития зародыша. У нек-рых грызунов, летучих мышей и насекомоядных С. опускаются в мошонку только в период размножения, а затем снова втягиваются в брюшную полость. Снаружи С. покрыт плотной оболочкой, к-рая, утолщаясь, образует гайморово тело, или средостение С. От гайморова тела веерообразно отходят соединительнотканные перегородки, разделяющие паренхиму С. на множество долек с семенными канальцами, переходящими в выносящие канальцы. Они объединяются в семявыносящий проток, к-рый открывается в мочеиспускательный канал. Сперматогенез происходит в извитых семенных канальцах, стенки к-рых состоят из сперматогенного эпителия и клеток Сертоли. В тканях между семенными канальцами находятся клетки Лейдига, вырабатывающие половые гормоны. У человека С. наз. обычно семенными железами или яичками. У мужчин дл. С. 3—5 см, шир. 2—3 см, масса 15—30 г. Функция С. регулируется гипоталамо-гипофизарной системой, а также надпочечниками и щитовидной железой.

СЕМЕННЫ́Е ПУЗЫРЬКИ́ (vesiculae seminales), железистые расширения или выпячивания конечного отдела семяпровода самцов у нек-рых рыб, бесхвостых земноводных, птиц, нек-рых млекопитающих (в т. ч. человека). Выделяют слизистый щелочной секрет, необходимый для питания и движения сперматозоидов. С. п. особенно развиты у нек-рых грызунов и насекомоядных, отсутствуют у клоачных, сумчатых, мн. хищных.

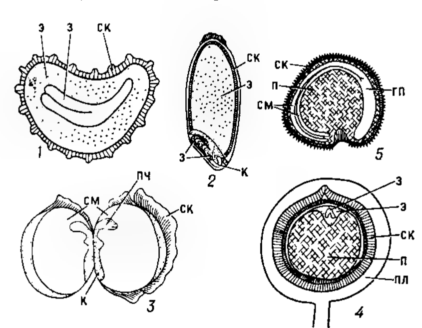
СЕМЬЯ́ у животных, устойчивое объединение особей, основанное на половом влечении, связях между родителями и потомками, терр. общности и необходимости совместной заботы о потомстве. Все эти условия соблюдаются лишь в моногамной семье, напр. у оседлых видов птиц, у к-рых пары сохраняются до смерти одного из партнёров, а часть молодняка ежегодно остаётся на терр. родителей (часто в качестве неразмножающихся помощников, принимающих участие в выкармливании следующих выводков). Такие коммунальные ячейки характерны у птиц для тимелиевых, австралийских славковых, нек-рых ткачиковых и врановых, а у млекопитающих — для мангустов. У гусей и лебедей единство С. поддерживается даже во время длит. сезонных миграций и на зимовках. У мн. др. птиц (особенно в умеренных поясах) моногамная С. создаётся лишь на сезон размножения, хотя пары нередко восстанавливаются к новому периоду размножения. У большинства млекопитающих образуется лишь семейная группа, состоящая из самки и её потомства одного или двух поколений, но без самца, т. к. после спаривания самка обычно агрессивна к самцу и не допускает его к детёнышам. Структура и устойчивость семейных ячеек у полигамных видов обусловлены особенностями типа половых отношений — промискуитета, полигинии или полиандрии.

СЕ́МЯ (semen), орган полового размножения и расселения растений, развивающийся из семязачатка (семяпочки) в завязи у цветковых, у к-рых оно заключено в плод, или открыто на мегаспорофилле у голосеменных. Иногда развивается без оплодотворения (см. *Апомиксис*). Типич-



Форма семян: *1* — сосны; *2* — ваточника; *3* — хлопчатника; *4* — строфанта; *5* — гороха; *6* — фасоли; *7* — хохлатки; *8* — яснотки; *9* — бересклета; *10* — грецкого ореха; *11* — фиалки; *12* — чистотела; *13* — клещевины.

ное С. состоит из покровов (кожуры), образованных 1—2 интегументами, зародыша и эндосперма и (или) перисперма. В С. иногда образуется неск. зародышей — полиэмбриония (часто у голосеменных, а также у нек-рых лилейных, орхидных, сложноцветных). Сформированный зародыш имеет зародышевый корешок, гипокотиль, семядоли (или семядолю), почечку. У нек-рых растений формирование элементов зародыша полностью заканчивается только после стратификации С. или в процессе их прорастания (у магнолиевых, лилейных). Совершенно не расчленённый зародыш имеют мелкие С. паразитич. растений (повиликовые, заразиховые), сапрофитов и эпифитов (подъельник, грушанка, орхидные), насекомоядных растений (росянка). Источником питания зародыша служит эндосперм, к-рый у одних видов (напр., у бобовых) поглощается целиком растущим зародышем, у др. (напр., у злаков) — сохраняется. В зародыше С. мн. покрытосеменных растений содержится хлорофилл (хлороэмбриофиты, напр. бобовые, липовые, крестоцветные и др.).



Семена цветковых растений: *1* — с эндоспермом, окружающим зародыш (мак); *2* — с эндоспермом, лежащим рядом с зародышем (пшеница); *3* — без эндосперма, с запасными веществами, отложенными в семядолях зародыша (горох); *4* — с эндоспермом, окружающим зародыш, и мощным периспермом (чёрный перец); *5* — с периспермом, окружённым зародышем (куколь); ск — семенная кожура, п — перисперм, э — эндосперм, з — зародыш, см — семядоли, гп — гипокотиль, к — корень; пч — почечка; пл — околоплодник.

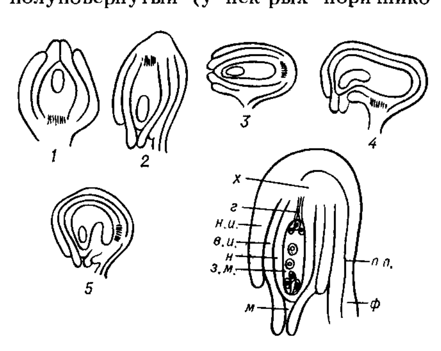
Кожура С. часто лишена устьиц. У С. односемянных плодов с прочным перикарпом кожура тонкая (дуб, подсолнечник). У нек-рых паразитов (ремнецветниковые и др.) она отсутствует. Поверхность С. может иметь разл. выросты (в т. ч. ариллус), играющие роль при распространении. Покровы С. защищают содержимое покоящихся С. от света (нередко тёмная окраска), высыхания и пр. Размеры и масса С. различны: у орхидных, заразиховых С. весит тысячные доли мг, у сейшельской пальмы — ок. 20 кг. Нек-рые виды крестоцветных, сложноцветных и др. нередко обладают гетероспермией, причём одни С. (барохорные) часто имеют глубокий покой, а другие (аллохорные) быстро прорастают. Одна из тенденций эволюции С.— уменьшение и редукция в них эндосперма и увеличение размеров зародыша, в к-ром и откладываются питат. вещества. Появление С. в эволюции растений обеспечило их приспособление к разнообразным экологич. условиям и широкое распространение семенных растений в растит. покрове. См. также *Прорастание семян.*

● Физиология семян, М., 1982; Сравнительная анатомия семян, т. 1. Однодольные, Л., 1985.

СЕМЯДО́ЛИ (cotyledonis), первые листья растений, развивающиеся в семени на ещё не дифференцированном зародыше. По форме, анатомич. строению и функциям часто резко отличаются от настоящих листьев, образующихся на конусе нарастания побега. У хвойных обычно неск. С. (от 2 до 15), у двудольных — 2, у однодольных — 1. У нек-рых двудольных зародыш несёт 1 С. (чистяк, цикламен и др.); и наоборот, среди нек-рых однодольных зародыш с 2 С. (коммелина, диоскорея), но это явление — вторичное. При надземном прорастании С. зеленеют и способны к фотосинтезу, а при подземном — служат хранилищем питат. веществ (напр., у лещины, дуба), в семенах с эндоспермом они подают питат. вещества в надземную часть проростка. Иногда у двудольных, напр. у пеперомии (*Peperomia*), одна С. остаётся в семени, а другая выходит из семени и зеленеет. Вероятно, в процессе эволюции односемядольный зародыш произошёл от двудольного в результате редукции второй С. После прорастания С. сохраняются на растении живыми иногда в течение неск. месяцев (виды марьянника, плюща, копытня). См. рис. при ст. *Прорастание семян.*

СЕМЯЕ́ДЫ, мн. виды перепончатокрылых насекомых надсем. хальцид, относящиеся к 2 сем.— Eurytomidae и Callimomidae. Дл. 2—4 мм. Вторично растительноядны. Личинки С., напр. миндального (*Eurytoma amygdali*), акациевого (*E. caraganae*), елового (*Megastigmus abietis*), развиваясь в плодах, могут причинять вред вишне, черешне, сливе, миндалю, фисташке, арче, семенам ели, акации, клевера, люцерны, злаков и др.

СЕМЯЗАЧА́ТОК, семезачаток, семяпочка (ovulum), многоклеточное образование семенных растений, из к-рого развивается семя. Мн. эмбриологи считают С. структурой, гомологичной мегаспорангию споровых растений. С. состоит из нуцеллуса, содержащего мегаспороцит, двух или одного интегументов (покровов), образующих при смыкании узкий канал — микропиле, через к-рый пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку, а также фуникулюса (семяножки), прикрепляющего С. к плаценте. Противоположную микропиле часть С. наз. халазой. С. цветковых растений образуется в завязи. С. голосеменных голые, сидят на мегаспорофилле. В халазальной части С. в результате дифференцировки клеток образуется гипостаза. Для мн. цветковых в С. характерны обтураторы — участки ткани, растущие в виде сосочков по направлению к микропиле и способствующие проникновению пыльцевой трубки в зародышевый мешок, её росту и питанию. С. образуется на плаценте в виде бугорка меристематич. клеток из наруж. слоя эпидермиса; близ вершины его из субэпидермального слоя появляются одна или две археспориальные клетки (археспорий), а у основания возникают интегументы в виде одного-двух кольцевых валиков. Мегаспороцит (материнская клетка мегаспор) даёт начало мегаспорам, из к-рых нижняя (халазальная), реже верхняя (микропилярная) дают начало жен. гаметофиту (зародышевому мешку у цветковых или первичному эндосперму у голосеменных). После оплодотворения, с началом развития зародыша, С. превращается в развивающееся семя. Различают 5 осн. типов С. в зависимости от расположения микропиле, фуникулюса и продольной оси нуцеллуса: о р т о т р о п н ы й, или прямой (у гречишных, перечных, ароидных); а н а т р о п н ы й, или обращённый (самый распространённый тип, возможно, исходный); г е м и т р о п н ы й, или полуповёрнутый (у нек-рых норичниковых, у первоцветных); к а м п и л о т р о п н ы й, или односторонне изогнутый (у мн. видов гвоздичных, бобовых и др.); а м ф и т р о п н ы й, или двусторонне изогнутый (у нек-рых видов тех же порядков, что и предыдущий тип). С. с мощным нуцеллусом, толстыми, иногда одревесневающими интегументами (т. н. крассинуцеллятный) считается примитивным (преобладает у голосеменных), со слабо выраженным нуцеллусом (тенуинуцеллятный) и с одним покровом — более прогрессивный, возникший из первого



Схемы семязачатков различных типов: *1* — ортотропный; *2* — анатропный; *3* — гемитропный; *4* — кампилотропный; *5* — амфитропный; *м* — микропиле, *з. м.* — зародышевый мешок, *н* — нуцеллус, *в. и.* — внутренний интегумент, *н. и.* — наружный интегумент, *г* — гипостаза, *х* — халаза, *ф* — фуникулус, *п. п.* — проводящий пучок.

путём постепенной редукции (преобладает у цветковых). Число С. в завязи цветковых растений от одного (у злаков) до 1 млн. (у орхидных).

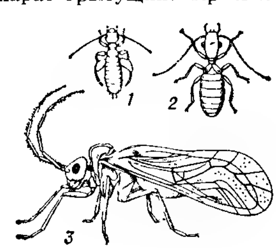
СЕМЯНКА (achenium), ценокарпный сухой односемянный плод с относительно тонким кожистым околоплодником, легко отделяющимся от семени. Типичная С.— плод сложноцветных. См. рис. 15 при ст. *Плод*.

СЕМЯПРИЁМНИК (receptaculum seminis), дополнит. орган жен. половой системы у нек-рых животных (плоских червей, насекомых и др.), служащий для сохранения в активном состоянии спермы с момента копуляции до времени оплодотворения яиц.

СЕМЯПРОВОД, семенной проток (ductus deferens, vas deferens), парный орган у мужчин и самцов млекопитающих, служащий для проведения спермы. Представляет собой продолжение канала придатка яичка, оканчивается расширением — ампулой, к-рая, сливаясь с протоком семенного пузырька, образует семявыбрасывающий проток (ductus ejaculatorius). Имеет вид плотного цилиндрич. шнура с просветом звездчатой формы. Волнообразные сокращения стенки С. способствуют продвижению спермы, а секрет желёз, расположенных в ампулярной части, активизирует движение сперматозоидов.

СЕННАЯ ПАЛОЧКА (*Bacillus subtilis*), спорообразующая палочковидная бактерия сем. Bacillaceae. Размеры 0,7 × 3,0 мкм. Грамположительна; подвижна; хорошо растёт только в аэробных условиях. Широко распространена в почве, на растит. остатках, в воздушной пыли. Относится к обычным сапротрофам, разлагающим органич. вещества (углеводы, белки); иногда вызывает порчу пищ. продуктов. Выделяют обычно из настоя сена (отсюда назв.). Используют в микробиол. и молекулярно генетич. исследованиях, в биотехнологии.

СЕНОЕДЫ (Psocoptera, или Copeognatha), отряд насекомых. Известны с третичного периода. Дл. 1—5 мм. На голове между хорошо развитым наличником и верхней губой — характерное только для С. скелетное образование — наличничек. Ротовой аппарат грызущий. Крылья у ряда



Сеноеды: *1* — книжная вошь; *2* — домовый сеноед (*Trogium pulsatorium*); *3* — *Amphigerontia contaminata*.

видов укорочены или редуцированы. Ноги бегательные. Превращение неполное. Св. 1500 видов, преим. в тропиках и субтропиках; в СССР — ок. 60 видов. Обитают на стволах, в кронах деревьев и кустарников, в лесной подстилке, гнёздах насекомых и птиц, в домах. Питаются живыми и отмершими растит. тканями (отсюда назв.), нек-рые — грибами, водорослями, лишайниками. Могут повреждать книги, гербарии, коллекции насекомых. Синантропные виды, напр. книжная вошь (*Liposcelis divinatorius*), космополиты.

СЕНОКОСЦЫ (Opiliones), отряд паукообразных. Дл. 1—22 мм. Туловище короткое, овальное; головогрудь широким основанием сочленена с сегментированным брюшком. Ноги длинные (до 16 см), тонкие, членики их сгибаются мышцами, а разгибаются гидравлически; легко обламываются (аутотомия), сохраняя способность к движениям (отсюда назв.). Дыхание трахейное. Ок. 4 тыс. видов, распространены широко; в СССР — ок. 110 видов. Питаются насекомыми, моллюсками, органич. остатками. Встречаются на поверхности почвы, стволах деревьев и в растит. подстилке. См. рис. 8 при ст. *Паукообразные*.

СЕНСИЛЛЫ (sensilla), чувствительные образования беспозвоночных, служащие элементарными экстеро- или интероцепторами (в т. ч. и проприоцепторами). Наиб. разнообразны С. членистоногих,

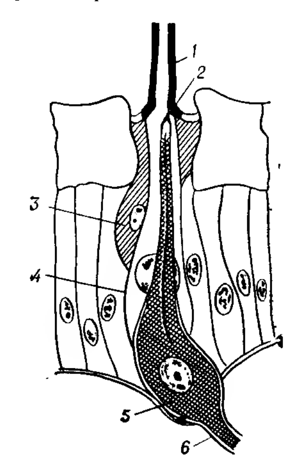


Схема трихоидной сенсиллы: *1* — волосок; *2* — окончание дендрита; *3* — тормогенная клетка; *4* — трихогенная клетка; *5* — нейрон; *6* — аксон.

в особенности насекомых, у к-рых по устройству кутикулярного отдела различают. трихоидные, базиконические, колоколовидные, плакоидные, целоконические, хордотональные и ряд др. типов С.; у двух первых этот отдел в виде полого волоска или колышка, у остальных — уплощён или погружён под покров. Волосковидные С. служат одновременно механо- и хеморецепторами, целоконические — реагируют на темп-ру, влажность и др. стимулы. С. распределены по всему телу, но особенно многочисленны на антеннах (у трутня медоносной пчелы только обонятельных плакоидных С. ок. 30 тыс.), ротовых частях (хемо-, термо-, гигро- и механорецепторы), хвостовых придатках, конечностях (механо- и хеморецепторы). Они рассеяны порознь или собраны в группы (напр., в волосковые пластинки), или объединены в сложные органы из неск. тысяч С.— джонстоновы, тимпанальные и др. За возможным исключением фоторецепторов все С. происходят от осязат. волоска с его тремя непременными клетками: трихогенной (волоскообразующей), тормогенной (мембранной) и чувствительного биполярного нейрона с аксоном, уходящим в ЦНС; многие С.— с неск. вспомогат. и нервными клетками. Электрич. ответ (фазовый или тонический) нейронов возникает в механорецепторных С. при сжатии трубчатого тела окончания дендрита, в хеморецепторных — при контакте молекул вещества с филаментами или поротрубчатой системой, в к-рые переходят тончайшие ветви дендритов. Т. о., нейрон С. воспринимает сигнал и генерирует нервные импульсы.

СЕНСОРНЫЕ ОРГАНЫ (от лат. sensus — восприятие, чувство, ощущение), высокоспециализир. органы, служащие для восприятия действия на организм разл. раздражителей и являющиеся периферич. частями сенсорных систем. Наиб. сложноорганизованными С. о. являются *зрения органы*, *слуха органы*, *обоняния органы*, *осязания органы*, *вкуса органы*, *вестибулярный аппарат*, механо- и электрочувствит. органы *боковой линии*. С. о. состоит из вспомогат. структуры (напр., оптич. аппарат глаза), чувствит. рецепторных элементов (напр., палочки и колбочки сетчатки глаза) и афферентных волокон сенсорных нейронов, связанных с рецепторами. В начальном сегменте этих волокон происходит генерация потенциалов действия, передающих информацию о характере раздражения в ЦНС. Каждый сенсорный нейрон может быть связан с одним рецептором (напр., тельце Пачини) или, разветвляясь, заканчиваться на мн. чувствит. клетках, интегрировать деятельность десятков и сотен рецепторных элементов (напр., в органах боковой линии, слуха). Деятельность С. о. находится под контролем ЦНС.

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, анализаторы, совокупность периферич. и центр. нервных образований, воспринимающих и анализирующих информацию о действии на организм разл. раздражителей. С. с. участвуют в адекватной реакции организма на изменение условий внеш. среды, играют важную роль в поддержании постоянства внутр. среды организма — гомеостаза.

Периферич. отделы С. с. представлены специализир. структурами — *рецепторами*, к-рые воспринимают информацию о раздражителях. Они расположены на поверхности тела (в коже, слизистых оболочках), в глубине тела (напр., механорецепторы сердечно-сосудистой системы) и могут входить в состав специализир. сенсорных органов (напр., глаз, ухо). Сигналы от рецепторов поступают в ЦНС по сенсорным (афферентным) нервам. Анализ и преобразование сигналов в С. с. начинается уже с момента их действия на периферич. чувствит. образования, но основная переработка сенсорной информации осуществляется в ЦНС. Участки коры больших полушарий, в к-рые преим. поступают афферентные импульсы, представляют собой проекцию периферич. рецепторных полей в коре и являются корковыми отделами С. с. (напр., зрительная зона находится гл. обр. в затылочной области коры, слуховая— в височной). Благодаря конвергенции возбуждений на центр. нейронах ассоциативных полей коры возможно взаимодействие между мн. С. с. В больших полушариях в результате согласования работы разл. С. с. формируется программа поведения, оценка результатов произведённого действия.

В значит. мере установлены нек-рые принципы и механизмы обработки информации в С. с., однако остаётся неясным, каким образом формируется целостный сенсорный образ.

● Физиология сенсорных систем, Л., 1976; Сомьен Дж., Кодирование сенсорной информации в нервной системе млекопитающих, пер. с англ., М., 1975; Тамар Г., Основы сенсорной физиологии, пер. с англ., М., 1976; Основы сенсорной физиологии, пер. с англ., М., 1984.

СЕПТО́РИЯ (*Septoria*), род сферопсидальных грибов. Спороношения в виде темноокрашенных, шаровидных, одиночных, погружённых в ткань растения пикнид. Конидиеносцы короткие, с бесцветными одноклеточными или многоклеточными конидиями. Ок. 1000 видов. Паразиты растений. С. злаковая (*S. graminis*) вызывает септориоз злаков, С. томатная (*S. lycopersici*) — возбудитель белой пятнистости листьев томатов. У нек-рых видов есть совершенная стадия, относящаяся к пиреномицетам.

СЕ́ПТЫ (от лат. septum, saeptum — ограда, перегородка), перегородки в растит. и животных организмах, разделяющие полости или массы клеток. У диатомовых водорослей С.— тонкие кремниевые перегородки, вдающиеся в полость клетки от вставочных ободков; у кораллов — радиально расположенные перегородки, вдающиеся в пищеварит. полость и делящие её на камеры или участки.

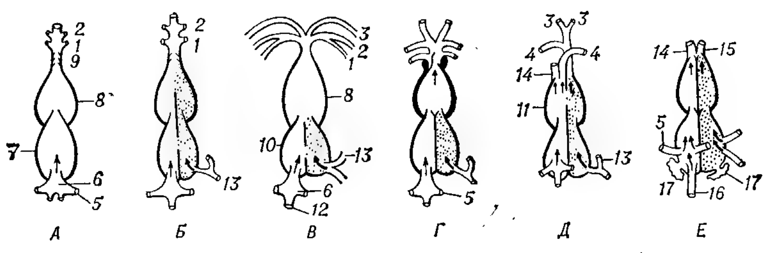
СЕРАДЕ́ЛЛА, птиценожка (*Ornithopus*), род травянистых растений сем. бобовых. Ок. 10 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках; в СССР — 3 вида, на юге Европ. части и на Кавказе. Средиземноморский вид С. посевная (*O. sativus*) — однолетнее растение. Плоды напоминают пальцы птичьей ноги (отсюда второе назв.). В культуре как кормовое растение в странах Зап. Европы и в России с кон. 19 в. Сидерат, медонос.

СЕ́РАЯ КУРОПА́ТКА (*Perdix perdix*), птица сем. фазановых. Дл. 35 см, масса до 600 г. Оперение серое, на груди каштановое пятно. Распространена в Европе и Зап. Азии; в СССР — на восток до Зап. Сибири и Казахстана. Обитает в полях, лугах с перелесками, в степи и в полезащитных лесных полосах. В кладке обычно 14—18 яиц. Из районов с глубоким снеговым покровом на зиму откочёвывает южнее. Объект охоты. Разводят в охотничьих х-вах.

СЕРВА́Л (*Felis serval*), млекопитающее рода кошек. Дл. тела до 1 м, хвоста до 30 см. Ноги длинные, уши очень большие. Окраска желтоватая с бурыми или чёрными пятнами и полосами. Обитает в Африке, в кустарниковых зарослях. Охотится на зайцев, молодых антилоп, птиц и грызунов. Объект пушного промысла. Численность и ареал сокращаются.

СЕРДЕ́ЧНИК (*Cardamine*), род одно-, дву- или многолетних трав сем. крестоцветных. Листья цельные или перистые, прикорневые, часто в розетке. Плод — стручок. Ок. 150 видов, по всему земному шару, гл. обр. в умеренных поясах; в СССР — ок. 40 видов. С. луговой (*C. pratensis*) растёт почти повсеместно по сырым лугам, тенистым лесам, паркам и т. п.; характерно вегетативное размножение придаточными почками на листьях (редкое у цветковых растений). С. клубненосный (*C. bulbifera*), иногда выделяемый в род зубянка (*Dentaria*), размножается гл. обр. пазушными луковичками. С. луговой (как и нек-рые др. виды С.) — медонос; молодые побеги и листья пригодны в пищу, в зрелом виде ядовит для лошадей и рогатого скота. С. иезский (*C. yezoensis*) разводят как декор. растение. 2 вида в Красной книге СССР.

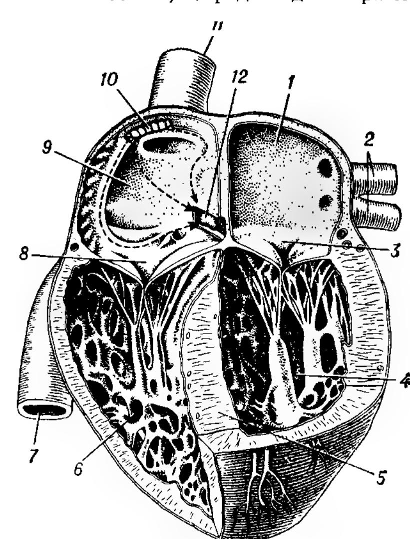
СЕ́РДЦЕ (cor), центральный орган кровеносной системы животных, сокращениями к-рого осуществляется циркуляция крови или гемолимфы по сосудам. У большинства животных последоват. сокращение отделов С. и строение его клапанов обеспечивают односторонность тока крови. В процессе эволюции С. дифференцируется как участок кровеносного сосуда и впервые появляется у кольчатых червей в виде пульсирующего спинного сосуда или его части. У большинства моллюсков С. хорошо развито, состоит из 1—4 (обычно 2) предсердий и желудочка. У членистоногих С.— часть спинного сосуда, разделено на камеры, боковые стенки к-рых пронизаны отверстиями



Сердце позвоночных (схема): *А* — рыбы; *Б* — двоякодышащие рыбы; *В* — хвостатые земноводные; *Г* — бесхвостые земноводные; *Д* — пресмыкающиеся; *Е* — птицы и млекопитающие. *1—4* — артериальные дуги; *5* — кювьеров проток; *6* — венозный синус; *7* — предсердие; *8* — желудочек; *9* — артериальный конус; *10* — правое предсердие; *11* — правый желудочек; *12* — задняя полая вена; *13* — лёгочная вена; *14* — лёгочный ствол; *15* — аорта; *16* — нижняя полая вена; *17* — ушки сердца (у млекопитающих). Стрелками показано направление тока крови.

(остиями), через них в С. засасывается кровь. У ланцетника роль С. выполняют часть брюшного сосуда и основания сосудов, несущих кровь к жабрам. У позвоночных С. развивается в эмбриогенезе из первичного парного зачатка сосуда, расположенного под глоткой. Из его стенок образуется *эндокард*, а из прилегающего висцерального листка брюшины — *миокард* и *эпикард*. Участок целома, окружающий зачаток С., образует *перикард*. С. разделяется на отделы, к-рые только у латимерии расположены по прямой линии, у остальных позвоночных зачаток С. изгибается. У круглоротых и рыб (кроме двоякодышащих) С. состоит из тонкостенных резервуаров, собирающих венозную кровь (венозный синус и предсердие), и из мускулистого желудочка, а у низших рыб — включает также артериальный конус с клапанами; у двоякодышащих рыб с развитием лёгочного дыхания образуются неполные перегородки, отделяющие в предсердии и желудочке отделы, заполненные венозной и артериальной кровью. У земноводных в С. различают венозный синус, полностью (бесхвостые) или неполностью разделённые предсердия и единый желудочек. У пресмыкающихся венозный синус постепенно включается в стенку предсердий, к-рые всегда разделены перегородкой, начинается разделение желудочка, но только у крокодилов имеется перегородка, полностью отделяющая левый и правый желудочки. У птиц и млекопитающих С. четырёхкамерное. Полное разделение токов крови в правой и левой половинах С. стало возможным в результате прогрессивного развития лёгких, способных пропустить в единицу времени такое же кол-во крови, какое проходит через большой круг кровообращения. Лишь у плода млекопитающих в перегородке между предсердиями имеется овальное отверстие (*боталлов проток*), через к-рое бо́льшая часть крови из правого предсердия поступает в левое, минуя лёгкие. После рождения включается малый круг кровообращения и боталлов проток перекрывается. Предсердия соединены с желудочками предсердно-желудочковыми (атриовентрикулярными) отверстиями, к-рые при сокращении желудочков закрываются створчатыми клапанами. На внутр. поверхности желудочков находятся т. н. сосочковые мышцы, от них к свободным краям створок клапанов тянутся сухожильные тяжи, препятствующие вывёртыванию створок клапанов в сторону предсердий.

С. человека расположено в грудной полости асимметрично: 1/3 его лежит справа от срединной плоскости тела, 2/3 — слева. Задненижняя поверхность С. прилежит к диафрагме. Со всех сторон оно окружено лёгкими, за исключением части передней поверхности, прилегающей к грудной стенке. Масса С. взрослого человека в среднем ок. 250 г у женщин и ок. 330 г у мужчин, дл. 10—15 см, в поперечнике 8—11 см, переднезадний размер



Вскрытое сердце человека: *1* — левое предсердие; *2* — лёгочные вены (показаны лишь две); *3* — левый предсердно-желудочковый клапан (двустворчатый); *4* — левый желудочек; *5* — межжелудочковая перегородка; *6* — правый желудочек; *7* — нижняя полая вена; *8* — правый предсердно-желудочковый клапан (трёхстворчатый); *9* — правое предсердие; *10* — синусно-предсердный узел; *11* — верхняя полая вена; *12* — предсердно-желудочковый узел.

6—8,5 см. Венозная кровь из большого круга кровообращения по ниж. и верх. полым венам поступает в правое предсердие, а артериальная — из лёгких в левое предсердие по 4 лёгочным венам. При сокращениях толстостенного левого желудочка кровь нагнетается через аорту в большой круг кровообращения, а при сокращениях правого желудочка — через лё-

гочный ствол и лёгочные артерии в малый (лёгочный) круг. Сокращения сердечной мышцы вызываются периодически появляющимися в ней электрич. импульсами возбуждений, к-рые возникают в клетках т. н. проводящей системы С. Они расположены гл. обр. в устьях полых вен, а также в синусно-предсердном узле, являющемся водителем ритма С.— *пейсмекером*. Далее возбуждение распространяется по предсердиям, достигая предсердно-желудочкового узла, клетки к-рого обладают способностью несколько задерживать проведение возбуждения и оно переходит на пучок Гиса, волокна Пуркинье и сократит. миокард желудочков уже после окончания цикла сокращения в предсердиях. Способность автоматически, т. е. без участия ЦНС, генерировать распространяющиеся импульсы присуща не только синусно-предсердному узлу, но и др. элементам проводящей системы С. Энергия сокращения зависит от степени растяжения мышечных волокон (см. *Старлинга закон*). Период сокращения и расслабления С. составляет сердечный цикл, состоящий из систолы (последоват. сокращение предсердий и желудочков), диастолы (последоват. их расслабление) и паузы (период одноврем. расслабления желудочков и предсердий). Во время паузы кровь из полых вен попадает в правое предсердие, а из лёгочных вен — в левое; часть её поступает и в желудочки через открытые створчатые клапаны. Продолжительность сердечного цикла ок. 0,8 с. Кол-во крови, выталкиваемое С. за 1 мин, наз. *минутным объёмом сердца*. Биологически активные вещества, поступающие в С. с током крови, осуществляют его гуморальную регуляцию. Описан новый тип регуляции С. посредством внутрисердечных периферич. рефлексов. См. также *Кровообращение*.

● Удельнов М. Г., Физиология сердца, М., 1975; Гайтон А., Физиология кровообращения. Минутный объем сердца и его регуляция, пер. с англ., М., 1969; Общая физиология сердца, пер. с англ., М., 1972; Физиология кровообращения. Физиология сердца, Л., 1980 (Руководство по физиологии).

СЕРДЦЕВИ́ДКИ (Cardiidae), семейство мор. двустворчатых моллюсков. Раковина дл. до 10 см, обе створки сильно вздуты, имеют широко раздвинутые рёбра, иногда вооружённые шипами и чешуйками. Ок. 30 родов, ок. 250 видов, распространены широко; в СССР более 30 видов, во всех морях. Наиб. красивы по форме и окраске раковины С. тропич. морей. Благодаря сильной ноге С. могут передвигаться, быстро закапываться и совершать прыжки по поверхности грунта, спасаясь от хищников, напр. от морских звёзд. Фильтраторы. Кр. виды используются в пищу. У зап. побережья Африки обитает ребристая С. (*Cardium costata*), к-рую часто изображали художники на картинах (напр., С. Боттичелли в «Рождении Венеры»); её форма использована также в архитектурном декоре стиля рококо (рокайль).

СЕРДЦЕВИ́НА (medulla), центр. часть стелы в стебле или корне семенных растений; состоит из рыхлой паренхимной запасающей ткани. Возникает из стержневой меристемы апекса. Отличается рыхлой структурой, часто содержит идиобласты с кристаллами, склереиды, иногда млечники, у хвойных — смоляные, у сложноцветных — эфирномасличные ходы. Внутр. часть С. иногда разрывается, образуя одну крупную воздушную полость (у губоцветных, зонтичных, нек-рых злаков) или неск. полостей (у винограда). Наруж. мелкоклеточные слои С. часто (в корневищах, клубнях) сохраняют функции образовательной ткани. У мн. растений С. служит местом отложения питат. веществ (напр., у бука — масла и крахмала, у чайного куста — дубильных веществ). См. рис. при ст. *Стебель*.

СЕРДЦЕВИ́ННЫЕ ЛУЧИ́ (radii medullares), одно- или многорядные слои живых паренхимных клеток, идущие радиально в промежутках между проводящими тканями стеблей и корней двудольных растений. Возникают из камбия. По С. л. передвигаются питат. вещества в горизонтальном направлении; они выполняют также запасающую функцию.

СЕРЕБРИ́СТАЯ ЧА́ЙКА (*Larus argentatus*), птица сем. чайковых. Дл. ок. 60 см. Клюв жёлтый с красным пятном. В сев. и умеренных широтах Сев. полушария; в СССР — на морях, крупных реках и озёрах. На С. ареала перелётная птица. Гнездится колониями на земле или скалах. Местами сильно вредит, уничтожая яйца и птенцов др. птиц, в частности гаг.

СЕРЕБРЯ́НКОВЫЕ (Argentinidae), семейство рыб отр. лососеобразных. Дл. 20—60 см. Тело удлинённое, чешуя серебристая (отсюда назв.), легко опадающая. Рот маленький, конечный. Есть жировой плавник. Глаза большие. 5 родов, св. 20 видов, во всех океанах, в толще воды, иногда на значит. глубинах. Наиб. известен род серебрянок, или аргентин (*Argentina*), включающий 12 видов; дл. до 55—60 см, но обычно меньше. 2 вида распространены в сев. части Атлантич. ок. и в Средиземном м., в т. ч. североатлантическая серебрянка (*A. silus*), встречающаяся в пределах СССР в юго-зап. части Баренцева моря. Предельной длины достигает к 25 годам, половозрелость на 9—12-м году, нерест в марте — мае. Плодовитость 3500—7500 икринок, диам. до 3,5 мм. Объект тралового промысла. Питаются С. преим. планктоном. Биология мн. С. изучена слабо. Редкий вид *Xenophthalmichthys danae* обладает бинокулярным телескопич. зрением.

СЕРЁЖКА (amentum), ботрическое колосовидное обычно поникающее соцветие, состоящее из большого числа однополых цветков и опадающее целиком после цветения (тычиночные С.) или после созревания плодов (пестичные С.). С. наз. соцветия ивы, тополя, берёзы, муж. соцветия ольхи, лещины, дуба, каштана, грецкого ореха и мн. др. древесных растений, преим. ветроопыляемых. С. ивы, тополя и др. представляют собой простой колос, а С. берёзы, ольхи и мн. др.— колос из дихазиев (т. е. сложное тирсоидное соцветие).

СЕРИ́Н, заменимая аминокислота. Содержится почти во всех белках. Богаты С. фиброин (до 16%) и серицин (до 40%) шёлка. Участвует в биосинтезе глицина, серусодержащих аминокислот (метионина, цистеина), боковой цепи триптофана, а также сфинголипидов и этаноламина. Каталитич. функции ряда ферментов (химотрипсин, трипсиноген и др.) обусловливаются реакционной способностью гидроксильной группы остатка С., входящего в состав активных центров этих ферментов. Группа сериновых ферментов участвует в реакциях гидролиза пептидов, амидов, эфиров карбоновых к-т и переноса остатка фосфорной к-ты. Производные С.— антибиотики азасерин и циклосерин. См. формулу в ст. *Аминокислоты*.

СЕРИЦИ́Н, шёлковый клей, белок натурального шёлка, обволакивающий нитевидные волокна фиброина и стабилизирующий его структуру. На долю С. приходится 1/3 белка шёлка-сырца. Содержит до 40% серина, мн. глицина и аспарагиновой к-ты.

СЕ́РИЯ, надвидовая таксономич. категория, принятая в ботан. номенклатуре, то же, что *ряд*. Иногда используется в зоол. систематике, где применение этой категории не регламентировано.

СЕ́РНА (*Rupicapra rupicapra*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. до 135 см, выс. в плечах до 80 см, масса до 50 кг. У самцов и самок крючковидные рожки. Шерсть зимой длинная, густая, чёрно-бурая; летом короткая, кирпичного цвета. Обитает в горах Европы и М. Азии, в СССР — на Кавказе. Летом держится у верх. границы леса и на альп. лугах, зимой — в лесу. Хорошо лазает по скалам. Детёнышей в помёте 1, иногда 2—3. Объект спортивной охоты и разведения. Численность сокращается.

СЕРОБАКТЕ́РИИ, бактерии, окисляющие сероводород и др. неорганич. соединения серы, а также мол. серу. К С. относятся мн. фотоавтотрофные пурпурные и зелёные бактерии, для к-рых неорганич. соединения серы служат донорами электронов при фотосинтезе. Есть также бесцветные хемотрофные бактерии, использующие соединения серы как источники энергии и доноры электронов для ассимиляции CO_2 и роста в автотрофных условиях. К их числу относится большинство видов рода *Thiobacillus*, *Thiomicrospira*, *Sulfolobus* и нек-рые другие. Как и фототрофные бактерии, они обычно окисляют H_2S и др. соединения серы до H_2SO_4. Однако мн. С., хотя и окисляют H_2S с накоплением в клетках серы, нуждаются для роста в готовых органич. в-вах. К ним относится большинство нитчатых скользящих бактерий родов *Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Thioploca* и одноклеточные формы (размеры 40×20 мкм) родов *Achromatium*, *Macromonas*, *Thiovulum*, *Aquaspirillum*. С. широко распространены в воде и грунтах морей, озёр, серных источников и др. водоёмов, содержащих H_2S, встречаются в почве, месторождениях серы и сульфидных минералов. Нередко образуют массовые скопления. Активно участвуют в круговороте серы в природе и предотвращают накопление в воде токсичного H_2S. Нек-рые С. используют для выщелачивания металлов из руд. В результате образования серной к-ты С. могут быть причиной разрушения каменных и бетонных сооружений, коррозии металлич. оборудования в шахтах и т. п.

СЕРО́ЗНАЯ ОБОЛО́ЧКА, сероза (tunica serosa), выстилка полостей тела у целомических, или вторичнополостных, животных организмов. Состоит из соединит. ткани, покрытой эпителием. Толщина ок. 1 м. В зависимости от местоположения С. о. наз. брюшиной, плеврой, перикардом, эпикардом. Развивается из спланхнотома. Выполняет защитную функцию в качестве серозно-гематолимфатич. барьера, облегчает движение внутр. органов, удерживает их форму.

СЕРОЛО́ГИЯ (от лат. serum — сыворотка и ...*логия*), раздел иммунологии, изучающий реакции антигенов с антителами вне организма.

СЕРОТОНИ́Н, биогенный амин, медиатор нервной системы, гормон. В клетках, специализированных для синтеза С., образуется из аминокислоты триптофана. Нейроны, использующие С. в качестве медиатора (серотонинергические), представлены у мн. беспозвоночных (в т. ч.

у турбеллярий, аннелид, моллюсков, членистоногих) и часто играют ключевую роль в механизме активации разл. форм моторики (локомоция, жевание и др.). В головном мозге позвоночных тела серотонинергических нейронов найдены в стенке третьего желудочка и в древней стволовой части, где входят в состав т. н. ядер шва; их отростки иннервируют обширные области ЦНС. Серотонинергические нейроны ядер шва участвуют в регуляции мн. форм поведения, процес-

HO—(индольное кольцо, NH)—CH_2—CH_2—NH_2

сов сна, терморегуляции и др. В периферич. нервной системе нейроны этого типа обильно представлены у примитивных хордовых (бесчерепные, круглоротые, хрящевые рыбы), но почти не сохраняются у эволюционно продвинутых групп; возможно, это связано с прогрессивным развитием энтерохромаффинных клеток желудочно-кишечного тракта, тромбоцитов крови и иных клеточных систем, служащих источником гормонального С. Как гормон С. регулирует моторику желудочно-кишечного тракта, выделение слизи, препятствует кровопотере (вызывая спазм повреждённого сосуда) и выполняет др. функции.

СЕРО́У, с е р а у (*Capricornis sumatraensis*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Близок к горалу, отличается преим. несколько большей величиной. Дл. 120—180 см, выс. в холке 70—105 см. Шерсть густая, длинная, с мягким подшёрстком. Рога у самцов и самок дл. до 30 см. В горах Юго-Вост. и Вост. Азии, в Китае, Японии; акклиматизирован в США (Техас). У верх. границы леса. Продолжительность жизни 12—15 лет. Половозрелость наступает, по-видимому, в 2,5 года. Детёнышей в помёте 1, иногда 2. Суматранский подвид (*C. s. sumatraensis*) — в Красной книге МСОП. Иногда как самостоят. вид выделяют японского С. (*C. crispus*).

СЕРПОКЛЮ́В (*Ibidorhyncha struthersii*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 40 см. Изогнутый клюв С. приспособлен для извлечения водных насекомых, моллюсков и др. беспозвоночных из-под камней по берегам горных потоков. Встречается в горах Ср. и Центр. Азии, в СССР — на Тянь-Шане и Памиро-Алае. Селится отд. парами на берегах и галечниковых островках горных потоков на выс. до 3500 м, в Гималаях — до 4400 м. Зимой спускается ниже. Из-за разрушения гнездовых биотопов (напр., при карьерных работах на галечниках) находится под угрозой исчезновения. В Красной книге СССР. См. рис. 3 при ст. *Ржанковые*.

СЕРПОКРЫ́ЛКИ (Drepanidae), семейство сумеречных бабочек. Крылья в размахе обычно 20—40 мм, широкие, передние, как правило, с вытянутой и серповидноизогнутой вершиной (отсюда назв.). Тело тонкое, хоботок маленький или отсутствует. Ок. 800 видов, преим. в тропиках и субтропиках Вост. полушария; в СССР — ок. 15 видов. Гусеницы слабоволосистые, с 4 парами брюшных ног; питаются листьями деревьев и кустарников. Окукливание в слабом коконе на листьях. Чаще 2 поколения в год. Зимуют куколки. В СССР обычна берёзовая С. (*Drepana falcataria*), в лесной и лесостепной зонах Европ. части, на берёзе, ольхе, тополе. См. рис. 6 в табл. 27.

СЕРПУЛИ́ДЫ (Serpulidae), семейство многощетинковых червей. Дл. до 15 см. На переднем конце туловища, заключённого в известковую трубку, крупный, ярко окрашенный венчик жаберных лучей. Один из лучей иногда преобразован в обызвествлённую крышечку, к-рая при нападении врагов плотно прикрывает входное отверстие трубки. С. часто образуют густые поселения, срастаясь трубками. Ок. 80 родов, ок. 500 видов, во всех морях. Небольшие С. рода *Marufugia* обитают в пресных водоёмах пещер Югославии. Многие С. обрастают днища кораблей и подводные сооружения.

СЕРТО́ЛИ КЛЕ́ТКИ (по имени Э. Сертоли), с у с т е н т о ц и т ы (sustentocyti), клетки фолликулярного эпителия извитых канальцев семенника у млекопитающих. Обеспечивают питание развивающихся половых клеток, служат им опорой. Плотные контакты между соседними С. к. рассматриваются как один из компонентов гематотестикулярного барьера. Под влиянием фолликулостимулирующего гормона С. к. участвуют в синтезе стероидных гормонов; синтезируют белки, связывающие андрогены. Выполняют также функцию фагоцитоза и, возможно, регулируют цикличность сперматогенеза.

СЕРУ́ШКА (*Lactarius flexuosus*), гриб рода млечник. Шляпка диам. 5—15 см, выпуклая, позже воронковидная, розовато- или коричневато-серая, с тёмной зональностью, тонковолокнистая, с загнутым, более светлым, слабо пушистым краем. Ножка дл. 8 см, толщиной 2 см, светло-сероватая, вверху почти белая или одноцветная со шляпкой, цилиндрическая или веретеновидная, сначала плотная, затем полая, тонковолосистая. Мякоть белая, плотная, млечный сок белый, очень едкий, не меняющий цвета на воздухе. Распространён в Сев. полушарии. Растёт в смешанных берёзовых, сосновых, иногда осиновых лесах, с июля по сентябрь. Съедобен в солёном виде.

СЕ́РЫЙ ГУСЬ (*Anser anser*), птица сем. утиных. Дл. 85—100 см, масса 3—6 кг. Клюв и лапы розовые. Распространён в Евразии; в СССР — от Эстонии до Приморья, более обычен в дельтах Волги, Амударьи, Сырдарьи, на озёрах Казахстана и Юго-Зап. Сибири. Селится преим. в густых зарослях тростника. Гнёзда на кочках или кучах тростника. В кладке 4—10 яиц. Вылетая на поля, кормится семенами и побегами хлебных злаков. Численность сильно сокращается. С. г.— родоначальник большинства пород домашних гусей. Местами объект охоты.

СЕ́РЫЙ ДЕЛЬФИ́Н (*Grampus griseus*), морское млекопитающее подсем. дельфинов. Единств. вид рода. Дл. до 3,7 м. Голова спереди закруглена. Спинной плавник высокий, грудные плавники длинные и узкие. Окраска серая, на брюхе светлее. Зубы только в ниж. челюсти (4—14). Распространён в тёплых и умеренных поясах Мирового ок.; в водах СССР — у Курильской гряды и у берегов Камчатки. Питается головоногими моллюсками. В Красной книге СССР. См рис. 16 в табл. 39.

СЕ́РЫЙ ЖУРА́ВЛЬ (*Grus grus*), птица сем. журавлиных. Дл. до 120 см. Затылок голый, покрыт красной бородавчатой кожей. Распространён в Европе и Сев. Азии; в СССР — широко, кроме тундры, пустынь и Ю.-В. страны. Зимуют в Африке и Юж. Азии. Селится на обширных болотах, близ озёр и на заливных лугах. См. рис. 1 при ст. *Журавлиные*.

СЕ́РЫЙ КИТ, к а л и ф о р н и й с к и й к и т (*Eschrichtius gibbosus*, или *E. robustus*), единств. вид сем. серых китов подотр. усатых китов. Дл. 11—13 м, до 15 м, масса до 30 т. Окраска серая, с белыми пятнами (следы прикрепления паразитов — усоногих ракообразных). Китовый ус светлый, пластины толстые, низкие (до 25—30 см), до 180 пар; бахрома очень толстая. Ряды их спереди не смыкаются. Под горлом 2—4 борозды. Спинной плавник в виде низкого горба. Грудные плавники широкие, четырёхпалые. Шейные позвонки не слиты. Обитает в сев. части Тихого ок.; 2 популяции: охотско-корейская (видимо, осталось неск. десятков) и чукотско-калифорнийская (откармливается летом в Чукотском и Баренцевом морях, а зимует и размножается в лагунах Калифорнийского п-ова). Дл. новорождённых — в среднем ок. 4,5 м. Лактация 4—6 мес. После запрета промысла (в 1946) эта популяция С. к. выросла от неск. сотен в 1980 до 16 000 особей в 1984. Промысел разрешён местным жителям Чукотки (ок. 170 особей в год). В Красной книге СССР. См. рис. 6 в табл. 39.

СЕ́РЫЙ ТЮЛЕ́НЬ, д л и н н о м о р д ы й, или г о р б о н о с ы й, т ю л е н ь, т е в я к (*Halichoerus grypus*), млекопитающее сем. тюленевых. Единств. вид рода. Дл. 1,7—2,5 м (иногда до 3 м), масса 150—300 кг. Новорождённые (дл. ок. 1 м) покрыты длинным белым волосом (белёк), к-рый в первые 20 дней заменяется коротким и жёстким. Взрослые — серые с черноватыми пятнами. Ареал — северная умеренная зона Атлантич. ок., Балтийское м.; в СССР — Балтийское м. (балтийский подвид — *H. g. macrorhynchus*) и прибрежные воды Баренцева м. (атлантич. подвид — *H. g. grypus*). Преим. моногам, размножается на льдах. В нек-рых популяциях отмечена полигамия; гаремы на берегу, самок в гареме не более 5. Питаются преим. рыбой. Численность атлантич. подвида св. 80 тыс., балтийского — не более 500 особей (1983). В Красной книге СССР.

СЕСАМОВИ́ДНЫЕ КО́СТИ (от греч. sēsamon — кунжут, с семенем к-рого сходны по форме), косточки, обычно мелкие, в области суставов кисти и стопы, спорадически появляющиеся у представителей разных групп наземных позвоночных, особенно у млекопитающих. Представляют собой окостенения (или охрящевения), связанные с сухожилиями мышц. С. к. возникают в местах потенциального трения сухожилий (над гребнями кости, над суставами). Наиб. крупные С. к. — надколенник, подколенник и гороховидная кость.

СЕСБА́НИЯ (*Sesbania*), род растений сем. бобовых. Многолетние травы, кустарники, деревья. Цветки жёлтые, белые или пурпурные, в пазушных кистях. Св. 50 видов, в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Народы Азии и Африки выращивают травянистые виды С. на зелёное удобрение и как кормовые, древесные — для притенения чайных и др. плантаций. С. египетская (*S. sesban*) с крупными (диам. ок. 3 см) ярко-жёлтыми цветками — декор. растение. Из коры ряда видов получают грубое волокно. В СССР в культуре древовидный декоративный вид С. Трипе (*S. tripetii*).

СЕ́СТОН (от греч. sēstós — просеянный), название мелких планктонных организмов и взвешенных в воде неорганич. и органич. (детрит) частиц, т. е. всё, что улавливается мелкоячеистой планктонной сеткой.

СЕСТОНОФА́ГИ (от *сестон* и ...*фаг*), водные животные, питающиеся взвешенными в воде частицами детрита с содержащимися в них микроорганизмами и мелким планктоном (сестоном). Мн. С. относятся к фильтраторам, иногда образуют сложные приспособления для улавливания и отфильтровывания из воды пищ. частиц. К С. относятся планктонные (веслоногие, жаброногие и эвфаузиевые ракообразные, оболочники) и мн. донные, обычно прикреплённые к субстрату животные (губки, мшанки, нек-рые полихеты, мн. двустворчатые моллюски, нек-рые иглокожие, погонофоры, асцидии и др.). Донные С.— характерные обитатели твёрдых грунтов, обычно в р-нах со значит. течением.

СЕ́ТКА (reticulum), второй отдел желудка у жвачных животных, расположенный между рубцом и книжкой. Слизистая оболочка С. образует довольно высокие (8—12 мм) подвижные складки в виде 4—6-угольных ячеек (отсюда назв.) и покрыта многочисл. мелкими роговыми бугорками. С. не имеет желёз (за исключением мозоленогих). В С. пища размачивается и подвергается механич. и предварительной химич. обработке под влиянием населяющих С. бактерий и простейших (инфузорий). Вследствие энергичного сокращения мускулатуры стенок С. и движения складок слизистой оболочки мелкопережёванный корм отделяется от крупных его частиц и поступает в книжку, а грубые частицы — обратно в рубец. См. рис. при ст. *Желудок*.

СЕТЧА́ТКА, ретина (retina), внутр. светочувствит. оболочка глаза, выстилающая глазное дно и переходящая спереди в нейтральный эпителий ресничного тела и радужки; преобразует световое раздражение в нервное возбуждение и осуществляет первичную обработку сигнала. С.— наиб. сложно организованная рецепторная система организма, являющаяся по существу вынесенным на периферию нервным центром. В зрит. части С. различают 10 слоёв, из к-рых 9 совершенно прозрачны. К сосудистой оболочке глаза примыкает слой пигментного эпителия, отростки к-рого расположены между наруж. сегментами палочек и колбочек. Глубже лежит наруж. пограничная мембрана, состоящая из уплотнённой сети отростков нейроглиальных (мюллеровых) клеток. Ядра фоторецепторных клеток образуют наруж. ядерный слой, а их внутр. отростки — наруж. синаптич. слой, где осуществляется синаптич. связь этих отростков с дендритами биполярных клеток. Ядросодержащие части горизонтальных, биполярных, амакриновых и мюллеровых клеток формируют внутр. ядерный слой, а внутр. отростки биполярных и амакриновых клеток — внутр. синаптич. слой, в к-ром они контактируют с дендритами ганглиозных клеток. Аксоны последних собираются в слой нервных волокон — самый внутренний из слоёв С., расположенный непосредственно под внутр. пограничной мембраной, отделяющей С. от стекловидного тела. Выходными элементами С. служат ганглиозные клетки, аксоны к-рых формируют зрительный нерв, образующий в месте выхода из С. *слепое пятно*. Множеств. связи между клетками всех слоёв указывают на то, что переработка информации происходит на иерархически организованных уровнях, в к-рых сигналы переходят от одной функц. группы к другой.

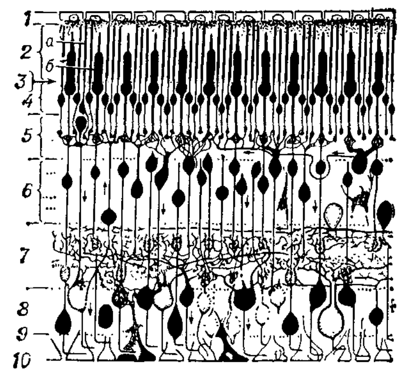
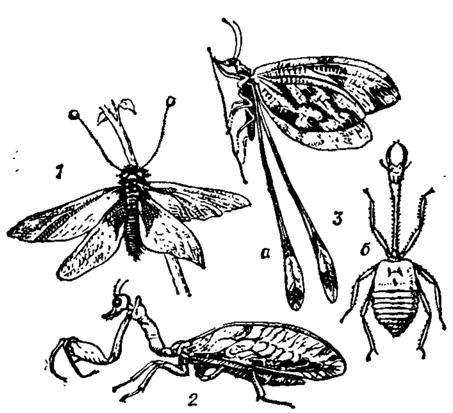


Схема строения (слои) сетчатки человека: *1* — пигментный эпителий; *2* — наружные сегменты палочек *(а)* и колбочек *(б)*; *3* — наружная пограничная мембрана; *4* — наружный ядерный слой; *5* — наружный синаптический слой; *6* — внутренний ядерный слой; *7* — внутренний синаптический слой; *8* — слой ганглиозных клеток; *9* — слой нервных волокон; *10* — внутренняя пограничная мембрана. Вертикальные стрелки обозначают направление проведения импульса.

В центр. части С. (по зрительной оси) расположено *жёлтое пятно*. Строение С., соотношение в ней палочек и колбочек коррелирует с экологич. особенностями каждого животного. У мн. животных позади С. образуется зеркалоподобная структура — *тапетум*. У животных и человека, к-рые активны днём и ночью, С. содержит как палочки, так и колбочки (у человека ок. 160 тыс. рецепторов на 1 мм^2), у дневных животных (напр., у голубя) — только колбочки, а у ночных — только палочки. См. также ст. *Глаз*, *Зрение*.

СЕТЧАТОКРЫ́ЛЫЕ (Neuroptera, или Planipennia), отряд насекомых. Известны с перми. Крылья сетчатые, в размахе до 120 мм; задние иногда редуцированы.



Сетчатокрылые: *1* — аскалаф *Ascalaphus libelluloides*; *2* — мантиспа *Mantispa styriaca*; *3* — немоптера *Nemoptera sinuata* (*а* — имаго, *б* — личинка).

Взрослые С. внешне очень разнообразны. Св. 3500 видов, в тёплых и умеренных поясах, в СССР — ок. 50 видов, в т. ч. муравьиные львы, златоглазки. Превращение полное. Личинки — специализир. хищники, питаются разл. насекомыми; для нек-рых (муравьиные львы) характерно сложное поведение при ловле добычи. Пищеварение внекишечное — пищеварит. секрет впрыскивается в тело жертвы по каналу, образуемому желобком мандибул и прилегающей к нему вытянутой ниж. челюстью, по нему же всасываются разжиженные ткани жертвы. Многие С. истребляют садовых и лесных вредителей, напр. личинки златоглазок питаются гл. обр. тлями. 4 вида С. в Красной книге СССР.

СЕЦЕРНЕ́НТЫ, фазмидиевые (Secernentea, или Phasmidia), подкласс нематод. Органы осязания в виде папилл, только на головной капсуле. Амфиды мелкие, поровидные, часто на губах. Глазки отсутствуют. По бокам хвоста есть фазмиды. Выделит. железа разветвлённая, с 1—2 каналами. Кожные железы редуцированы. Часто есть ректальные железы. 6 отрядов, в т. ч. тиленхиды, рабдитиды, стронгилиды, аскаридиды (Ascaridida) и др. Многие — паразиты животных и человека (острицы, аскариды, ришта, нитчатки) и растений (фитогельминты); есть свободноживущие почвенные и пресноводные формы.

СИА́ЛОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, одноосновные полиоксиаминокислоты, производные нейраминовой к-ты. В связанном состоянии (входят в состав ганглиозидов, гликопротеидов, муцинов, олигосахаридов молока и т. п.) присутствуют во всех тканях животных и в нек-рых микроорганизмах; в свободном виде обнаружены в спинномозговой жидкости, слизистой оболочке желудка, щитовидной железе, икре нек-рых видов рыб. Определяют антигенные и рецепторные свойства поверхности клеток, участвуя во взаимодействии клеток с вирусами, токсинами, гормонами и др. агентами.

СИАМА́НГИ (*Symphalangus*), род гиббоновых. Единств. вид — сростнопалый С. (*S. syndactylus*), самый крупный в семействе. Волосяной покров лохматый, блестящего чёрного цвета. Передние конечности длинные (ок. 180% длины нижних). Характерен большой горловой мешок-резонатор; кожа, покрывающая его, не обволошена и окрашена в красновато-коричневый цвет. 2-й и 3-й пальцы стоп сращены кожной перепонкой до ногтевых фаланг (отсюда назв.). Обитают в малодоступных дождевых и горных лесах на о. Суматра и на п-ове Малакка. В природных условиях изучены слабо. Иногда С. включают в род гиббонов. См. рис. 2 в табл. 58.

СИБИ́РСКИЙ КОЗЁЛ, тэк (*Capra sibirica*), млекопитающее рода горных козлов. Дл. тела до 160 см, выс. до 100 см. Рога — у самцов и самок, саблевидные, с буграми на передней стороне. Окраска от почти белой до коричнево-бурой. В горах Афганистана, Сев.-Зап. Индии, Юж. Сибири, Ср. и Центр. Азии. Живут 15—20 лет (в неволе до 20). В помёте 1 (очень редко 2) детёныш. Численность сокращается. Нуждается в охране. См. рис. 20 при ст. *Полорогие*.

СИБИ́РСКИЙ КОКОНОПРЯ́Д, кедровый шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus*), бабочка сем. коконопрядов. Крылья в размахе до 90 мм. Бабочки и гусеницы похожи на таковых соснового коконопряда. В Сибири, на Д. Востоке, в Сев. Монголии, Сев. Китае, Корее, Японии. Массовый лёт во 2-й половине июля; яйца откладывает группами на кору тонких ветвей хвойных деревьев. Гусеницы 2—3-го возрастов зимуют в лесной подстилке; часть популяции, особенно на С. ареала, развивается 2 года, при этом число возрастов увеличивается с 5—6 до 7—8. Повреждает пихту, лиственницу, реже сосну и ель. Вспышки массового размножения охватывают большие площади насаждений, особенно кедровой сосны.

СИ́БСЫ (от англ. sib, мн. ч. sibs — родня, родственники), потомки одной пары родителей у животных, родные братья и сёстры. Анализ признаков у С. имеет важное значение при т. н. сибселекции. Напр., при отборе у кур на яйценоскость в качестве производителей оставляют петухов, сёстры к-рых имеют высокую яйценоскость. Успех сибселекции свидетельствует о том, что степень выражения анализируемого признака контролируется генетически, а не является следствием онтогенетической адаптации. Термин «С.» используется и в широком смысле: двоюродные С. (внуки одной пары, двоюродные братья и сёстры), троюродные С. (правнуки) и т. д. О скрещивании С. см. в ст. *Инбридинг*.

СИВАПИТЕ́КИ (*Sivapithecus*), вымершие человекообразные обезьяны. Известны по фрагментам ниж. и верх. челюстей и зубам из миоцена Индии (холмы Сивалик) и Вост. Африки. Первая находка в 1879. По особенностям строения зубов близки к дриопитекам, а также к совр. орангутанам. Первоначально выделялись в отд. род, впоследствии включены как подрод в род дриопитеков.

СИ́ВУЧ (*Eumetopias jubatus*), млекопитающее сем. ушастых тюленей. Единств. вид в роде. Дл. до 3,5 м, масса обычно 700—800 кг. Распространён в сев. части Тихого ок., в СССР — в прибрежных водах Японского, Охотского и Берингова морей. В период размножения (летом) образует лежбища на берегу, иногда вместе с морскими котиками. В гареме ок. 20 самок. Совершает сезонные миграции. Питается рыбой и кальмарами. Общая числ. ок. 300 тыс. голов.

СИГИЛЛЯ́РИИ, семейство (Sigillariaceae) или порядок (Sigillariales) ископаемых древовидных плауновидных растений. С. жили в каменноугольном и пермском периодах (в тропиках Еврамерийской обл., местами доминировали в ландшафтах). Стволы колоннообразные, выс. до 10—12 (30) м, неветвящиеся или дихотомически ветвящиеся вверху, со слаборазвитой древесиной и мощной корой, несущей правильно располож. рубцы от опавших листьев. Стробилы гетероспоровые, крупные, на конце ствола. Листья узкие. Руководящие ископаемые. См. рис. 2 в табл. 4А.

СИГНА́ЛЬНЫЕ СИСТЕ́МЫ, системы условнорефлекторных связей, формирующихся в коре больших полушарий головного мозга при поступлении в неё импульсов от внеш. и внутр. раздражителей; обеспечивают точное взаимодействие частей организма и тонкое приспособление целого организма к окружающей среде. Термин «С. с.» введён И. П. Павловым, к-рый выделил общую для животных и человека *первую сигнальную систему* и специфичную только для человека *вторую сигнальную систему*. Обе С. с. рассматривались Павловым применительно к человеку как разл. уровни единой высшей нервной деятельности. Обладая качеств. различиями, С. с. человека функционируют в тесном взаимодействии и единстве, причём вторая сигнальная система играет ведущую роль.

СИГО́ВЫЕ (Coregonidae), семейство рыб отр. лососеобразных. Дл. от 8 до 150 см, масса от 4 г до 40 кг (редко, только нельма). Чешуя довольно крупная. Рот небольшой, челюсти без зубов. Проходные, озёрные и речные рыбы. 3 рода: сиги, белорыбицы, или нельмы, и вальки); ок. 30 видов, в басс. Сев. Ледовитого и сев. частей Атлантич. и Тихого океанов; в СССР — 12 видов. Род сиги (*Coregonus*) — самый многочисленный и наименее изученный. В нём различают (в зависимости от способа питания) формы с верхним, конечным и нижним ртом. В водах СССР — все 3 рода; из сигов — омуль, тугун, пелядь, ряпушка, муксун, чир и др. Нерест обычно осенью. Икра мелкая. Питаются планктоном, бентосом и мелкой рыбой. Важный объект промысла, акклиматизации и разведения. Численность большинства видов уменьшилась. Подвид обыкновенного сига — волховский сиг (*Coregonus lavaretus baeri*) — в Красной книге СССР. См. табл. 37А.

● Решетников Ю. С., Экология и систематика сиговых рыб, М., 1980.

СИ́ДА (*Sida*), род трав и полукустарников сем. мальвовых. Ок. 150 видов, в тропиках и субтропиках; в СССР (в Зап. Закавказье) произрастает С. колючая (*S. spinosa*). В культуре в Юж. и Сев. Америке и Европе С. многолетняя (*S. napala*) и С. острая (*S. acuta*). Стебли содержат 13—19% волокна, используемого в смеси с льняным, джутовым и кенафовым для производства грубых тканей и верёвок.

СИДЯЧЕБРЮ́ХИЕ (Symphyta), подотряд перепончатокрылых. В отличие от стебельчатобрюхих имеют широко сидячее (т. е. причленённое к груди всей передней поверхностью) брюшко, 1-й сегмент к-рого не слит с грудью. Дл. 1—45 мм. Жилкование широких крыльев со многими (до 9—11) ячейками. Бескрылые формы редки. Развит яйцеклад. 7 тыс. видов (350 родов); в СССР — св. 1000 видов. Наиб. многочисленны в лесной зоне, где успешно конкурируют с чешуекрылыми. Личинки растительноядны, лишь у небольшого мало изученного сем. Orussidae — паразитические. У открыто живущих личинок (ложногусениц) ложные ноги на б. ч. сегментов брюшка; у скрыто живущих (гл. обр. в тканях растений) ноги б. или м. редуцированные. См. *Пилильщики*, *Рогохвосты*. См. рис. 1, 2 в табл. 25.

● Расницын А. П., Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых, М., 1969.

СИДЯЧЕГЛА́ЗЫЕ (Basommatophora), отряд (или надотр.) лёгочных моллюсков. Известны с палеозоя, расцвет в кайнозое. Раковина (дл. 0,6—70 мм) удлинённая или уплощённая, реже колпачковидная. Щупальца нитевидные или уплощённые, невтяжные, при их основании — глаза. У нек-рых в дополнение к лёгкому развиваются адаптивные жабры в виде выростов мантии. Ок. 15 сем. (прудовики, катушки и др.), ок. 140 родов (в т. ч. 30 ископаемых), не менее 15 тыс. видов (в СССР — более 100). Гермафродиты. Оплодотворённые яйца откладываются в виде слизистых шнуров или лепёшек. Распространены повсеместно; живут в пресных и солоноватых водоёмах любого типа (кроме дистрофных болот и горячих источников), редко — наземные. Растительноядны, у нек-рых питание смешанное. Нек-рые виды участвуют в распространении паразитарных заболеваний (напр., малые прудовики). Важная часть пищ. рациона рыб и водоплавающих птиц.

СИЗИ́ГИУМ (*Syzygium*), род растений сем. миртовых. Наиб. известен С. ароматный, или *гвоздичное дерево*.

СИЗОВОРО́НКОВЫЕ, древесные ракши (Coraciidae), семейство ракшеобразных. Клюв как у вороновых птиц, с острым концом или широкий с крючком на конце. В окраске преобладают зеленовато-голубые тона в сочетании с рыжим или лиловатым. Характерен ток (полёт с громкими криками). 2 рода: сизоворонки и широкороты, включающие 11 видов (в СССР по 1 виду из каждого рода). Распространены на Ю. Европы, в Африке, Азии и Австралии. Сизоворонка, или ракша (*Coracias garrulus*), дл. в ср. 34 см, распространена в Европе, Сев.-Зап. Африке и Юго-Зап. Азии. В СССР сев. граница ареала проходит по линии: юг Ленинградской обл.— Татарская АССР— на восток до Алтая. Перелётная птица, зимует в Африке. Гнездится в дуплах, на юге — в норах на обрывах. В кладке 4—6 яиц. Питается преим. насекомыми; осенью плодами, в т. ч. виноградом.

СИ́ЗЫЙ ГО́ЛУБЬ (*Columba livia*), птица сем. голубиных. Крылья светло-серые с двумя поперечными тёмными полосами (у полудомашних С. г. крылья часто тёмные или рябые). Распространён в Сев. Африке, в умеренных широтах Евразии (от Британских о-вов до Японии). В СССР дикий С. г. спорадически встречается в горах Крыма, Кавказа, Казахстана и Ср. Азии; в полуодомашненном состоянии расселился значительно севернее: на востоке — до Байкала, на севере — до Мурманска и Салехарда, гнездится также в Юж. Приморье. С. г., обитающие в городах, м. б. причиной заражения людей орнитозом, в их гнёздах размножаются гамазовые клещи. Родоначальник многочисл. пород (ок. 450) домашних голубей.

СИКОМО́Р, сикомора, библейская смоковница (*Ficus sycomorus*), дерево из рода фикус. Растёт в Эфиопии и нек-рых др. странах Центр. Африки; в культуре с античных времён (ради сладких соплодий), гл. обр. в странах Сев. Африки и Аравийского п-ова. Древесина твёрдая, прочная (в Др. Египте использовалась на гробы для мумий). Иногда С. (точнее сикамором) наз. также амер. деревья — планеру водную (*Planera aquatica*) из сем. ильмовых и платан западный, а также клён ложноплатановый (явор) и нек-рые другие древесные растения.

СИЛИКОФЛАГЕЛЛА́ТЫ (Silicoflagellatophycideae), подкласс золотистых водорослей класса хризомонадовых. В ископаемом состоянии встречаются с верхнего мела, расцвет наблюдался в палеогене и неогене. Одноклеточные организмы, имеющие псевдоподии и 1 жгутик; хлоропласты многочисленные; в протопласте кремнёвый скелет в виде каркаса из полых трубочек. 2 рода с небольшим числом видов, в планктоне морей и океанов.

● Глезер З. И., Кремневые жгутиковые водоросли (силикофлагеллаты), М.—Л., 1966 (Флора споровых растений СССР, т. 7).

СИЛУРИ́ЙСКИЙ ПЕРИО́Д, силур (от лат. Silures — силуры, назв. древнего кельтского племени, населявшего Уэльс), третий период палеозоя. Следует за ордовикским, предшествует девонскому периоду. Начало по абс. исчислению 435 ± 10 млн. лет, конец — 400 ± 10 млн. лет назад, длительность ок. 35 млн. лет. В начале С. п. значит. часть суши занята морем, к концу — происходит почти повсеместное отступание моря (регрессия) и образование новых горных систем (Скандинавская, Саяны и др.). В морях появляются афросальпингоидеи (класс археоциат), тентакулиты, бластоидеи. Господствуют разл. кишечнополостные, моллюски, мшанки, плеченогие, граптолиты. Появляются первые дышащие воздухом наземные животные — скорпионы. В конце С. п. происходит вымирание эокриноидей, значительно сокращается кол-во

ряда групп кораллов, цистоидей и граптолитов. Из позвоночных продолжают существовать бесчелюстные, появляются древнейшие рыбы — акантоды. Из растений господствуют водоросли; в конце С. п. появляются риниофиты, начавшие заселение суши. См. *Геохронологическая шкала*. См. табл. 3А.

СИМА́ (*Oncorhynchus masu*), проходная рыба сем. лососёвых. Дл. до 63 см, масса до 6 кг. Единственный из тихоокеанских лососей, встречающийся только по азиатскому берегу. Обитает в Охотском и Японском морях. В СССР на нерест входит в р. Амур, реки Приморья, Камчатки, Сахалина и Курильских о-вов. Легко образует жилые пресноводные формы. Половозрелость на 3—4-м году жизни. Нерест в июле — сентябре. У самцов во время нереста тёмно-малиновые полосы по бокам. Ср. плодовитость до 3,2 тыс. икринок. Икра ярко-красная, 6—6,5 мм в диам. Молодь живёт в реке до года. Ценная промысловая рыба. См. рис. 17 в табл. 34.

СИМБИОГЕНЕ́З (от *симбиоз* и *...генез*), гипотеза о происхождении организмов путём симбиоза. Была выдвинута А. С. Фаминцыным в кон. 60-х гг. 19 в. на основании изучения структуры лишайников. Он впервые обратил внимание на эволюц. значение симбиоза и рассматривал его в качестве особого способа эволюции организмов — как средство для построения сложных организмов из неск. простых. В дальнейшем К. С. Мережковский (1905, 1909) назвал этот процесс С., что означало происхождение организмов путём комбинации или соединения двух или неск. существ, вступающих в симбиоз. Исследования хроматофоров растений, проведённые Мережковским, позволили ему предположить симбиотич. происхождение носителей пигментов в растит. клетках. Гипотеза С. была развита Б. М. Козо-Полянским (1921, 1924). Совр. исследователи считают, что некоторые клеточные структуры эукариот возникли не путём внутриклеточной дифференцировки, а в результате серии симбиозов. Так, возникновение митохондрий рассматривают как результат внедрения древней аэробной бактерии в анаэробный прокариотный организм, а развитие ресничек, жгутиков, центриолей, митотич. веретена и хромомер хромосом — как результат симбиоза со спирохетоподобной бактерией. Появление хлоропластов связывают с превращением синезелёных водорослей (пианобактерий) в эндосимбионтов первичных эукариот. Т. о., согласно этим представлениям, совр. эукариотная клетка рассматривается как симбиотич. организм. В целом проблема С. остаётся спорной.

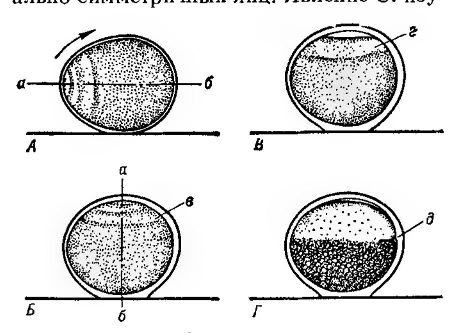
● Козо-Полянский Б. М., Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза, М., 1924; Хахина Л. Н., Проблема симбиогенеза, Л., 1979 (лит.); Маргелис Л., Роль симбиоза в эволюции клетки, пер. с англ., М., 1983.

СИМБИО́З (от греч. symbíōsis — совместная жизнь), разл. формы совместного существования разноимённых организмов, составляющих симбионтную систему. Термин «С.» предложен А. Де Бари в 1879. В симбиотич. системах один из партнёров (или оба) в определённой степени возлагают на другого (или друг на друга) задачу регуляции своих отношений с внеш. средой. Основой для возникновения С. могут быть трофические (питание одного из партнёров за счёт другого неиспользованными остатками пищи, продуктами пищеварения или его тканями), пространственные (поселение на поверхности или внутри тела другого, совместное использование норок, домиков, раковин и т. д.) и др. типы взаимоотношений. Симбионты часто характеризуются противоположными признаками: подвижные и ведущие прикреплённый образ жизни, обладающие способами и средствами защиты и лишённые их и т. п. Т. о., один из партнёров системы или оба вместе приобретают возможность выигрыша в борьбе за существование.

С. бывает факультативным, когда каждый из организмов при отсутствии партнёра может жить самостоятельно, и облигатным, когда один из организмов (или оба) оказывается в такой зависимости от другого, что самостоят. существование невозможно. По характеру отношений между партнёрами выделяют неск. типов С.: *комменсализм, паразитизм, мутуализм*. В свою очередь эти типы имеют мн. градаций и переходных состояний. О. Гертвиг (1906) сузил границы употребления этого термина, используя его лишь для обозначения взаимовыгодных для обоих партнёров отношений (мутуализм). В такой трактовке понятие «С.» было воспринято рус. учёными и прочно укоренилось в отечеств. литературе. В совр. биологии термин «С.» чаще используется в его первоначальном широком значении. См. также *Симбиогенез*.

СИ́МИАСЫ, короткохвостые носатые тонкотелы (*Simias*), род тонкотелых обезьян. Единств. вид — одноцветный С. (*S. concolor*). Дл. тела ок. 50 см. Хвост короткий (13—18 см), оголённый, с кисточкой на конце. Волосы бурые, на середине головы растут назад, по бокам — пучками, спадающими на уши. Лицо чёрное. Нос короткий, курносый. Встречается в прибрежных лесах на о-вах Ментавай и Суматра (у зап. побережья). Живут семейными группами. Растительноядны. В Красной книге МСОП.

СИММЕТРИЗА́ЦИЯ, возникновение билатеральной (двусторонней) симметрии у зародышей, развивающихся из радиально-симметричных яиц. Явление С. изучено преим. у позвоночных животных. Плоскость симметрии, разделяющая зародыш на правую и левую стороны, и одновременно дорсовентральная полярность определяются до начала дробления (осетровые рыбы, земноводные) или в конце периода дробления (акуловые рыбы, птицы, млекопитающие). У осетровых рыб и земноводных С. проявляется в образовании частично депигментированного участка эктоплазмы яйца — светлого серпа (у травяной лягушки наз. серым серпом). В области серпа позднее закладывается спинная губа бластопора и затем осевые органы (хорда, сомиты, нервная трубка); следовательно, он соответствует спинной стороне зародыша, а плоскость, проходящая через середину серпа и оба полюса яйца,— плоскости билатеральной симметрии. Серп возникает в результате смещения кортикального слоя цитоплазмы относительно остальной её массы. Положение серпа определяется местом проникновения сперматозоида (серп появляется на противоположной стороне яйца) или направлением поворота яйца под действием силы тяжести после завершения кортикальной реакции, причём плоскость поворота становится плоскостью симметрии, а сторона яйца, до поворота обращённая вверх, — спинной стороной (рис.). У птиц плоскость симметрии определяется направлением поворота яйца в матке, а у грызунов — ориентацией бластоцисты на стадии её прикрепления к стенке матки.



Возникновение билатеральной симметрии в яйце севрюги: *А* — яйцо в первые минуты после оплодотворения; *Б* — после поворота анимальным полюсом вверх; *В* — на стадии светлого серпа; *Г* — зародыш на стадии ранней гаструлы; стрелка указывает направление поворота яйца: *а—б* — анимально-вегетативная ось яйца; *в* — место, где позднее образуется светлый серп; *г* — светлый серп; *д* — спинная губа бластопора.

СИМПАТИ́ЧЕСКАЯ НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА (от греч. sympathḗs — чувствительный, восприимчивый к влиянию), часть вегетативной нервной системы позвоночных, ганглии к-рой расположены на значит. расстоянии от иннервируемых органов. С. н. с. возникает у рыб и в осн. оказывается сформированной у земноводных. С. н. с. состоит из центров, находящихся в боковых рогах грудного и поясничного сегментов спинного мозга, в пограничных стволах, объединяющих паравертебральные ганглии (расположены по бокам позвоночника), в превертебральных ганглиях, лежащих в брыжейке. Ганглии соединены нервными ветвями между собой, со спинным мозгом и с исполнит. органами. Для С. н. с. характерна мультипликация импульсов, основанная на ветвлении пре- и постганглионарных стволов и обеспечивающая интенсивное воздействие на неск. внутр. структур (генерализованное влияние). Дальнейшая эволюция С. н. с. связана с развитием способности к фрагментарным реакциям, к-рые обеспечивают гомойотермность птиц и млекопитающих. Превертебральные ганглии могут образовывать рыхлые скопления, связанные волокнами,— нервные сплетения (крупнейшее из них — солнечное). С. н. с. наиб. тесно связана с интероцепцией; в составе С. н. с. есть собств. чувствит. волокна. С. н. с. иннервирует все кровеносные сосуды и другие внутр. органы, обеспечивая рефлекторную взаимосвязь между ними. Медиаторы С. н. с.— ацетилхолин (преганглионарные волокна) и норадреналин (постганглионарные волокна, за исключением иннервирующих потовые железы). Волокна С. н. с. обладают высокой способностью к регенерации. См. табл. 52.

СИМПАТРИ́Я (от греч. sýn — вместе и patrís — родина), совместное обитание в одном геогр. районе разных видов или генетически различающихся внутривидовых групп организмов (биол. рас) с разными экологич. особенностями (сроки и места размножения, объекты питания, способы добывания пищи и т. п.). Напр., «яровые» и «озимые» расы некоторых лососёвых и осетровых рыб нерестятся в одних и тех же водоёмах, но в разные сроки, что затрудняет обмен наследственной информацией между

ними. Ср. *Аллопатрия*, см. *Видообразование*.

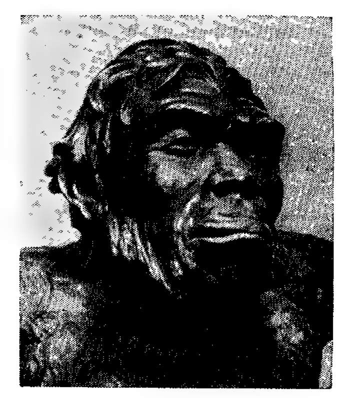
СИМПЛА́СТ (от греч. sýn — вместе и plastós — вылепленный, образованный), у животных — строение ткани, характеризующееся отсутствием границ между клетками и расположением ядер в сплошной массе цитоплазмы. Симпластич. строение характерно для поперечно-полосатых мышечных волокон, нек-рых простейших (ряд инфузорий), зародышей ряда насекомых на ранних стадиях развития. Нек-рые ткани (напр., эпителиальная выстилка кишечника у ряда моллюсков и насекомых) на разных стадиях пищеварения имеют то клеточное, то симпластич. строение. С. образуется в результате слияния клеток или размножения ядер без цитотомии. У растений С., или синцитием, наз. многоядерный протопласт организма, не имеющего клеточного строения, напр. у каулерпы; протоплазматич. содержимое слившихся клеток, напр. членистых млечников; совокупность протопластов, соединённых протоплазматич. нитями — плазмодесмами.

СИМПО́ДИЙ (от греч. sýn — вместе и pús, род. падеж podós — нога, здесь — ось), осевой орган растения (ствол, ветвь, корневище), к-рый формируется в результате деятельности неск. или мн. верхушечных меристем последоват. порядков, сменяющих друг друга по принципу «перевершинивания». Образующаяся составная ось (собственно С.) выглядит как единая. С. — стволы и ветви большинства листв. деревьев и кустарников, корневища большинства многолетних трав. С. как тип ветвления м. б. наследств. признаком (у липы, берёзы, орешника) или следствием частых повреждений морозом и вредителями (напр., у дуба), обрезки (напр., у тополя). С. наз. также и тип ветвления корневой системы. См. также *Ветвление*.

СИМФИ́ЛЫ (Symphyla), класс многоножек. Дл. до 1 см. Дыхание трахейное. Половая система у большинства С. на переднем конце тела, лишь у сем. Polyxenellidae — на заднем. Развитие с анаморфозом. Ок. 150 видов, распространены на всех континентах, кроме Антарктиды. В СССР фауна С. почти не изучена. Влаголюбивы. Обитают в почве, лесной подстилке и т. п. Питаются гниющими растит. остатками. Широко распространённая *Scolopendrella immaculata* и нек-рые другие С. могут повреждать корешки всходов. См. рис. 1 при ст. *Многоножки*.

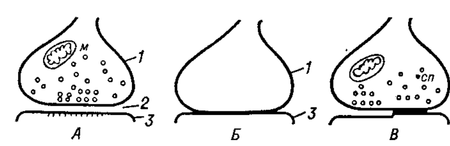
СИНАНТРО́ПНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ (от греч. sýn — вместе и ánthrōpos — человек), растения и животные, образ жизни к-рых связан с человеком, его жильём, созданным или видоизменённым им ландшафтом. Среди синантропных животных выделяются облигатные, или обязательные, С. о. (напр., домовая мышь, крысы, клопы, тараканы), к-рые тесно связаны с человеком и за пределами его поселений обычно не встречаются, и факультативные, или возможные, С. о. (напр., обыкновенная полёвка в лесной зоне, нек-рые мелкие хищники, воробьиные и куриные птицы), к-рые слабее связаны с человеком, живут в посевах, посадках. О синантропных растениях см. *Сорные растения*.

СИНА́НТРОПЫ (от позднелат. Sina — Китай и греч. ántrōpos — человек), ископаемые люди, представители архантропов. Известны по многочисленным костным остаткам (черепа, фрагменты нижних челюстей, зубы и кости конечностей) из среднего плейстоцена. Впервые найдены в 1927—37 в Китае (отсюда назв.). Абсолютный возраст — ок. 400 тыс. лет. По морфологическим особенностям С. близки к питекантропам, но несколько превосходят их по объёму мозга (ок. 1000 см³), имеют более высокий лоб и свод черепа. Вместе с остатками С. обнаружены примитивные каменные орудия раннего палеолита, а также следы употребления огня в виде мощных слоёв золы и обожжённых костей животных.



Синантроп
(реконструкция М. М. Герасимова).

СИ́НАПСЫ (от греч. sýnapsis — соединение, связь), специализир. функциональные контакты между возбудимыми клетками (нервными, мышечными, секреторными), служащие для передачи и преобразования нервных импульсов. Термин «С.» ввёл Ч. Шеррингтон в 1897. Синаптич. связи — гл. механизм межнейронного взаимодействия — обеспечивают все осн. проявления деятельности нервной системы, составляя один из наиб. существ. структурно-функциональных элементов мозга. В С. различают пресинаптическую часть (обычно окончание пресинаптич. аксона), синаптическую щель (пространство, разделяющее мембраны контактирующих клеток) и постсинаптическую часть (участок клетки, к к-рому подходит пресинаптич. окончание). Межнейронные С., образованные преим. окончаниями аксонов одних нейронов и телом, дендритами или аксонами других, соответственно наз. аксо-соматические, аксо-дендритные (наиб. распространены) и аксо-аксонные; выделяют также дендро-дендритные, дендро-соматические и сомато-соматические С. Большинство нейронов образует тысячи синаптич. контактов, причём только один пресинаптич. аксон может устанавливать десятки контактов с индивидуальным постсинаптич. нейроном. По функц. значению С. м. б. возбуждающими и тормозными в соответствии с тем, активируют они или подавляют деятельность соответств. клетки. Передача сигналов через С. может осуществляться с помощью химич. или электрич. механизма. Смешанные С. сочетают химические и электрические механизмы передачи.



Схематическое изображение синапсов с химическими (*А*), электрическими (*Б*) и смешанными (*В*) механизмами передачи: *сп* — синаптические пузырьки; *м* — митохондрии; *1* — пресинаптическая и *3* — постсинаптическая мембраны; *2* — синаптическая щель.

С. с химич. и электрич. механизмами передачи характеризуются специфич. структурными особенностями. В более распространённых химич. С. пресинаптич. окончание содержит синаптич. пузырьки, в к-рых находится медиатор; ширина синаптич. щели составляет обычно 15—20 нм. Нервный импульс, приходящий в пресинаптич. окончание, вызывает деполяризацию пресинаптич. мембраны, что увеличивает проницаемость её к ионам кальция. Вхождение ионов кальция внутрь пресинаптич. окончания вызывает освобождение медиатора (путём процесса экзоцитоза синаптич. пузырьков). Медиатор диффундирует через синаптич. щель и воздействует на рецепторы постсинаптич. мембраны, вызывая генерацию постсинаптич. потенциала. Время от момента появления нервного импульса в пресинаптич. окончании до возникновения постсинаптич. потенциала наз. синаптической задержкой. Скорость проведения импульса в С. меньше, чем в нервном волокне, и составляет 0,3—1 мс. В С. с электрич. механизмом импульс, генерируемый в активированной пресинаптич. мембране, электротонически распространяется на постсинаптич. мембрану, благодаря сужению синаптич. щели и наличию особых каналов, пронизывающих обе мембраны и обеспечивающих прохождение ионов из одной контактирующей клетки в другую. Чисто электрич. С. чаще образуются между дендритами однотипных близко расположенных нейронов, химич. и смешанные — между аксонами и дендритами или телами последовательно соединённых нейронов. В процессе эволюции нервной системы число электрич. С., характерных в осн. для членистоногих, кольчатых червей, моллюсков, рыб, уменьшается.

● Экклс Д., Физиология синапсов, пер. с англ., М., 1966; Учизоно К., Возбуждение и торможение. Морфология синапсов, пер. с англ., К., 1980.

СИНАПТОЗА́ВРЫ (Synaptosauria, или Euryapsida), подкласс вымерших мор. пресмыкающихся. Известны с перми до позднего мела всех материков (кроме Антарктиды). В СССР многочисл. находки С. в Поволжье. Дл. от 20—30 см до 15 м. Экологически и морфологически С. разнообразны. У большинства череп удлинённый, глазницы расположены почти посредине, теменное отверстие обычно сохраняется; конечности ластовидные, характерно одно височное окно. Ихтио- и малакофаги. 2 отр. — завроптеригии и плакодонты.

СИНГА́МЫ (*Syngamus*), род нематод отр. стронгилид. Самец (дл. до 6 мм) находится в постоянно спаренном состоянии с более крупной (дл. до 20 мм) самкой. 10 (в СССР — 9) видов. Взрослые черви — паразиты дыхат. органов птиц, питаются кровью. Жизненный цикл без промежуточного хозяина, иногда с резервуарными хозяевами (дождевые черви, моллюски, насекомые). *S. trachea* — опасный паразит куриных, вызывающий заболевание (сингамоз), к-рое иногда приводит к гибели птиц.

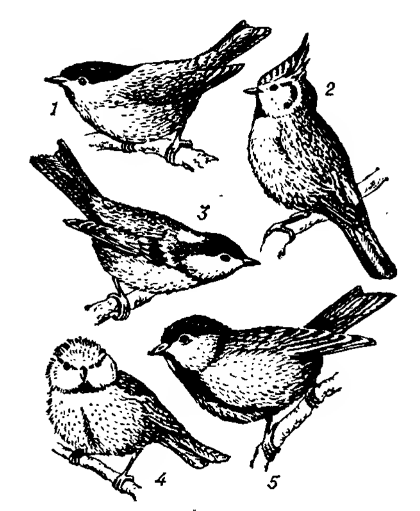
СИНЕГОЛО́ВНИК (*Eryngium*), род растений сем. зонтичных. Многолетние, ре-

же дву- или однолетние травы, часто с кожистыми и колючезубчатыми листьями. Цветки мелкие, в головчатых, б. ч. сине-голубых соцветиях, окружённых нередко колючими листочками обёртки. Плоды покрыты чешуйками. Ок. 230 видов, в тропич., субтропич. и умеренных поясах (гл. обр. в Мексике и Юж. Америке); в СССР — 12 видов, преим. в юж. р-нах, в т. ч. С. плосколистный (*E. planum*), растущий по степям, степным склонам, сухим лугам, пескам (трава его содержит сапонины и эфирное масло, применяется в медицине), и С. полевой (*E. campestre*) — стержнекорневой сорняк, колючее, сильно ветвистое растение, образующее перекати-поле. Мн. виды С. разводят как декоративные в открытом грунте и в оранжереях. С. Ванатура (*E. wanaturii*), эндемик Армении,— в Красной книге СССР.

СИНЕЗЕЛЁНЫЕ ВО́ДОРОСЛИ, ц и а н е и (Cyanophyta, или Cyanomycota), отдел водорослей. По строению клеток, включая организацию ядерного аппарата, их составу и генетич. свойствам относятся к прокариотам. На этом основании их относят к бактериям и наз. цианобактериями. Полагают также, что царство (надцарство) прокариот имеет 2 ветви Bacteria и Cyanophyta. Основанием служит наличие у Cyanophyta типичных водорослевых пигментов и более сложная по сравнению с бактериями структура. Одновременно Cyanophyta включаются в ботан. классификацию, к-рая является филогенетической. Фотосинтезирующие организмы, содержат хлорофилл *a*, каротиноиды и особые пигменты фикобилипротеиды, к-рые обнаружены ещё только у красных водорослей и криптомонад. Окраска сине-зелёная и розоватая. Одноклеточные и многоклеточные (нитчатые), микроскопические, но часто образуют крупные скопления в виде корок и кустиков выс. до 20 см (в тропич. морях). Размножение делением (у одноклеточных), спорами, акинетами и фрагментами нитей (гормогониями). Различают 3 класса: хроококковые водоросли, хамесифоновые водоросли, гормогониевые водоросли. Ок. 150 родов, 2000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 120 родов, 1000 видов. Растут в самых разнообразных условиях в воде и на суше. У мн. видов обнаружена способность к азотфиксации. С. в. входят в состав планктона и бентоса пресных вод и морей, живут на поверхности почвы, в горячих источниках с темп-рой воды до 80° С, ряд видов обитает в известковом субстрате. С. в. пионеры жизни в крайних условиях существования (в горах, в Арктике и Антарктике). Часто вступают в симбиотич. отношения с др. организмами: одноклеточными водорослями, утратившими хлоропласты, простейшими, грибами (лишайники), моховидными, папоротниковидными, саговниковыми, покрытосеменными. Выполняют роль азотфиксаторов и используются как удобрения (напр., на рисовых полях). Нередко вызывают «цветение» воды в водохранилищах. Нек-рые используются в пищу (носток, спирулина). Предпринимаются попытки массового культивирования С. в. для получения кормового и пищ. белка (спирулина). В ископаемом состоянии известны с докембрия (возраст нек-рых ископаемых С. в.— св. 3 млрд. лет). Иногда выделяют в подцарство Cyanobionta. См. также *Цианобактерии.*

● Е л е н к и н А. А., Синезелёные водоросли СССР. Общая часть, М.—Л., 1936; е г о ж е, Синезелёные водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть, в. 1—2, М.—Л., 1938—49; Г р о м о в Б. В., Ультраструктура синезеленых водорослей, Л., 1976; Г у с е в М. В., Н и к и т и н а К. А., Цианобактерии, М., 1979.

СИНИ́ЦЕВЫЕ (Paridae), семейство певчих воробьиных. Дл. 7,6—20 см. Клюв конический, иногда очень острый. Ноздри прикрыты щетинками. Оперение рыхлое. 2 подсем.: синицы (3 рода с 48 видами) и ремезы (4 рода с 10 видами), к-рых иногда выделяют в самостоят. семейство. Распространены широко, кроме Юж. Америки, Мадагаскара и Австралии с прилежащими островами. Преим. лесные птицы, ремезы иногда гнездятся в тростниках. В кладке от 4 до 14 яиц. Питаются насекомыми (в т. ч. наносящими ущерб) и семенами.



Синицы: *1* — гаичка (*Parus palustris*); *2* — хохлатая синица; *3* — московка (*P. ater*); *4* — лазоревка (*P. caeruleus*); *5* — большая синица (*P. major*).

В роде синиц (*Parus*) 45 видов, распространены в Сев. Америке, Евразии и Африке; в СССР 14 видов: большая синица, 6 видов гаичек, лазоревка, московка, князьки (*P. cyanus* и *P. flavipectus*), хохлатая синица, или гренадерка (*P. cristatus*), и др. Гнёзда в дуплах, дуплянках и подобных закрытых местах. Вне гнездового времени кочуют; на С. ареала нек-рые зимуют даже в суровые зимы, особенно те, к-рые делают осенью запасы семян, пряча их в трещины коры и др. места.

СИНКА́РИОН (от греч. sýn — вместе и káryon — ядро), ядро дробления или ядро зиготы, образующееся в результате слияния муж. и жен. пронуклеусов. Оболочки пронуклеусов в месте их контакта разрушаются, и их содержимое объединяется под общей ядерной оболочкой. Образование С. описано у морских ежей и нек-рых червей. У большинства животных С. не образуется. С. наз. также пару ядер, образующуюся у мн. грибов вследствие выпадения процесса слияния ядер и последующего их деления.

СИНКА́РПНЫЕ ПЛОДЫ́ (от греч. sýn— вместе и karpós — плод), двух- или многогнёздные ценокарпные плоды с центрально-угловой плацентацией. См. *Плод.*

СИНОЙКИ́Я (от греч. synoikía — совместная жизнь, жилище), к в а р т и р а н т с т в о, разновидность комменсализма, при к-рой комменсал обитает в жилище животного-хозяина: норах, гнёздах и т. п. Квартиранты обычно питаются остатками пищи хозяина, как это делают, напр., кольчатые черви *Nereis*, поселяющиеся в раковинах, занятых раками-отшельниками. С С. тесно связан *инквилинизм.* См. также *Комменсализм.*

СИНУ́ЗИЯ (от греч. synusía — совместное пребывание, сообщество), структурная часть фитоценоза, отграниченная в пространстве (каждая С. охватывает все или часть растений, образующих к.-л. ярус растит. сообщества) или во времени (объединяют фенологически близкие группы растений). С. отличаются одна от другой в морфологич., флористич., экологич. и фитоценотич. отношениях. Пример С.: в сосновом лесу — С. сосны, С. брусники, С. зелёных мхов и т. д.

СИНУ́РА (*Synura*), род хризомонадовых водорослей. Образуют шаровидные колонии. Поверхность клеток покрыта кремнёвыми чешуйками, структура к-рых видоспецифична. Размножаются продольным делением. Молодые колонии образуются при распаде старых. Ок. 10 видов, в пресных водоёмах. Вызывают «цветение» воды с появлением неприятного запаха, служат индикаторами загрязнения.

СИ́НУС (лат. sinus — изгиб, выпуклость, складка), в а н а т о м и и — пазуха, углубление, впадина, выпячивание, расширение, длинный замкнутый канал (напр., венозный С., каротидный С.).

СИ́НУСНАЯ ЖЕЛЕЗА́ (glandula sinuales), нейрогемальный орган глазного стебелька (или головы) у ракообразных (лучше развит у десятиногих); служит местом накопления и выделения гормонов. Представляет собой комплекс терминалий аксонов нейросекреторных клеток, тела к-рых образуют неск. групп («Х-органов») в зрительных долях и др. участках головного мозга; расположен ок. первого зрительного ганглия мозга в непосредств. близости от кровеносного синуса (отсюда назв.). Из глазного стебелька выделены многочисл. гормоны: 3 хроматофоротропных, влияющих на пигмент сетчатки, гормон, тормозящий линьку, гипергликемический, нейродепрессорный, к-рый подавляет спонтанную электрич. активность мотонейронов абдоминального ганглия. Гормон, концентрирующий красный пигмент, и гормон, управляющий движением дистального пигмента ретинальных клеток, идентифицированы и синтезированы.

СИНХИ́ТРИУМ (*Synchytrium*), род грибов класса хитридиомицетов. Внутриклеточные паразиты высших растений. Зооспоры С., проникая в клетку растения-хозяина, способствуют усиленному притоку к ней пластич. веществ и более активному делению, что приводит к гипертрофии и гиперплазии поражённых органов (листья, черешки, клубни) и образованию раковых опухолей. Ок. 150 космополитич. видов. *S. endobioticum* — возбудитель рака картофеля. Нек-рые виды поражают многие растения, напр. С. крупноспоровый (*S. macrosporum*) — до 770 видов.

СИНЦИ́ТИЙ (от греч. sýn — вместе и ...*цит*), строение ткани у животных, при к-ром клеточные границы не полностью отделяют клетки друг от друга, и обособленные участки цитоплазмы с ядрами связаны между собой цитоплазматич. перемычками. Синцитиальное строение характерно для зародышевой соединит. ткани — мезенхимы, костной ткани и др. У растений С. то же, что *симпласт.*

СИНЭКОЛО́ГИЯ (от греч. sýn — вместе и *экология*), раздел экологии, изучаю-

щий сообщества организмов (биоценозы, экосистемы). Ср. *Аутэкология*.

СИНЮХА (*Polemonium*), род травянистых растений сем. синюховых. Ок. 50 видов, в холодном и умеренном поясах Евразии, в Сев. и реже в Юж. Америке. В СССР 10—15 видов, преим. в Арктике и альпийском поясе гор. В Европ. части и в Сибири, в лесах, на сырых лугах, на лесных полянах, среди кустарников и по берегам рек встречается многолетняя С. голубая (*P. caeruleum*). Все её части, но гл. обр. корни и корневища, содержат до 30% сапонинов; лекарств., декор. (как и др. виды) растение.

СИНЮХОВЫЕ, порядок (Polemoniales) и семейство (Polemoniaceae) двудольных растений. Порядок С. близок к порядку горечавковых. Травы или реже деревья с листьями без прилистников. Цветки преим. обоеполые; венчик сростнолепестный, чашелистики от почти свободных до б. или м. сросшихся. Завязь верхняя, редко полунижняя. Плоды — разл. типа коробочки, костянковидные и др. В семействе С. 15—18 родов (св. 300 видов), гл. обр. в Сев. Америке, немногие в Юж. Америке и во внетропич. Евразии. В СССР 2 рода — синюха и флокс. Одно- и многолетние травы, реже полукустарники, иногда лианы, кустарники или небольшие деревья. Среди них лекарств. (синюха) и декор. (флокс, кобея — *Cobaea*, синюха, колломия — *Collomia*, гилия — *Gilia*) растения. К порядку С. относятся также семейства: бурачниковые, вьюнковые, повиликовые (Cuscutaceae), водолистниковые (Hydrophyllaceae),леннооные (Lennoaceae).

СИНЯК (*Echium*), род растений сем. бурачниковых. Жестковолосистые травы, реже кустарники. 40—50 видов, в Европе, Зап. Азии и Африке. В СССР — 5 видов. В степях, в ниж. и ср. горном поясах Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии встречается С. русский, или румянка (*E. russicum*), с тёмно-красным венчиком. Его корни содержат красящее вещество. В Европ. части, на Кавказе, в Зап. Сибири и в Ср. Азии произрастает С. обыкновенный (*E. vulgare*), засоряющий посевы. Хороший медонос (иногда культивируется). Все части растения ядовиты — содержат алкалоиды. Нек-рые виды С. разводят как декоративные.

СИНЯК (*Gyroporus cyanescens*), гриб сем. болетовых. Шляпка диам. 13—15 см, сухая, выпуклая, пушистая, беловатая или буровато-желтоватая, при прикосновении синеет. Гименофор трубчатый, белый, желтоватый, с мелкими, округлыми порами. Мякоть белая, толстая, на изломе синеющая (отсюда назв.). Ножка дл. 5—10 см, к основанию утолщённая, цвета шляпки. Распространён в Евразии, Сев. Америке; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, Д. Востоке. Встречается редко в лиственных и хвойных лесах (осенью). Съедобен.

СИНЯЯ ПТИЦА (*Myophonus caeruleus*), птица сем. дроздовых. Дл. в ср. 33 см. Оперение чёрно-синее, кончики перьев блестящие. Клюв жёлтый. Распространена в горах Юж. Азии; в СССР — на Тянь-Шане и Памиро-Алае на выс. от 1000 до 3500 м; зимой откочёвывает ниже. Селится отд. парами по берегам горных потоков. В кладке 4—5 яиц. Массивные гнёзда из мха и травы строит на скалах у воды, иногда за водопадом. Пение — звучный флейтовый свист.

СИПУНКУЛИДЫ (Sipunculida), тип беспозвоночных животных. Вероятно, одна из реликтовых групп первичных нерасчленённых целомич. животных. Дл. от 1 до 50 см. Тело червеобразное, несегментированное. Передняя часть со ртом и венчиком коротких щупалец может вворачиваться вовнутрь. Анус позади рта на спинной стороне. Кишечник извилистый, образует большую петлю. Органы выделения — нефромиксии (1—3). Кровеносная система слабо развита. Нервная система состоит из надглоточного «мозга» и брюшного ствола. Раздельнополые. Развитие иногда прямое, но чаще с метаморфозом (из яйца выходит личинка трохофора, к-рая у одних видов превращается в червя, у других — в личинку пелагосферу). Один класс — Sipunculida. Ок. 320 видов. Мор. донные животные. Обитают в грунте (к-рый поедают), часто в норках или пустых трубках и раковинах др. животных; в СССР — в Баренцевом и дальневост. морях.

СИПУХОВЫЕ (Tytonidae), семейство совообразных. Лицевой диск сердцевидный, глаза относительно небольшие, череп вытянут в длину, ноги длинные (гл. обр. за счёт цевок), коготь среднего пальца зазубрен. 2 рода: собственно сипухи (*Tyto*), 8 видов, в тропич., субтропич. и отчасти умеренных поясах, и серые сипухи (*Phodilus*), 2 вида, в Юж. Азии и Центр. Африке. Сипуха (*T. alba*), с 34 подвидами, распространена гл. обр. в тропиках и субтропиках, в СССР — на З. и Ю. Европ части. Оперение рыжеватое. Пальцы неоперённые. Дл. 33—43 см. Почти везде оседла; гнездится вблизи жилья человека (в постройках, дуплах). В кладке 3—7 (до 11) яиц. Питается мелкими грызунами, птицами (особенно воробьями), земноводными, насекомыми. Встречающаяся на Мадагаскаре *Tyto soumagnei* — в Красной книге МСОП. См. рис. 1 при ст. *Совообразные*.

СИПЫ (*Gyps*), род грифов. 4 вида, на Ю. Европы, в Африке и Азии. В СССР — 2 вида. Белоголовый С. (*G. fulvus*) встречается в Крыму, на Кавказе и в низкогорных частях Ср. Азии. Кумай, или снежный гриф (*G. himalayensis*),— на Тянь-Шане и Памире; в Красной книге СССР. Африканский ягнятник (*G. coprotheres*) — в Красной книге МСОП.

Белоголовый сип.

СИРЕНОВЫЕ (Sirenidae), семейство хвостатых земноводных [по др. системе, подотряд (Sirenoidea, или Meantes) отр. трахистомовых (Trachystomata)]. Дл. от 15 до 90 см. Тело длинное, вальковатое, с веслообразным хвостом. Есть только передние недоразвитые конечности с 4 или 3 пальцами. Дышат жабрами (в течение всей жизни сохраняются три или одна пара перистых наружных жабр) и хорошо развитыми лёгкими. Глаза без век. 2 рода, 3 вида, в юго-вост. части Сев. Америки. Наиб. широко распространены большой сирен (*Siren lacertina*), дл. до 70 см, и полосатый сирен (*Pseudobranchus striatus*), дл. 15—20 см. Постоянно живут в озёрах, болотах, заросших водоёмах. Для С. характерны угревидные движения, они могут вбуравливаться в ил или во влажный грунт. Питаются мелкими рыбами, земноводными и беспозвоночными. С. свойственна неотения. См. рис. 3 в табл. 41.

СИРЕНЫ (Sirenia), отряд млекопитающих. Известны с эоцена. Произошли, вероятно, в палеоцене от примитивных хоботных. Тело веретенообразное, с горизонтальным хвостовым плавником. Передние конечности в виде ластов, подвижных в плечевом и локтевом суставах; задние отсутствуют. Ноздри замыкающиеся, ушных раковин и волосяного покрова нет. Зубная система редуцирована, как правило, есть только коренные зубы. У нек-рых зубы отсутствуют. В желудке 2 отдела. Сосков 1 пара. 5 семейств, в т. ч. 2 совр.— ламантиновые и дюгоневые; 5 видов. Распространены в прибрежных водах тропич. части Мирового ок. Населяют богатые водной растительностью мор. мелководья, устья рек, иногда и реки. Растительноядные. Рождают 1 детёныша. Объект локального промысла (мясо). Один вид (морская корова) уничтожен в 18 в., численность остальных видов сокращается, все — в Красной книге МСОП.

СИРЕНЬ (*Syringa*), род растений сем. маслиновых. Листопадные (реже вечнозелёные) кустарники или небольшие деревья, обычно с цельными листьями. Цветки с трубчатым венчиком, душистые, в метельчатых соцветиях. Плод — коробочка, семена слабокрылатые, распространяются ветром. Ок. 30 видов, в Евразии. В СССР — 5 видов: С. персидская (*S. persica*) — в Талыше, С. Вольфа (*S. wolfii*), С. сетчатая (*S. reticulata*), С. амурская (*S. amurensis*) — на Д. Востоке, С. венгерская (*S. josikaea*) — в Карпатах (редкий реликтовый вид, в Красной книге СССР). Мн. виды С. разводят как декоративные, особенно широко — С. обыкновенную (*S. vulgaris*).

СИСАЛЬ, сизаль (по назв. мекс. порта Сисаль, Sisal, на п-ове Юкатан), волокна из листьев агавы сизалевой (*Agave sisalana*); иногда С. наз. само растение. Из листьев близкого вида *A. fourcroides* добывают т. н. мексиканский, или юкатанский, С. (хенекен). Вытесняется синтетич. волокном.

СИСТЕМА ОРГАНИЗМОВ. Мир живых существ насчитывает не менее 2 млн. видов. Всё это многообразие организмов изучает систематика. Совр. систематика стремится к созданию эволюционной, или филогенетической, С. о., разрабатываемой на всех таксономич. уровнях, от видового и подвидового до высших таксонов — классов, отделов (типов) и царств. До сер. 20 в. органич. мир обычно делили только на два царства — растений и животных. Хотя ещё в 19 в. все одноклеточные или даже все низшие организмы (простейшие, водоросли и низшие грибы) считали возможным выделить в самостоят. царство, а нек-рые микологи предлагали выделить в отд. царство грибы, только с развитием электронной микроскопии и мол. биологии в сер. 20 в. началась фундаментальная перестройка всей системы высших так-

сонов. Принципиально важным было установление факта резкого отличия бактерий, цианобактерий (синезелёных водорослей) и недавно открытых архебактерий от всех остальных живых существ. У них нет истинного ядра, а генетич. материал в виде кольцевой цепи лежит свободно в т. н. нуклеоплазме и не образует настоящих хромосом. Они отличаются также отсутствием митотического веретена (деление немитотическое), микротрубочек и др. существ. особенностями, в т. ч. в строении жгутиков. Эти организмы наз. прокариотами, или доядерными. Все остальные организмы (одно- и многоклеточные) имеют настоящее ядро, окружённое мембраной, генетич. материал ядра заключён в хромосомах, содержащих ДНК, РНК и белки, обычно имеются разл. формы митоза, а также упорядоченно расположенные микротрубочки, митохондрии и пластиды. Такие организмы наз. эукариотами (эвкариотами), или ядерными. Прокариоты и эукариоты образуют два разных надцарства органич. мира. Надцарство прокариот состоит из двух царств — бактерий (включая цианобактерий) и архебактерий. Сложнее обстоит дело с гораздо более разнообразным надцарством эукариот. Оно состоит из трёх царств — животных, грибов и растений. Царство животных включает в себя подцарства простейших и многоклеточных животных. Объём подцарства простейших вызывает большие разногласия и мн. зоологи включают в него также часть ядросодержащих водорослей и низшие грибы. След. царство эукариот — грибы. Большинство микологов включает низшие грибы в царство грибов, но в нек-рых совр. С. о. они отнесены к отд. царству протистов. Наконец, к эукариотам относят царство растений. В это царство включают все высшие растения, а также ядросодержащие водоросли. Однако водоросли представляют очень гетерогенную группу. Нек-рые совр. авторы относят все ядросодержащие водоросли к протистам и в царство растений включают только моховидные (мхи и печёночники) и сосудистые растения. Нек-рые совр. авторы принимают ещё и четвёртое царство, наз. протистами (Protista) или протоктистами (Protoctista). В царство протистов, согласно Р. Уиттекеру (1969), входят простейшие, эвгленовые, золотистые водоросли, пирофитовые водоросли, а также гифохитриомицеты (Hyphochytridiomycetes) и плазмодиофоровые (Plasmodiophorea), относимые обычно к грибам. Л. Маргелис (1981) включает в это царство (наз. ею протоктистами) простейших, все ядросодержащие водоросли (в т. ч. зелёные, харовые, бурые и красные) и все низшие грибы (хитридиомицеты и оомицеты), характеризующиеся жгутиками (ундулоподиями), состоящими из микротрубочек, расположенных по схеме 9 + 2. Согласно классификации простейших, предложенной в 1980 Международным комитетом по систематике и эволюции простейших, к этому очень широко понимаемому протозоологами подцарству отнесено и большинство низших грибов. Однако протисты (или протоктисты) представляют собой чрезвычайно разнородную группу и не вполне ясно, какие именно группы низших организмов следует включить в это царство. Нек-рые авторы пытаются найти выход из этого положения путём увеличения числа царств (до 13), но это очень усложняет и затрудняет классификацию, а также недостаточно обосновано.

Т. о., границы между тремя царствами эукариот служат предметом разногласий и лишь будущие исследования могут внести ясность в этот дискуссионный вопрос.

Общепринятая С. о. пока не создана, поэтому число выделяемых царств, подцарств и типов (отделов) у разных авторов неодинаково. Примерами современной С. о. могут служить системы А. Л. Тахтаджяна (1973), Л. Маргелис и др. авторов. На основе данных, приведённых в этих работах, С. о. представляется в след. виде:

А. Надцарство Доядерные организмы, или Прокариоты (Procaryota)

I. Царство Бактерии (Bacteriobiota, Bacteria)
  1. Подцарство Бактерии (Bacteriobionta)
II. Царство Архебактерии (Archaebacteria, Archaebacteriobiota)

Б. Надцарство Ядерные организмы, или Эукариоты (Eucaryota)

I. Царство Животные (Animalia, Zoobiota)
  1. Подцарство Простейшие (Protozoa, Protozoobionta)
  2. Подцарство Многоклеточные (Metazoa, Metazoobionta)
II. Царство Грибы (Fungi, Mycobiota, Mycetalia, или Mycota)
III. Царство Растения (Vegetabilia, Phytobiota, или Plantae)
  1. Подцарство Багрянки (Rhodobionta)
  2. Подцарство Настоящие водоросли (Phycobionta)
  3. Подцарство Высшие растения (Embryobionta)

● Козо-Полянский Б. М., К модернизации системы растительного мира, «Тр. Воронежского Гос. ун-та», 1948, т. 15; Иванов А. В., Происхождение многоклеточных животных, Л., 1968; Тахтаджян А. Л., Четыре царства органического мира, «Природа», 1973, № 2; Строение ДНК и положение организмов в системе. Сб. статей, М., 1972; Маргелис Л., Роль симбиоза в эволюции клетки, пер. с англ., М., 1983; Справочник по систематике ископаемых организмов, М., 1984; Whittaker R. H., New concepts of the kingdoms of organisms, «Science», 1969, v. 163, № 3863; Dodson E. O., The kingdoms of organisms, «Sistematic Zoology», 1971, v. 20, № 3; Leedale G. F., How many are the kingdoms of organisms, «Taxon», 1974, v. 23, № 2—3; Margulis L., The classification and evolution of prokaryotes and eukaryotes, в кн.: Handbook of genetics, v. 1, N. Y.—L., 1974; Jeffrey C., Kingdoms, codes and classification, «Kew Bulletin», 1982, v. 37, № 3; Cavalier-Smith T., A 6-kingdom classification and unified phylogeny, в кн.: Endocytobiol., v. 2, B.— N. Y., 1983.

СИСТЕМА́ТИКА (от греч. systēmatikós— упорядоченный, относящийся к системе), раздел биологии, задачей к-рого является описание и обозначение всех существующих и вымерших организмов, а также их классификация по таксонам (группировкам) разл. ранга. Опираясь на данные всех разделов биологии, особенно на эволюц. учение, С. служит базой для мн. биол. наук. Особое значение С. заключается в создании возможности ориентирования во множестве существующих видов организмов. С. осн. групп органич. мира — прокариот и эукариот — имеют одни и те же основы и задачи и много общего в методах исследования. Вместе с тем разл. разделам С. свойствен ряд особенностей, связанных со спецификой разных групп организмов. С. часто разделяют на *таксономию*, понимая под ней теорию *классификации* организмов, и собственно С. в указанном выше широком смысле. Иногда термин «таксономия» используют как синоним С.

С. использует для классификации не только отд., частные (морфологич., физиол., биохимич., экологические и др.) признаки, характеризующие организмы, но и всю их совокупность. Чем полнее учитываются разл. особенности организмов, тем в большей мере выявляемое С. сходство отражает родство (общность происхождения) организмов, объединяемых в тот или иной таксон. Напр., несмотря на поверхностное сходство летучей мыши с птицей (как летающих теплокровных позвоночных), летучая мышь— млекопитающее, т. е. относится к др. классу. Если же сравнивать птиц и млекопитающих с другими, более отдалёнными организмами, напр., из др. типов, важно уже не различие, а общность плана их строения как позвоночных. Кактусы и молочаи, напр., сходны, хотя относятся к разным семействам; однако и те и другие объединяются в класс двудольных растений.

Попытки классификации организмов известны с древности (Аристотель, Теофраст и др.), однако основы С. как науки заложены в работах Дж. Рея (1686—1704) и особенно К. Линнея (1735 и позже). Первые науч. системы растений и животных были искусственными, т. е. объединяли организмы в группы по сходным внеш. признакам и не придавали значения их родств. связям. Учение Ч. Дарвина (1859 и позднее) придало уже сложившейся С. эволюц. содержание. В дальнейшем главным направлением в её развитии стало эволюционное, стремящееся наиб. точно и полно отразить в естественной (или филогенетической) системе генеалогические отношения, существующие в природе.

Кроме эволюционного в совр. С. существуют кладистическое (филогенетическое) и численное (фенетическое) направления. Кладистич. С. определяет ранг таксонов в зависимости от последовательности обособления отд. ветвей (кладонов) на филогенетич. древе, не придавая значения диапазону эволюц. изменений в какой-либо группе. Так, млекопитающие у кладистов — не самостоят. класс, а таксон, соподчинённый пресмыкающимся. Численная, или нумерическая, С. прибегает к математич. обработке данных по множеству произвольно выделенных признаков организмов, придавая каждому одинаковое значение. Классификация строится на основании степени различий между отд. организмами, определяемой таким методом. Основным, наиб. распространённым методом С. остаётся сравнительно-морфологический. Вместе с тем в С. используют новые методы, напр. электронной микроскопии; изучение тонкого строения хромосом привело к развитию *кариосистематики*. С сер. 20 в. в С. используют биохимич. данные (*хемосистематика*, или хемотаксономия). Сравнит. изучение аминокислотной последовательности в важнейших белках у разных групп организмов, нуклеотидного состава ДНК и РНК (геносистематика) и др. позволяют дополнять систематич. характеристику и выяснять взаимоотношения групп. Важное значение для С. животных имеют разл. поведенческие (этологические) особенности, к-рые иногда гораздо лучше характеризуют видовые признаки, чем отд. детали строения. Применение совр. методов, а также широкое изучение популяционной структуры вида вывели С. на новый этап её развития.

Всестороннее изучение любого объекта требует, прежде всего, знания положения этого объекта относительно других, а также филогенетич. отношений с ними.

Представление о систематич. отношениях видов обязательно также в генетич. и биохимич. исследованиях. Важна С. в экологии и биогеографии, где в поле зрения исследователя обычно находится сразу много видов. Стратиграфия и геохронология основаны прежде всего на С. ископаемых животных и растений. Огромное значение имеет С. в организации охраны живой природы.

● Тахтаджян А. Л., О состоянии и перспективах развития систематики в СССР, «Успехи совр. биологии», 1972, т. 73, в. 2; Молекулярные основы геносистематики, М., 1980; Майр Э., Принципы зоологической систематики, пер. с англ., М., 1971; Hennig W., Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, B., 1950; Wiley E. O., Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics, N. Y., 1981; Jeffrey C., An introduction to plant taxonomy, 2 ed., Camb., 1982; Numerical taxonomy, B., 1983; Ax P., Das phylogenetische System, Stuttgart, 1984.

СИ́СТОЛА (от греч. systolē — сжимание, сокращение), сжимание полостей сердца, вызываемое сокращением мышц предсердий или желудочков, во время к-рого объём оказавшейся в них крови уменьшается. Последоват. С. и *диастола* составляют сердечный цикл. У человека при ритме 75 сокращений в 1 мин С. предсердий длится 0,1 с, С. желудочков — 0,3 с. При С. предсердий кровь поступает из них в желудочки, при С. желудочков нагнетается в артериальную систему. За одну С. сердце человека выбрасывает 60—70 мл крови (систолический, или ударный, объём), за сутки, сократившись более 100 000 раз, — 7200 л.

СИ́ТНИК (*Juncus*), род многолетних, реже однолетних трав сем. ситниковых. Листья с незамкнутыми влагалищами, иногда редуцированы до влагалищ. Цветки буроватые или зеленоватые, в цимозных соцветиях. Плод — коробочка с многочисл. семенами. Цветут обычно менее суток. Размножение гл. обр. семенами и ползучими корневищами. Св. 250 видов, в умеренном и холодном поясах обоих полушарий, в высокогорьях тропиков и субтропиков. В СССР — ок. 70 видов. Наиб. известны однолетний С. жабий (*J. bufonius*) и многолетние С. сжатый (*J. compressus*) и С. членистый (*J. articulatus*). Из стеблей нек-рых С. в Др. Египте делали палочки для письма, семена ряда видов с древности использовали в медицине. Стебли С. идут на изготовление плетёных изделий. Реликтовый вид С. узловатый (*J. subnodulosus*) — в Красной книге СССР.

СИ́ТНИКОВЫЕ, порядок (Juncales) и семейство (Juncaceae) однодольных растений. Близки к сем. лилейных, от предков к-рого, вероятно, происходят. Многолетние корневищные, иногда однолетние травы, редко кустарниковидные формы. Листья с влагалищами и линейными или цилиндрич. пластинками. Цветки обычно мелкие, невзрачные, анемофильные, б. ч. обоеполые, в сложных соцветиях, редко одиночные. Околоцветник простой, из 6 свободных чешуевидных листочков, остающихся при плодах. Гинецей синкарпный или паракарпный; завязь верхняя. Плод — б. ч. коробочка. Семена мелкие, с маленьким прямым зародышем и обильным эндоспермом. 2 семейства: С. и турниевые (Thurniaceae). В семействе С. 10 родов, ок. 400 видов, в умеренном и холодном поясах обоих полушарий и в высокогорьях тропиков. Б. ч. перекрёстноопыляемые, иногда самоопыляемые; нек-рые виды вторично энтомофильные. В СССР 2 наиб. крупных в семействе рода — ситник и ожика, ок. 100 видов.

СИТОВИ́ДНЫЕ ТРУ́БКИ (tubuli cribrosi), проводящие элементы флоэмы голосеменных и цветковых растений. Образуются из прокамбия и камбия. У цветковых С. т. состоят из соединённых между собой в однорядные тяжи клеток-члеников, имеющих на концах ситовидные пластинки (ситовидные поля), пронизанные перфорациями, через к-рые тяжи цитоплазмы соседних клеток объединяются в одну общую систему. В процессе созревания ситовидных элементов ядро разрушается, но протопласты остаются живыми и активными. К С. т. цветковых растений примыкают функционально и генетически тесно связанные с ними живые сопровождающие клетки, сохраняющие ядра и выполняющие, видимо, секреторные функции. У голосеменных ситовидные поля рассеяны на боковых стенках сильно вытянутых и заострённых на концах клеток-члеников. Кроме того, они лишены специализир. сопровождающих клеток и в зрелом состоянии содержат ядра.

СИТОСТЕРИ́Н, один из наиб. распространённых стеринов растений (фитостеринов). В больших кол-вах содержится в масле из семян хлопчатника, подсолнечника, пшеницы и др. растений. Подобно холестерину, служит предшественником прогестерона у растений. В химико-фармацевтич. пром-сти используется как исходное вещество для получения стероидных гормонов.

СИФО́НОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ, бриопсиевые водоросли (Siphonophyceae, Bryopsidophyceae), класс зелёных водорослей. В ископаемом состоянии известны с ордовика. Слоевища крупные (выс. до 0,5 м), неклеточного строения (без поперечных перегородок), с многочисл. ядрами и дисковидными хлоропластами. Кроме пигментов, характерных для большинства зелёных водорослей, содержат каротиноиды сифонеин и сифоноксантин. Нек-рые С. в. имеют лейкопласты и оболочку с ксиланом вместо целлюлозы, у остальных С. в. целлюлоза замещена маннаном. Размножение вегетативное, бесполое (зооспорами) и половое (изогамия или гетерогамия). Цикл развития изо- или гетероморфный. Ок. 30 родов, 300 видов, в осн. в тропич. морях от литорали до глубины 70 м, нек-рые роды встречаются в морях умеренных поясов (напр., каулерпа, кодиум). В СССР — 6 родов, ок. 10 видов. В тропич. странах используются в пищу.

СИФОНОСТЕ́ЛА (от греч. siphōn — трубка и *стела*), один из типов центр. цилиндра (стелы) стебля высших растений; проводящие ткани (ксилема и флоэма) в С. расположены вокруг паренхимной сердцевины. Характерна для папоротников. См. рис. 4 при ст. *Стелярная теория*.

СИФОНОФО́РЫ (Siphonophora), подкласс гидрозоев. Свободноплавающие организмы (полиморфные колонии) из полипоидных и медузоидных особей (зооидов), расположенных вдоль ствола колонии. Чередования поколений, за редким исключением, нет, т. к. зооиды превращены в органы колонии, выполняющие разл. функции (так, видоизменённые медузы-нектофоры, или «плавательные колокола», сокращаясь, передвигают колонию); питающие полипы (гастрозоиды) заглатывают и переваривают пищу, к-рую захватывают длинным щупальцем — «арканчиком»; половые особи, устроенные по типу медуз (гонозоиды), обеспечивают размножение. На вершине колонии часто есть плават. пузырь, пневматофор, с газом, выделяемым газовой железой, к-рый удерживает колонию в вертик. положении. Размножение половое. Ок. 170 видов, во всех океанах и морях с высокой солёностью, от поверхности до глубин 5000 м. В морях СССР — ок. 50 видов.

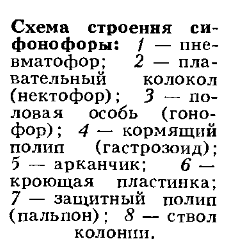


Схема строения сифонофоры: *1* — пневматофор; *2* — плавательный колокол (нектофор); *3* — половая особь (гонофор); *4* — кормящий полип (гастрозоид); *5* — арканчик; *6* — кроющая пластинка; *7* — защитный полип (пальпон); *8* — ствол колонии.

● Степаньянц С. Д., Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана, Л., 1967.

СКАБИО́ЗА (*Scabiosa*), род растений сем. ворсянковых. Травы, иногда у основания древеснеющие. Мелкие цветки (краевые обычно более крупные) в головчатых соцветиях, часто на длинных цветоносах. Ок. 100 видов, в Евразии и Африке, гл. обр. в Средиземноморье. В СССР — ок. 30 видов, многие на Кавказе. Иногда засоряют посевы. Все С. — хорошие медоносы. Нек-рые С. используют в цветоводстве, особенно многолетнюю С. кавказскую (*S. caucasica*) и однолетнюю С. тёмно-пурпурную (*S. atropurpurea*). Эндемик Кавказа С. Ольги (*S. olgae*) — в Красной книге СССР.

СКАКУНЫ́ (*Cicindela*), род жуков сем. жужелиц (выделяют и подсем. С. — Cicindelinae). Дл. 10—22 мм, тело ярко окрашено, б. ч. с белым рисунком на надкрыльях. Ок. 200 видов, в осн. в аридных р-нах Сев. полушария. В СССР — до 100 видов. Хищники; обитают на открытых местах, часто на песке, очень подвижны, быстро взлетают, передвигаясь как бы скачками (отсюда назв.). Личинки живут в вертик. норках в почве, подстерегая добычу. В СССР почти повсеместно встречаются на траве. Обычен ярко-зелёный С. полевой (*C. campestris*), дл. 12—16 мм. См. рис. 1 в табл. 28.

СКАЛЯ́РИЯ (*Pterophyllum scalare*), рыба сем. цихловых (Cichlidae) отр. окунеобразных. Тело почти круглое, сжатое с боков, дл. до 15 см, выс. (с плавниками) до 26 см. Высокие спинной и анальный плавники придают ему форму полумесяца. Брюшные плавники нитевидные. Окраска серебристая, с поперечными чёрными полосами. Обитает в басс. ср. течения Амазонки. Половая зрелость в возрасте 1 года. У самцов к этому времени образуется жировой бугор на лбу. Икру откладывают на широкие листья

водных растений. Потомство охраняют. Молодые С. держатся стаями, половозрелые — парами. Питаются зоопланктоном, бентосом, мальками рыб. С. разводят в аквариумах. Много цветовых форм (чёрная, дымчатая, мраморная, вуалевая, красная, «зебра» и др.).

СКАРАБЕ́И (*Scarabaeus*), род жуков сем. пластинчатоусых. Дл. 20—40 мм, тело широкое, чёрное, передние голени и наличник зубчатые. Распространены в Средиземноморье, на Ю. Европы, в Передней и Ср. Азии. В СССР 5—6 видов. Питаются навозом, из к-рого предварительно скатывают шарики. Яйца откладывают в грушевидные образования из навоза, к-рые закапывают в землю; в них развиваются личинки. Наиб. обычен священный С. (*S. sacer*), дл. 21—37 мм, изображения к-рого, вырезанные из камня, служили в Др. Египте предметами культа (жук почитался как одна из форм солнечного божества, в катании навозного шарика видели символ движения Солнца по небу, а в зубцах на голове жука — подобие солнечных лучей), амулетами, украшениями. См. рис. 29 в табл. 28.

СКА́ТЫ (Batomorpha, или Batoidei), надотряд пластиножаберных рыб. Известны с верхней юры, многочисленны с верхнего мела. Тело уплощённое, широкое, обычно дисковидное или ромбовидное, дл. от неск. см до 6—7 м, при макс. массе до 2,5 т. Кожа голая или покрыта шипами. Жаберных щелей 5, расположены на брюшной стороне тела. Края грудных плавников сращены с боками головы и туловища. Спинные плавники на хвосте или их нет. Анальный, а часто и хвостовой плавники отсутствуют, грудные — сильно увеличены. Плотно прилегающие друг к другу, ортодентиновые, уплощённые и закруглённые зубы образуют мощную тёрку. Брызгальце на верх. стороне тела. 5 отрядов: пилорылообразные, гнюсообразные, хвостоколлообразные (Dasyatiformes), ромбоскатообразные (Rajiformes) и рохлеобразные (Rhinobatiformes); 14 семейств, ок. 50 родов и 350 видов. Придонные рыбы, лишь немногие (мантовые и хвостоколовые) живут в толще воды. Преим. мор. рыбы, обитающие во всех океанах от мелководий до глубины 2700 м, нек-рые живут в тропич. реках (басс. Амазонки и др.). Бентофаги и хищники. Живородящие и яйцеживородящие, только ромбоскатообразные откладывают на дно крупные яйца, заключённые в роговую капсулу. Плодовитость от 1 до неск. десятков эмбрионов. Гнюсообразные имеют по бокам тела электрич. органы, у хвостоколовых есть острые хвостовые шипы, снабжённые ядоносной железой. В СССР более 10 видов из семейств скатовые (Rajidae) — в Чёрном, Азовском, северных и дальневост. морях и хвостоколовые — в Чёрном, Азовском и Японском морях. Объект промысла. Нек-рые С. опасны для человека. См. табл. 38 Б.

СКВАЛЕ́Н, $C_{30}H_{50}$, ненасыщенный углеводород из группы ациклич. тритерпенов. Широко распространён среди животных, растений и микроорганизмов. При ферментативной циклизации образующегося из С. эпоксида возникают разл. тритерпеноидные *стерины*, структура к-рых различна у разных групп организмов. Наибольшее биол. значение имеет циклизация С. в ланостерин или в циклоартенол, к-рые затем превращаются в разл. стероиды. Близкий биогенетич. предшественник С. — фарнезилпирофосфат. Значит. кол-ва С. находятся в печени нек-рых акул, в оливковом, льняном и др. растит. маслах.

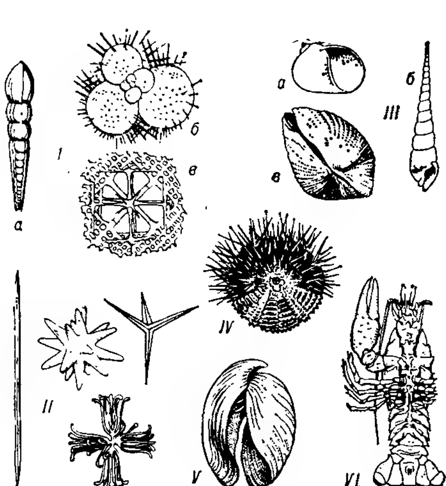
СКВОРЦО́ВЫЕ (Sturnidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 18—43 см. Клюв прямой, реже слегка крючковатый. Ноги сильные. Оперение часто с металлич. блеском. 36 родов, 104—111 видов, в осн. в субтропиках и тропиках Вост. полушария; обыкновенный скворец завезён в Сев. Америку. В СССР — 6 родов, 8 видов, в т. ч. 6 гнездящихся: обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*), распространённый на В. до Прибайкалья, майна, розовый скворец и 3 др. вида — на Ю.-В. Сибири. С. — преим. лесные древесные птицы, нек-рые живут в степях и полупустынях. Самцы мн. видов хорошо поют; у нек-рых развито звукоподражание. Гнездятся в закрытых местах: дуплах, норах, в строениях или под камнями, нередко колониями. В кладке 2—9 яиц, чаще 4. Всеядные. В период гнездования истребляют массу насекомых; буйволовы скворцы поедают клещей на копытных. Осенью кочующие стаи повреждают виноградники, а также разносят семена сорняков (напр., паслёна на полях хлопчатника). См. рис. 12 в табл. 46.

СКЕЛЕ́Т (от греч. skeletós, букв. — высохший), совокупность твёрдых тканей в животном организме, служащих опорой тела или отд. его частей и (или) защищающих его от механич. повреждений. У нек-рых беспозвоночных С. наружный, обычно в виде раковины или кутикулы. Кутикулярный С. характерен для мн. червей и особенно для членистоногих, у к-рых он представлен хитиновым панцирем, иногда пропитанным известью. Колонии гидроидных одеты общей скелетной оболочкой — перисарком. Массивный известковый С. мадрепоровых кораллов, образующих основу коралловых рифов тропич. морей, также наружный, хотя выделяющая его эктодерма образует складки, глубоко вдающиеся в тело. Внутр. С. беспозвоночных в простых случаях (у губок) представлен известковыми или кремнёвыми иглами — спикулами. Известковый С. иглокожих залегает в соединительнотканном слое кожи и образуется мезодермой. У головоногих моллюсков имеется внутр. хрящевой С., защищающий мозг и глаза. У низших хордовых (бесчерепных) внутр. С. представлен хордой. У позвоночных внутр. С. крайне усложнён и подразделяется на С. головы (череп), осевой С. туловища (хорда, позвонки и рёбра) и С. конечностей. У круглоротых и нек-рых рыб хорда сохраняется пожизненно, но у большинства позвоночных она в ходе онтогенеза вытесняется телами позвонков. Внутр. С. круглоротых и хрящевых рыб остаётся хрящевым пожизненно, у костных же рыб и наземных позвоночных хрящ в онтогенезе б. или м. полно замещается костью, образующей почти весь С. у костистых рыб, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. У хрящевых рыб внутр. С. дополняется наружным, состоящим из плакоидных чешуй. У костных рыб и наземных позвоночных чешуи головы и передней части туловища преобразуются в кожные, или накладные, кости черепа и плечевого пояса. Кожные кости черепа срастаются с внутр. черепом и у высших позвоночных частично замещают его. Остатки чешуйчатого покрова сохраняются на теле у безногих земноводных, а в виде т. н. брюшных рёбер — у гаттерии и крокодилов. Костные чешуи, или пластины, возникают в коже у наземных позвоночных и вторично; они хорошо развиты у крокодилов и нек-рых ящериц, а у черепах и броненосцев образуют наружный костный панцирь, к-рый у черепах срастается с позвонками и рёбрами. Кости и хрящи могут соединяться друг с другом подвижно (суставы) или неподвижно (швы и сращения).

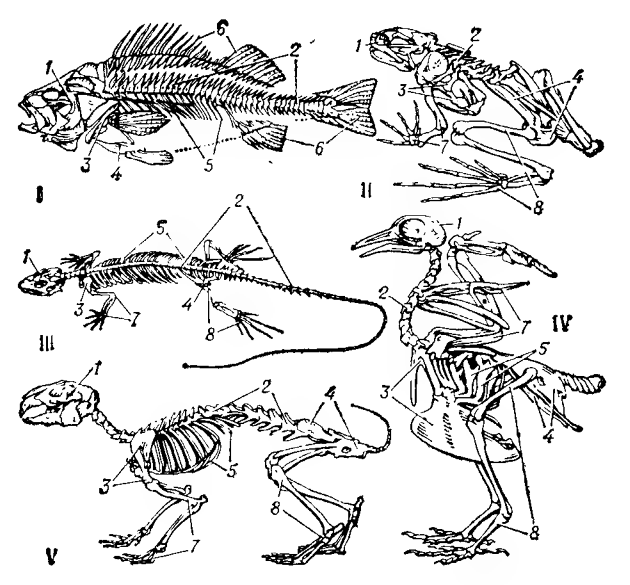
Осн. план строения С. позвоночных весьма консервативен, хотя адаптация организмов к существованию в разнообразных условиях среды может сопровождаться значит. изменчивостью С. Особенно это относится к С. конечностей, к-рые приспособлены к разным способам передвижения (хождение, бег, прыгание, рытьё, лазание, плавание, полёт и т. д.). При этом конечности могут исчезнуть совсем (напр., у безногих земноводных, змей, передние — у китов), отд. их кости могут исчезать либо сливаться с соседними и, наоборот, число их может увеличиться (см. рис. при ст. *Кисть*, *Стопа*).

У человека в составе С. более 200 костей. По строению он близок к С. человекообразных обезьян, от к-рого отличается гл. обр. строением и бо́льшей ёмкостью черепа, формой костей конечностей, позвоночника и таза, что обусловлено интенсивным развитием головного мозга и прямохождением. По сравнению с женщинами для С. мужчин характерны более массивные кости конечностей, более широкая грудная клетка и узкий таз. См. *Череп*, *Позвоночник*, *Плечевой пояс*, *Тазовый пояс*, *Конечности* и др. статьи об отд. элементах скелета.

Скелет в палеоантропологии — осн. источник для изучения морфологич. эволюции человека и реконструкции физич. облика его предков. Наиб. ранние и значит. преобразования С. в процессе антропогенеза связаны с развитием прямохождения. Изменения в С. нижней конечности, к-рые позволили перейти к передвижению на двух ногах, оформились не позднее 3—4 млн. лет назад (австралопитеки, ранние представители рода *Homo*). Эволюция руки представлена в



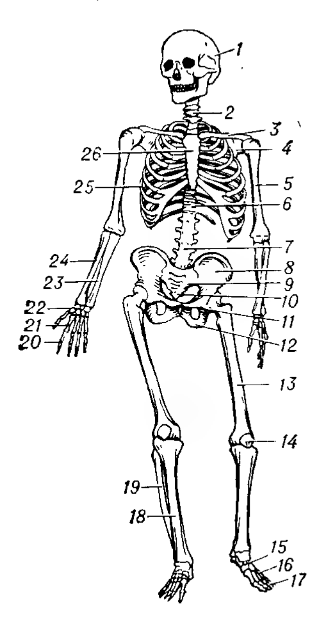
Скелетные образования беспозвоночных: *I* — одноклеточные (*а* — раковина фораминиферы, *б* — раковина многокамерной фораминиферы, *в* — скелет радиолярии); *II* — различные формы игл губок; *III* — раковины моллюсков (*а*, *б* — брюхоногих, *в* — двустворчатого); *IV* — скелет иглокожего — морского ежа (снизу очищен от игл); *V* — раковина плеченогого (створки максимально раскрыты); *VI* — панцирь речного рака (с брюшной стороны, левые конечности удалены).



Скелет позвоночных: I — рыба (окунь); II — земноводное (лягушка); III — пресмыкающееся (ящерица); IV — птица (голубь); V — млекопитающее (кролик); *1* — череп; *2* - позвоночник; *3* — плечевой пояс; *4* — тазовый пояс; *5* — рёбра; *6* — скелет непарных плавников; *7* — скелет передних конечностей; *8* — скелет задних конечностей.

палеоантропологии более скудно, но на основании имеющихся данных можно предполагать, что совр. тип человеческой кисти сложился на поздних этапах антропогенеза; то же, по-видимому, справедливо и для черепа. Своеобразными морфологич. чертами С., связанными прежде всего с увеличением его массивности, обладали мн. палеоантропы (неандертальцы). Большой интерес изучение С. представляет также для освещения нек-рых сторон жизнедеятельности ископаемых предшественников совр. человека. Так, по данным остеологии возможны: косвенная оценка состояния нек-рых функц. систем организма, напр. его гормонального статуса (палеоэндокринология), суждение об особенностях возрастной динамики (темпы развития С., прорезывания зубов, преждеврем. и физиологич. старение) и репродуктивной функции («палеоакушерские» исследования), представления о диете (белковая недостаточность, наличие нек-рых микроэлементов, растит. пигментов и т. д.), а также о болезнях.

● Беклемишев В. Н., Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 3 изд., т. 2, Органология, М., 1964; Хрисанфова Е. Н., Эволюционная морфология скелета человека, М., 1978.



Скелет человека: *1* — череп; *2* — шейные позвонки; *3* — ключица; *4* — лопатка; *5* — плечевая кость; *6* — грудные позвонки; *7* — поясничные позвонки; *8* — подвздошная кость; *9* — крестец; *10* — копчик; *11* лобковая кость; *12* — седалищная кость; *13* — бедренная кость; *14* — надколенник; *15* — предплюсна; *16* — плюсна; *17* — фаланги стопы; *18* — большая берцовая кость; *19* — малая берцовая кость; *20* — фаланги кисти; *21* — пясть; *22* — запястье; *23* — локтевая кость; *24* — лучевая кость; *25* — рёбра; *26* — грудина.

СКИПИДА́Р, терпентинное масло, эфирное масло с запахом хвои, получаемое гл. обр. из живицы; смесь углеводородов, преим. терпенов. Растворитель лаков и красок, сырьё для получения камфоры, терпинеола, терпингидрата; очищенный С. используется как наружное средство в медицине.

СКЛАДЧАТОГУ́БЫ (*Tadarida*), род бульдоговых летучих мышей. Губы собраны в мясистые складки, передние края широких ушных раковин соединены над лбом и, подобно козырьку, нависают над мордой. Хвост на половину своей длины выступает из межбедренной перепонки. 80 (по др. данным, 35) видов. Распространены в тропич., субтропич., частично умеренных поясах обоих полушарий. В СССР 1 вид — широкоухий С. (*T. teniotis*), встречается в горных р-нах Кавказа, Закавказья, Ср. Азии; в Красной книге СССР.

СКЛАДЧАТОКРЫ́ЛЫЕ О́СЫ (Vespoidea), надсемейство ос. Передние крылья в покое складываются пополам вдоль своей продольной оси и лежат сверху на теле в виде двух разделённых полосок (отсюда назв.). Св. 4000 видов, распространены широко. В СССР — св. 350 видов. 3 семейства: осы настоящие, эвменовые осы (Eumenidae), цветочные осы (Masaridae). Эвменовые осы составляют ок. $^3/_4$ видового состава С. о.; одиночные, строят гнёзда, состоящие из неск. ячеек, в стеблях растений, лепят их из глины, или роют в земле; пища личинок — гусеницы чешуекрылых, личинки жуков или пилильщиков, редко пауки. Цветочные осы одиночные, запасают в ячейках для личинок нектар, смешанный с пыльцой цветков.

СКЛЕ́РА (от греч. sklērós — твёрдый), наружная плотная соединительнотканная непрозрачная оболочка, покрывающая заднюю часть глазного яблока позвоночных, а впереди (перед зрачком) переходящая в прозрачную роговицу, к-рая как бы вставлена в С. подобно часовому стеклу. Защищает внутр. структуры глаза, поддерживает его форму. Передняя часть С. покрыта конъюнктивой. С. бедна кровеносными сосудами. Изнутри к С. прилегает сосудистая оболочка. У человека толщина С. в разных участках от 0,5 до 1 мм. С окружающими частями глазной впадины С. связана рыхлой и богатой сосудами тканью, обеспечивающей подвижность глазного яблока. Переднюю белую часть С., видимую между веками, наз. белком глаза (разг.). См. рис. при ст. *Глаз.*

СКЛЕРЕ́ЙДЫ (от греч. sklērós — твёрдый), структурные элементы механич. ткани растений — склеренхимы, возникающие из паренхимных (реже прозенхимных) клеток вследствие *склерификации.* К ним относятся каменистые (брахисклереиды), а также ветвистые (астеросклереиды) клетки. С. встречаются в стеблях, листьях, плодах (скорлупа, косточки).

СКЛЕРЕНХИ́МА (от *склеро...* и греч. énchyma — налитое, наполняющее, здесь — ткань), механич. ткань растений, состоящая из толстостенных, обычно одревесневших клеток двух типов — волокон и склереид. Волокна — сильно вытянутые прозенхимные клетки дл. от неск. десятых мм до 1 см (крапива) и даже 4 см (рами), с заострёнными концами, слоистыми пористыми стенками и поровыми каналами. Они обеспечивают прочность органов растений на растяжение, сжатие, изгибы. У мн. растений волокна составляют механич. обкладку проводящих пучков, в стеблях двудольных они располагаются преим. в перицикле и первичной флоэме, в стеблях и листьях однодольных образуют субэпидермальные тяжи, в корнях сосредоточены гл. обр. в центр. части. У двудольных образуются также волокна камбиального происхождения — лубяные и древесинные (либриформ).

СКЛЕРИ́ТЫ (от греч. sklērós — твёрдый), 1) общее назв. микроскопич. скелетных, преим. известковых, образований — пластинок, спикул, или игл, погружённых в стенку тела и формирующихся внутри склеробластов, у губок, нек-рых коралловых полипов и ресничных червей, брюхоногих моллюсков и иглокожих. 2) Хитиновые участки кутикулы у членистоногих, соединённые между собой эластичными сочленовными мембранами, обеспечивающими подвижность С. Возникли как защитные образования, но позднее приобрели значение скелетных частей и стали местом прикрепления мышц. Каждый сегмент тела большинства членистоногих покрыт 4 С.: дорсально располагается спинной С., тергит, вентрально — брюшной, стернит, по бокам между ними — плейриты. Для многоножек характерны множеств. С. в каждом туловищном сегменте, а у насекомых множеств. С. сохраняются лишь в грудных сегментах.

СКЛЕРИФИКА́ЦИЯ (от *склеро...* и лат. facio — делаю), утолщение клеточных оболочек растит. клеток и их одревеснение (лигнификация). С. увеличивает

механич. прочность органов, а также повышает сопротивляемость тканей к возбудителям разл. заболеваний. С. подвергаются покровные, паренхимные, проводящие и др. ткани. Возможна С. без лигнификации (напр., существуют волокна с целлюлозными оболочками).

СКЛЕ́РО... (от греч. sklērós — твёрдый, жёсткий), часть сложных слов, означающая затвердение, уплотнение, напр. *склеротом*.

СКЛЕРОБЛА́СТЫ (от *склеро...* и *...бласт*), клетки, формирующие склериты — элементы внутриклеточного скелета у губок, восьмилучевых коралловых полипов, нек-рых турбеллярий и иглокожих.

СКЛЕРОПРОТЕЙНЫ (от *склеро...* и *протеины*), протеиноиды, альбуминоиды, фибриллярные белки, гл. обр. животного происхождения, обладающие особой эластичностью, прочностью и выполняющие опорные и защитные функции в организме. Нерастворимы в воде и в разбавленных растворах солей, кислот и щелочей. Наиб. важные С.— коллаген, эластин, кератины, ретикулин, а также флагеллин жгутиков бактерий, спонгин губок, антипатин и горгонин кораллов, конхиолин раковин двустворчатых моллюсков, склеротин наружного скелета насекомых, С. шёлка (фиброин), биссуса и паутины. В ЦНС и периферич. нервах присутствуют нейросклеропротеины, составляющие 8—10% простых белков. Благодаря специфич. аминокислотному составу (многие С. содержат большое кол-во остатков простых монокарбоновых аминокислот) и фибриллярной структуре С. не расщепляются большинством протеолитич. ферментов и не имеют питат. ценности.

СКЛЕРОТИ́НИЯ (*Sclerotinia*), род дискомицетов порядка гелоциевых (Helotiales). Проходят склероциальную и сумчатую стадии, в первой образуются склероции, служащие для перезимовки гриба, во второй — мицелий или апотеции. Конидиальное спороношение отсутствует. Ок. 15 видов. Наиб. известна С. склероциевидная (*S. sclerotiorum*) — возбудитель белой гнили разл. с.-х. культур. Склероции твёрдые, матово-чёрные, продолговатые или шаровидные, диам. от 0,5 до 4 см, образуются на белом войлочном мицелии, покрывающем поверхность растений. Поражённая ткань размягчается и разрушается. Весной в почве склероции прорастают мицелием или одним или несколькими желтовато-коричневыми апотециями диам. до 10 мм.

СКЛЕРО́ТИУМ (*Sclerotium*), род несовершенных грибов. Вегетативное тело представлено склероциями и мицелием. Споры отсутствуют. Образуют плотные шаровидные или неправильной формы склероции, размером от 50 мкм до 1,5 мм, коричневого или чёрного цвета. Ок. 100 видов, распространены широко. Паразитируют на разл. растениях, гл. обр. на их подземных частях. Наиб. известны *S. rolfsii* и *S. bataticola*, вызывающие соответственно южную склероциальную гниль и чёрную гниль мн. культурных и дикорастущих растений.

СКЛЕРОТО́М (от *склеро...* и греч. tomḗ — отрезок), зачаток скелета, образуется из вентральной внутр. части сомита у зародышей хордовых. С. распадается на мезенхимные клетки, к-рые окружают хорду и нервную трубку и образуют хрящевой и костный скелет: позвоночник, череп, рёбра, грудину, а у рыб — и плавники.

СКЛЕРОФИ́ТЫ (от *склеро...* и *...фит*), засухоустойчивые (ксерофильные) растения с жёсткими побегами. Жёсткость их листьев и стеблей обусловлена сильным развитием механич. тканей, вследствие чего при водном дефиците у них не наблюдается внеш. картины завядания. Из трав к С. относятся дурнишник колючий, синеголовник полевой, ковыли, из кустарников — иглица понтийская, саксаул и др.

СКЛЕРО́ЦИЙ (от греч. sklērótēs — твёрдость), многоклеточный вегетативный, покоящийся орган грибов. Образован округлым, шаровидным или неправильной формы плотным сплетением гиф, часто с темноокрашенным верх. слоем и белой сердцевиной, от долей мм до 2 см и более. Образуется при наступлении неблагоприятных внеш. условий и предназначен для сохранения гриба. У нек-рых грибов — одна из стадий жизненного цикла (ботритис, спорынья, склеротиния).

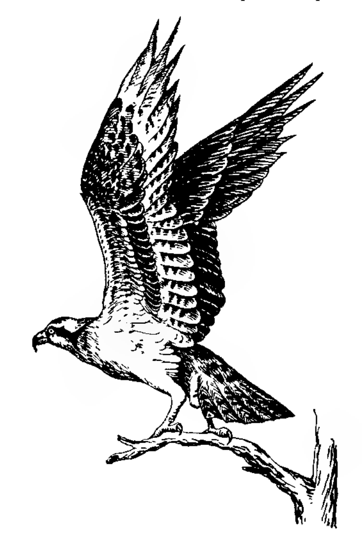
СКОЛЕЦИ́ДЫ, низшие черви (Scolecida), первичноротые, лишённые целома. Включают плоских и первичнополостных червей, немертин и, возможно, камптозоев. Иногда к С. относят приапулид. Вероятно, представляют низшую ступень эволюции двусторонне-симметричных животных.

СКО́ЛИИ (Scoliidae), семейство ос. Дл. до 45 мм. Ок. 450 видов, распространены широко. В СССР — 34 вида, гл. обр. на Ю. Паразиты личинок пластинчатоусых жуков, к-рых отыскивают в почве, компостах, гнилой древесине; для парализов. хозяина с отложенным на него яйцом самка сооружает в почве особую ячейку. Сколия-гигант (*Scolia maculata*), самый крупный вид перепончатокрылых в СССР, и С. степная (*S. hirta*)— в Красной книге СССР. См. рис. 13 в табл. 25.

СКОЛОПЕ́НДРИУМ, листовик обыкновенный (*Phyllitis scolopendrium*), вечнозелёный папоротник из рода листовик. Распространён в Европе и Сев. Америке; в СССР — на З. Европ. части, в Крыму и на Кавказе. Растёт по тенистым местам, часто на скалах. Выращивается как декор. растение; используется в нар. медицине.

СКОЛОПЕНДРО́ВЫЕ (Scolopendromorpha), отряд губоногих. Ок. 900 видов. В СССР — ок. 10 видов. Развитие с эпиморфозом. Самки охраняют кладку яиц и вылупившуюся молодь от хищников, сворачиваясь вокруг них клубком и выделяя бактерицидное вещество. Питаются в осн. беспозвоночными, крупные С. нападают и на мелких позвоночных (жаб, ящериц, птиц). Большинство С.— обитатели тропиков и субтропиков, почвенные С. (напр., *Cryptops hortensis*) встречаются в степной и лесной зонах Европ. части СССР. В отряде С. 2 очень различающихся между собой семейства. Криптопиды (Cryptopidae) обитают обычно в почве, слепые, внешне напоминают землянок. Сколопендры (Scolopendridae) — самые крупные (дл. до 30 см) представители губоногих. Укусы С. для человека обычно болезненны. Яд крупных тропич. особей может быть смертельным. Днём С. обычно скрываются под камнями, в расщелинах скал и др. укрытиях, ночью активно охотятся. В СССР на Ю. Европ. части обычна оливково-коричневая кольчатая сколопендра (*Scolopendra cingulata*), дл. ок. 10 см. См. рис. 7 при ст. *Многоножки*.

СКОПА́ (*Pandion haliaetus*), птица, единств. вид одноим. семейства отр. соколообразных. Дл. ок. 60 см. Когти сильно изогнутые, тонкие и острые. Распространена широко (исключая тропики Африки и Юж. Америки), в СССР — почти повсеместно, кроме тундры, степей и высокогорий, чаще редкая птица. Селится у водоёмов, богатых рыбой. Рыбу ловит, падая в воду с разлёта. Смазка (копчиковая железа хорошо развита)



предохраняет перо от намокания; шипики на ниж. стороне пальцев помогают удерживать рыбу. В половодье охотится на грызунов, птиц, лягушек. В кладке 3 (реже 2 или 4) яйца. В Красной книге СССР.

СКОПО́ЛИЯ (*Scopolia*), род растений сем. паслёновых. Многолетние травы с мясистым корневищем. 4—6 видов, в умеренном поясе Евразии. В СССР 1 вид — С. карниолийская (*S. carniolica*), изредка встречающаяся на З. Европ. части, в Предкавказье; лекарств. (содержит применяемые в медицине алкалоиды: скополамин, атропин и др.) и декор. растение.

СКОРПЕ́НОВЫЕ (Scorpaenidae), семейство рыб отр. скорпенообразных. Дл. от 20 см до 1 м, редко более. Голова большая, с колючками и кожистыми придатками. В передней части спинного плавника от 8 до 18 колючих лучей. У его основания есть ядовитые железы. Св. 70 родов, в т. ч. морские окуни, скорпены (*Scorpaena*), св. 370 видов, в тропич., субтропич. и умеренных морях. Преим. придонные рыбы. Нек-рые виды живородящи. Питаются ракообразными и рыбой. В СССР — ок. 15 видов, в Баренцевом, Чёрном и дальневост. морях. Род скорпены, или морские ерши, включает неск. десятков видов, обитающих в субтропич. и тропич. морях. В СССР — в Чёрном м., 2 вида; наиб. обычен морской ёрш (*S. porcus*), небольшая малоподвижная донная рыба, дл. до 30 см. Живёт в скалах и зарослях на глуб. до 800 м. Икра пелагическая. Объект спорт. лова. См. рис. 18 в табл. 36.

СКОРПЕНООБРА́ЗНЫЕ (Scorpaeniformes), отряд костистых рыб. Известны с палеоцена. Родственны окунеобразным. Дл. обычно 5—100 см. Закрытопузырные или без плават. пузыря. Плавники с колючками, спинных плавников обычно 2, брюшные — с 6 лучами. Чешуя ктеноидная, редко циклоидная, тело нек-рых С. голое или покрыто костными пластинками. Обычно есть шипы на голове. 21 семейство, в т. ч. пинагоровые, терпуговые, скорпеновые, морские лисички, тригло-

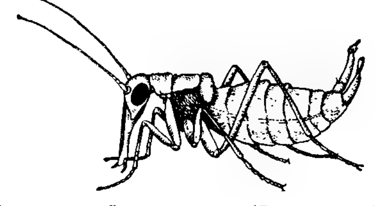
вые, бородавчатковые (Synancejidae), голомянковые (Comephoridae), керчаковые (Cottidae) и др.; ок. 250 родов, более 1000 видов. Преим. морские рыбы, обитают во всех океанах от Арктики до Антарктики; в Евразии и Сев. Америке есть пресноводные виды. В фауне СССР, особенно в дальневост. и сев. водах, известны морские окуни рода *Sebastes*, морские слизни (Liparidae), морские лисички, керчаки и др., в Байкале — голомянковые и керчаковые, в Чёрном м.— скорпены и тригловые. Преим. донные и придонные рыбы. Питаются беспозвоночными и рыбой. Нек-рые живородящие (морские окуни, голомянки), другие охраняют икру. У многих С. есть ядовитые железы в основании шипов, выделяющие токсины, опасные для человека. Мн. виды — важный объект промысла. См. табл. 36.

СКОРПИО́ННИЦЫ (*Panorpa*), род скорпионовых мух. Крылья в размахе 20—25 мм. В Европе известно 5 видов;

Обыкновенная скорпионница.

в СССР обычна обыкновенная С. (*P. communis*), в Европ. части, в Сибири. Взрослые С. появляются летом, держатся в тени деревьев и кустарников. Личинки развиваются в почве, плотоядные.

СКОРПИО́НОВЫЕ МУ́ХИ (Mecoptera), отряд насекомых. Известны с перми. Дл. до 30 мм. Крылья сетчатые. Наличник и верхняя губа вытянуты в хоботок, остальные ротовые органы грызущие. У нек-рых наблюдается переход к сосущему типу питания, что сближает их с двукрылыми. Задний конец брюшка загнут вверх и у самцов вздут, как у скор-



Обыкновенный ледничник (*Boreus westwoodi*).

пиона (отсюда назв.). Ок. 300 видов, распространены широко, но немногочисленны. В СССР — св. 10 видов. Питаются растит. и животными остатками, пыльцой и нектаром цветов. Превращение полное. Яйца откладывают в почву. Личинки б. ч. похожи на гусениц, сапрофаги, трупоеды. Окукливаются в почве, куколки подвижны. Наиб. обычны скорпионницы, комаровка, ледничники (*Boreus*).

СКОРПИО́НЫ (Scorpiones), отряд паукообразных; иногда выделяются в самостоят. класс членистоногих. Известны с силура. Дл. от 1 до 20 см. Головогрудь покрыта цельным панцирем с парой срединных и неск. парами боковых глаз. Кутикула покрыта слоем воска, что уменьшает потерю воды. Последний членик брюшка несёт парную ядовитую железу, открывающуюся на конце изогнутого жала. Хелицеры небольшие, клешневидные. Педипальпы заканчиваются массивными клешнями. Дыхание лёгочное. Осеменение сперматофорами, наружновнутреннее. Живородящие. Молодые личинки остаются на теле матери. Ок. 750 видов, в тропиках и субтропиках. В СССР — 13—15 видов, в Ср. Азии, Казахстане, Юж. Крыму, на Кавказе; обычны С. рода *Buthus*, в т. ч. жёлтый (пёстрый) С. (*B. eupeus*), дл. 3—5 см. Ночные хищники. Укус С. болезнен для человека, а укусы нек-рых тропич. видов могут быть смертельными. Ряд видов в СССР находится под угрозой исчезновения. См. рис. 1 при ст. *Паукообразные*.

СКОСАРИ́ (*Otiorrhynchus*), род жуков сем. долгоносиков. Дл. 3—15 мм. Тело с короткой головотрубкой. Бескрылые, со сросшимися надкрыльями. Характерная особенность — способность большинства видов к партеногенетич. размножению, в связи с чем происходит интенсивное видообразование, сопровождающееся значит. видовым разнообразием. Св. 1000 видов, в Европе и петропич. Азии. В СССР — св. 450 видов. Жуки встречаются на растениях или на поверхности почвы, личинки развиваются в почве на корнях растений. Мн. виды вредят с.-х. культурам и лесным породам. С. люцерновый (*O. ligustici*), дл. 10—13 мм, обитающий в Европ. части, Юж. Сибири, на Кавказе, повреждает бобовые (особенно люцерну и донник), свёклу, виноград, плодовые и др. растения. См. рис. 29 в табл. 29.

СКРА́ДЫВАЮЩАЯ ОКРА́СКА ж и в о т н ы х, тип покровительственной окраски, основанной на эффекте противотени и делающей животных незаметными на фоне окружающей обстановки; разновидность *маскировки*.

СКРЕ́БНИ, а к а н т о ц е ф а л ы (Acanthocephala), класс первичнополостных червей. Филогения неясна. Тело мешковидное, дл. от 1 до 65 см. Под кутикулой толстый слой гиподермы. На переднем конце тела втяжной хоботок с крючьями для прикрепления к тканям хозяина. Мускулатура кольцевая и продольная. Кишечник редуцирован (питание С. осмотическое). Центр. тканевой тяж (лигамент) выполняет функции вместилища половых желёз. Выделит. система протонефридиального типа. Нервная система состоит из мозгового узла и отходящих от него нервов. Раздельнополые, яйцекладущие. Развитие с метаморфозом и сменой хозяев. Промежуточные хозяева — ракообразные и насекомые; иногда есть резервуарный хозяин — мелкие позвоночные. 6 отрядов, 14 семейств, св. 500 видов. Вызывают заболевания животных — акантоцефалёзы. Иногда паразитируют у человека.

● П е т р о ч е н к о В. И., Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных, т. 1—2, М., 1956—58.

СКРЕ́ЩИВАНИЕ, объединение генетич. материала разных клеток в одной клетке; один из методов селекции. У раздельнополых организмов С. осуществляется за счёт слияния специализир. клеток — гамет и образования зиготы; у ряда одноклеточных, эукариот и прокариот,— благодаря временной конъюгации клеток, при к-рой происходит взаимный или односторонний перенос генетич. материала между клетками. У нек-рых одноклеточных организмов и в культуре клеток могут сливаться неспециализир. клетки. Система определённого С. лежит в основе генетич. анализа, широко используемого в генетике. Различают возвратное С. (беккросс), анализирующее С., реципрокные С., близкородственное С. (инбридинг, инцухт), неродственное С. (аутбри-

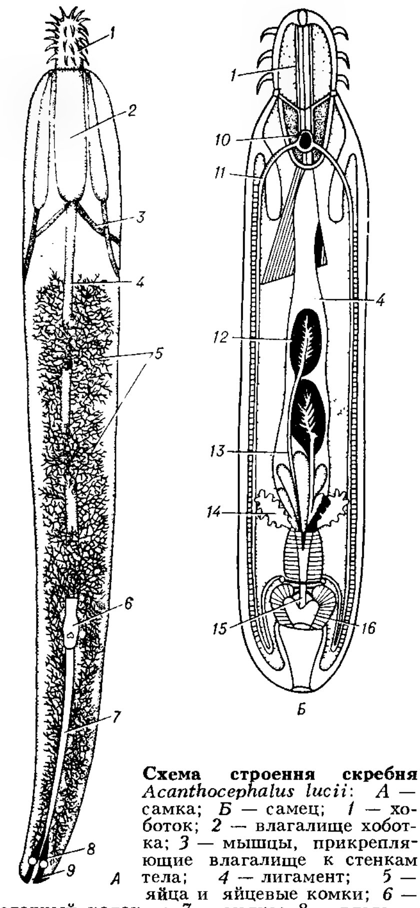


Схема строения скребня *Acanthocephalus lucii*: *А* — самка; *Б* — самец; *1* — хоботок; *2* — влагалище хоботка; *3* — мышцы, прикрепляющие влагалище к стенкам тела; *4* — лигамент; *5* — яйца и яйцевые комки; *6* — маточный колокол; *7* — матка; *8* — влагалище; *9* — половое отверстие; *10* — мозговой ганглий; *11* — нервные стволы; *12* — семенники; *13* — семяпроводы; *14* — протонефридии; *15* — совокупительный орган; *16* — совокупительная сумка.

динг), циклические С. и др. Эти формы С. широко применяются в разведении и селекции животных и растений. Иногда термины «С.» и «гибридизация» используют как синонимы, что не совсем правильно.

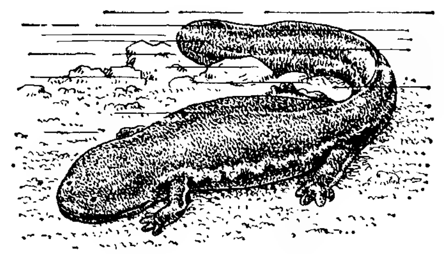
СКРИПИ́ЦА, п о д м о л о ч н и к (*Lactarius vellereus*), гриб рода млечников. Шляпка диам. 10—20 см, у молодого гриба плоская, затем воронковидная с завёрнутым краем, белая с охряными пятнами. Пластинки нисходящие или приросшие, нечастые. Ножка ровная, дл. 4—6 см, толщиной 2—4 см, белая, плотная. Мякоть белая. Млечный сок белый, жгуче-горький. Растёт гл. обр. в широколиств. лесах с августа по сентябрь, редко в июле. Распространён в Евразии, Сев. Америке, в СССР — в Европ. части, Зап. Сибири. Съедобен в солёном виде.

СКРИПУНЫ́ (*Saperda*), род жуков сем. дровосеков. Дл. 10—30 мм. Тело цилиндрическое, сверху — в густых волосках, обычно разноцветных. Ок. 30 видов, распространены широко, но преобладают в Сев. полушарии. В СССР — 11 видов. Жуки встречаются на листв. породах, в осн. на тополях и ивах. При раздражении издают громкий характерный скрип (отсюда назв.). Личинки развиваются сначала под корой, затем проклады-

вают длинные овальные ходы в древесине. Генерация обычно двухгодовая. Мн. виды С. заметно вредят, напр. большой осиновый, или серый тополевый, С. (*S. carcharias*), дл. 22—30 мм, нередко повреждает насаждения тополя. См. рис. 1 в табл. 29.

СКРЫТНОЕ́ДЫ (Cryptophagidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 1,5—3 мм, тело плоское, удлинённое, обычно бурое. До 1000 видов, распространены широко. В СССР — до 170 видов. Жуки и личинки обитают под корой, в лесной подстилке, верх. слое почвы, в гнёздах шмелей, ос, муравьёв; питаются гниющими растит. веществами, мицелием плесневых грибов (в осн. многочисл. виды рода *Cryptophagus*), иногда поедают живую растит. ткань. Ряд видов встречается в погребах, сырых домах, на складах, заплесневелых продуктах. Свекловичная крошка (*Atomaria linearis*) иногда повреждает сахарную свёклу, выгрызая ростки семян.

СКРЫТОЖА́БЕРНЫЕ, исполинские саламандры (Cryptobranchidae), семейство хвостатых земноводных. Примитивные вторичноводные животные, самые крупные из совр. земноводных (дл. до 1,8 м и более, масса до 65 кг). Тело сплющенное, голова большая, уплощённая, с широким ртом. Глаза очень малы, без век. На передних ногах по 4 пальца, на задних — по 5. Хвост



Исполинская саламандра.

длинный веслообразный, сжат с боков. У взрослых сохраняются 2—4 жаберные дуги, но жабр нет. 2 рода, 3 вида, в Вост. Китае, Японии и юго-вост. части Сев. Америки. С. постоянно живут в реках, горных ручьях, держатся у берегов, в укрытиях и под камнями, на берег выходят очень редко (после дождей). Питаются рыбами, земноводными и водными беспозвоночными. Осеменение наружное. Самка откладывает до 450 яиц в подводные норы, самец охраняет кладку. Мясо С. употребляют в пищу и как лекарств. средство, что привело к почти полному их истреблению. Китайская исполинская саламандра (*Andrias davidianus*) и японская исполинская саламандра (*A. japonicus*) — в Красной книге МСОП.

СКРЭБ (от англ. scrub — кустарник, кустарниковая заросль), густые заросли ксерофильных, преим. вечнозелёных кустарников и низких деревьев в засушливых р-нах Австралии. Преобладают виды кустарниковых эвкалиптов (в самых засушливых р-нах), разл. акаций, казуарин, встречается бутылочное дерево (на более влажных участках); много кустарничков из сем. бобовых, миртовых. Деревья с искривлёнными стволами, сильно разветвлённые, листья ксероморфные. Подлесок чаще всего отсутствует, в слабо развитом травяном покрове — дерновинные злаки, солянки, нек-рые суккуленты. С. наз. также аналогичные типы растительности в Африке и в Индии.

СКУ́МБРИЕВЫЕ (Scombridae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. обычно 40—60 см (до 3 м), масса 1,5—8 (тунцы — до 680) кг. Хвостовой стебель тонкий, с 3 (реже 2) небольшими кожистыми килями с каждой стороны (иногда килей нет); сверху и снизу на нём 4—9 дополнит. плавничков. Чешуя мелкая, у нек-рых тело сзади голое. 15 родов, в т. ч. тунцы, скумбрии, королевские макрели (*Scomberomorus*) и др.; св. 40 видов, в тропич., субтропич. и умеренных водах Мирового ок. В СССР — 3 рода: настоящие тунцы, пеламиды и скумбрии (*Scomber*). Дл. последних 30—50 см, масса до 1,6 кг. 2 вида: обыкновенная скумбрия (*S. scombrus*), в Чёрном м. (редко в Белом, Баренцевом и Балтийском морях), и японская С. (*S. japonicus*), в Японском м. (заходит в Охотское м.). Стайные эпипелагич. прибрежные рыбы. Совершают нерестовые и кормовые миграции. Половая зрелость обыкновенной скумбрии на 2—4-м году. Нерест летом на небольших глуб. Плодовитость 200—500 тыс. икринок. Икра пелагическая. С.— важный объект промысла. См. рис. 12, 13 в табл. 35.

СКУ́МПИЯ (*Cotinus*), род листопадных кустарников или небольших деревьев сем. анакардиевых. Листья очередные, цельные, сизоватые. Цветки мелкие, желтовато-беловатые или зеленоватые, обоеполые и тычиночные, в рыхлых метёлках, на к-рых множество недоразвитых цветков на удлинённых цветоножках, покрытых длинными волосками. Осенью цветоножки разрастаются, придавая С. декоративный вид. 2 вида. С. коггигрия (кожевенная), или париковое дерево (*C. coggygria*), растёт в Юж. Европе и Азии (от М. Азии до Китая); в СССР — на Ю. Европ. части, в Крыму и на Кавказе, на сухих, часто каменистых и меловых склонах среди кустарников, реже в сосновых и дубовых лесах. Разводят как декоративное, в защитных полосах и для получения из древесины красителя физетина (окрашивает шерсть, шёлк, дерево и кожу в жёлтые и оранжевые тона); из листьев добывают дубильные вещества (15—25% таннинов). Древесина идёт на поделки. 2-й вид — в Сев. Америке.

СКУ́НСЫ, вонючки (Mephitinae), подсемейство куньих. Дл. тела 11,5—49 см, хвоста 7—43,5 см. Секрет анальных желёз с отвратит. запахом (отпугивает врагов). 3 рода: пятнистые С. (*Spilogale*), 2 вида; свиноносые С. (*Conepatus*), 5—7 видов; полосатые С. (*Mephitis*), 2 вида. У полосатых С. дл. тела 28—38 см, мех густой и мягкий. Распространены в Сев. и Центр. Америке (к Ю. до Никарагуа). Обитают в разл. биотопах от лесов до пустынь. Хорошо плавают. В сев. частях ареала впадают в зимний сон (обычно в норе). Полигамы. 1 помёт в год, детёнышей 2—10, чаще 5—6. Питаются плодами, ягодами, мелкими млекопитающими, насекомыми. Полосатый С. (*M. mephitis*) — объект пушного промысла. Попытки акклиматизировать в Европ. части СССР окончились неудачей (возможно, из-за того, что выпускали зверьков с удалёнными анальными железами).

СЛА́ВКОВЫЕ (Sylviidae), семейство певчих воробьиных. Иногда С. считают подсем. мухоловковых. Дл. 10—25 см. Окраска тусклых серых, буроватых и зеленоватых тонов. В отличие от мухоловок и дроздов птенцы у С. не пятнистые. 240 видов, ок. 40 родов: славки, пеночки, пересмешки, неск. родов камышевок, сверчки, портнихи и др. В Евразии и Африке; очень немногие виды в Австралии и 1 вид в Сев. Америке (на Аляске). В СССР — 13 родов, 54 вида, в т. ч. 2 залётных. Обитают в лесах, садах, зарослях кустарников и тростника или в высокотравье. В кладке 3—12 яиц. Насекомоядны, нек-рые поедают ягоды. Наиб. характерный род — славки (*Sylvia*). Дл. тела 12—15 см. Оперение серое с белым, чёрным или рыжеватым. 17 видов. Распространены в Евразии, Сев. Африке. В СССР — 9 видов; наиб. широко распространены: завирушка (*S. curruca*) и серая славка (*S. communis*), встречаются на В. до Байкала, а также садовая (*S. borin*) и ястребиная (*S. nisoria*) славки. Селятся по опушкам леса, в садах, на лугах в зарослях кустарника. Нек-рые, напр. черноголовая С. (*S. atricapilla*), хорошо поют. 4 вида и 6 подвидов в Красной книге МСОП. Иногда в сем. С. включают корольковых (Maluridae), австралийских славок (Acanthizidae) и американских комароловок (Polioptilidae).

СЛАНОЯ́ГОДНИКОВЫЕ (Haloragaceae), семейство двудольных растений порядка миртовых. Б. ч. водные или болотные травы. Цветки мелкие, б. ч. однополые (растения однодомные), в соцветиях или одиночные. Плод ореховидный или костянковидный. 6 родов, ок. 130 видов, по всему земному шару, но гл. обр. в Юж. полушарии, преим. в Австралии. Самый крупный род (75 видов) — сланоягодник (*Haloragis*). В СССР 1 род — уруть.

СЛЕДЫ́ ЖИ́ЗНИ, биоглифы (от *био*... и glýphō — выдалбливаю, делаю полым, вырезаю), ихнофоссилии (от греч. íchnos — след и лат. fossilis — ископаемый), сохранившиеся следы любых проявлений жизнедеятельности вымерших организмов на поверхности (экзоглифы) или внутри осадочных пород (эндоглифы). Известны следы хождения (отпечатки следов ног), ползания и зарывания (валиковидные образования), питания (остатки повреждённых насекомых в янтаре, содержимое желудка — гастролиты, экскременты — копролиты, следы сверления и т. п.), жилых построек (ходы и норы, оставленные мн. беспозвоночными, разл. сверления в твёрдых породах и в скелетах др. животных), размножения (яйца пресмыкающихся и птиц, икра рыб). К С. ж. иногда относят свидетельства симбиоза, паразитизма, следы патологич. изменений у вымерших организмов (переломов костей, рахита, кариеса и др.). Для разл. групп организмов характерны свои определённые С. ж., позволяющие иногда судить о жизнедеятельности даже тех организмов, к-рые не сохранились в ископаемом состоянии (напр., черви). С. ж. особенно важны в тех случаях, когда не обнаружены скелетные остатки. Напр., многочисл. следы в триасовых породах долины Коннектикута (С.-В. США) свидетельствуют о разнообразной фауне динозавров, хотя их костей не обнаружено. Комплексы С. ж. в отложениях наз. ихноценозами, или палеоихноценозами.

● Габуния Л. К., Следы динозавров, М., 1958; Моссман Д. Дж., Сарджент У. А. С., Следы вымерших животных, «В мире науки», 1983, № 3.

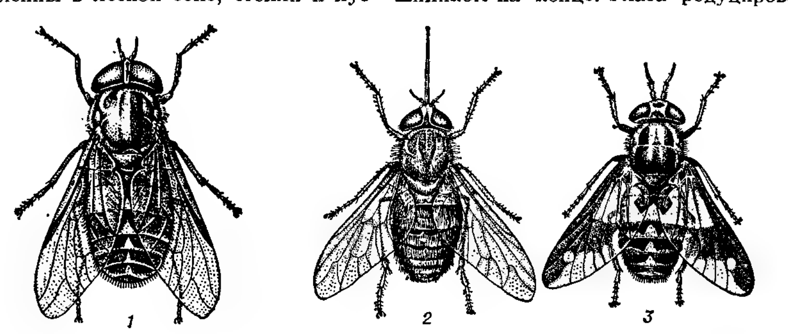
СЛЁЗНАЯ ЖЕЛЕЗА́ (glandula lacrimalis), крупная железа глаза наземных позвоночных, расположенная под верх. веком у заднего (наружного) угла глазницы. Вырабатывает слёзы, у водных млекопитающих — жирный секрет, к-рый предохраняет роговицу от действия воды.

Водянистые выделения С. ж. по слёзному каналу стекают к внутр. углу глаза. Мелкие добавочные С. ж. (у человека от 1 до 22) располагаются в конъюнктиве.

СЛЕПА́Я КИШКА́ (caecum), слепой вырост в начале толстой кишки у мн. млекопитающих и птиц. Отсутствует у нек-рых насекомоядных, неполнозубых, хищных (медведи), парнокопытных (бегемоты), китообразных (зубатые киты). У млекопитающих С. к. обычно непарная, у птиц парная. У клоачных, плотоядных, сумчатых и хищных она незначит. размеров (напр., у кошки ок. 2 см). Наиб. развита у растительноядных форм (копытные, нек-рые сумчатые и грызуны), питающихся богатым клетчаткой кормом, особенно при наличии у них однокамерного желудка (напр., у лошади дл. С. к. до 1 м). У мн. грызунов, нек-рых хищных, полуобезьян, а также у человека С. к. переходит в тонкий вырост — аппендикс. В С. к. млекопитающих осуществляется расщепление клетчатки под влиянием ферментов, выделяемых кишечной флорой.

СЛЕПНИ́ (Tabanidae), семейство прямошовных короткоусых. Дл. 7—30 мм. Тело компактное короткое, крылья широкие сильные. Хоботок колюще-лижущий, легко прокалывает кожу позвоночных. Ок. 3 тыс. видов, распространены широко. В СССР — ок. 200 видов. Многочисленны в лесной зоне, степях и пустынях, держатся обычно по берегам рек и озёр. Хорошо летают, проводя бо́льшую часть времени в воздухе, ориентируются гл. обр. с помощью зрения. Активны днём в тёплое солнечное время. Самки, за небольшим исключением,— кровососы преим. крупных копытных, реже человека. Укусы болезненны, в момент укола самка впрыскивает в ранку слюну, препятствующую свёртыванию крови; обнаруженный в слюне С. фермент гиалуронидаза расщепляет гиалуроновую к-ту соединит. ткани. В зависимости от величины самка высасывает 40—300 мг крови, превышающей (при голодании) её массу в 1,5—3 раза. Самцы встречаются на цветках, питаются разл. жидкостями. Личинки обитают в воде, иле, сырой почве, гниющих растит. остатках; хищные, реже детритофаги. С. могут быть переносчиками возбудителей туляремии, сибирской язвы, инфекц. анемии лошадей, трипаносомозов и др. Широко распространены роды: дождёвки, златоглазики и собственно С. (*Tabanus*); всего ок. 1000 видов. В СССР — 64 вида, гл. обр. на Ю.; в тайге обычны бычий С. (*T. bovinus*) и серый С. (*T. bromius*). Виды рода *Hybomitra* (ок. 150 видов, в СССР — 50) распространены гл. обр. в лесных р-нах, в т. ч. олений С. (*H. tarandina*); С. этого рода составляют значит. часть гнуса.

● Олсуфьев Н. Г., Слепни (Tabanidae), М.—Л., 1937 (Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 7, в. 2).


Слепни: *1* — бычий; *2* — пангоний восточный (*Pangonius pyritosus*); *3* — обыкновенный пестряк (*Chrysops relictus*).

СЛЕПНЯКИ́ (Miridae), семейство клопов. Дл. 2—11 мм. Простых глазков, как правило, нет (отсюда назв.). Св. 6000 видов (самое многочисленное по числу видов сем. клопов), распространены широко. В СССР — св. 800 видов. Большинство — растительноядные (нек-рые специализировались на питании соком грибов и папоротников), есть хищники и со смешанным питанием. У большинства видов, обитающих в СССР, зимует яйцо. Многие С. повреждают культурные растения, напр. бобовым вредит люцерновый С. (*Adelphocoris lineolatus*), свёкле — свекловичные С. (рода *Polymerus*). См. рис. 12 в табл. 30 Б.

СЛЕПО́Е ПЯТНО́ (macula caeca), оптический диск, место выхода зрит. нерва из сетчатки; расположено на дне глаза, немного ниже *жёлтого пятна*. Не воспринимает световых раздражений, т. к. не содержит светочувствит. клеток. К С. п. по поверхности сетчатки сходятся аксоны нервных клеток, к-рые, пройдя через отверстие в склере, образуют зрит. нерв.

СЛЕПОЗМЕ́ЙКОВЫЕ, слепуны (Typhlopidae), семейство змей. Дл. 10—80 см. Тело червеобразное. Чешуя гладкая. Хвост короткий, толстый, с острым шипиком на конце. Глаза редуцированы и скрыты под кожей. На ниж. челюсти пара зубов. Есть рудименты тазового пояса конечностей. 5 родов, самый обширный — слепозмейки (*Typhlops*) со 120 видами, всего св. 170 видов, преим. в тропиках и субтропиках обоих полушарий. В СССР 1 вид — обыкновенная слепозмейка (*T. vermicularis*), дл. 30—35 см, в Закавказье, на Ю. Дагестана, в Ср. Азии. Ведёт подземный, роющий образ жизни, на поверхности появляется после дождей, встречается на бахчах, виноградниках. Не выносит пребывания на солнце (гибнет через 10—15 мин). Питаются С. мелкими беспозвоночными (гл. обр. муравьями, термитами и их личинками и куколками). Яйцекладущие (2—8 продолговатых яиц), нек-рые, напр. *T. diardi* из Юго-Вост. Азии, яйцеживородящие (3—14 детёнышей). См. рис. 1 в табл. 43.

СЛЕПУШО́НКИ (*Ellobius*), род полёвок. Туловище вальковатое, дл. до 13 см, дл. хвоста 0,5—2,2 см. Глаза маленькие. Резцы выдаются из ротовой полости — приспособление для рытья. Образ жизни подземный. Населяют степи и пустыни Евразии, в горах — до выс. 4000 м. В СССР — 4—5 видов; наиб. обычны обыкновенная С. (*E. talpinus*) и восточная С. (*E. tancrei*). У последней в Памиро-Алае обнаружена уникальная изменчивость числа хромосом. Закавказская С. (*E. lutescens*) отличается от др. млекопитающих нечётным числом хромосом у обоих полов (2n = 17). Питаются С. подземными частями растений. См. рис. 18 при ст. *Грызуны.*

СЛЕПЫШО́ВЫЕ (Spalacidae), семейство грызунов. Дл. тела 16—35 см, туловище толстое, без шейного перехвата, хвост короткий (до 3,6 см), наружного уха и глазного отверстия нет, хрусталик редуцирован. 1 или 2 рода, 4—7 видов. В СССР — 3—5 видов рода *Spalax* и 1 вид рода *Nannospalax*. В лесостепях, равнинных и горных степях Юго-Вост. Европы, Сев. Африки, Малой и Передней Азии. В СССР распространены к В. до Волги; изолированно — на С.-З. Казахстана, к Ю. до Б. Кавказа; из Турции заходят в Закавказье. Образ жизни подземный, роют с помощью мощных резцов. Зимой активность понижена. Питаются подземными частями растений, делают запасы. У горных слепышей Балкан, Малой и Передней Азии — широкая межпопуляц. изменчивость хромосом, ведущая к хромосомному видообразованию. С. крайне чувствительны в распашке целины, численность нек-рых видов резко падает. 3 вида в Красной книге СССР. См. рис. 20 при ст. *Грызуны.*

● Топачевский В. А., Слепышовые (Spalacidae), Л., 1969 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, в. 3. Нов. сер., № 99).

СЛИ́ВА (*Prunus*), род деревьев и кустарников сем. розовых. Ок. 30 (при широкой трактовке рода св. 300) видов, в умеренном поясе Европы, Азии и Сев. Америки. В СССР 3—5 видов. Ряд видов — плодовые культуры, живут 20—50 лет. Осн. вид — С. домашняя (*P. domestica*), естественный гибрид, возникший, видимо, на Кавказе от скрещивания тёрна с алычой. Известен только в культуре, насчитывающей 3 тыс. лет. Возделывается в Евразии, Сев. и Юж. Америке; в СССР южнее 60°. Выращивают также С. китайскую, или иволистную (*P. salicina*), и её подвид С. уссурийскую (*P. s. ussuriensis*), алычу, тёрн, С. американскую (*P. americana*) и др. Нек-рые виды декоративны. Ареалы дикорастущих видов сокращаются, растения нуждаются в охране. С. дарвазская (*P. darvasica*) — в Красной книге СССР.

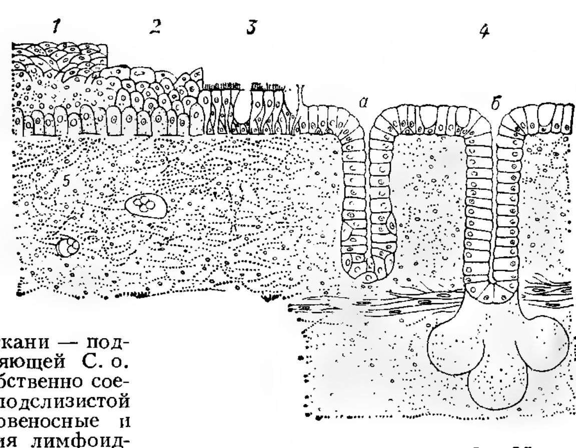
● Еремин Г. В., Витковский В. Л., Слива, М., 1980.

СЛИЗЕВИКИ́ (Myxomycota), миксомицеты (Myxomycetа, или Mycetozoa), группа организмов неясного систематич. положения; традиционно выделялась в отдел низших растений, в совр. зоол. систематике их относят к простейшим. По отсутствию хлорофилла, образованию у большинства С. плодовых тел, сапротрофному (у немногих паразитическому) образу жизни сходны с грибами; способность к активному амёбоидному движению сближает их с животными. Вегетативное тело в виде слизистой, не одетой оболочкой многоядерной (ядра диплоидные) протоплазмы — плазмодия (диам. от неск. мм до 1 м), ярко окрашено (лимонно-жёлтое, розовое, красное, фиолетовое до почти чёрного). В период вегетативного развития свободноживущие С. обитают в сырых, тёмных местах. Выползают на свет для образования на поверхности субстрата плодовых тел — спорангиев и эталиев, в к-рых формируются гаплоидные споры. Последние в воде прорастают в зооспоры, во влажной среде — в миксамёбы. После нек-рого

периода развития зооспоры или миксамёбы попарно копулируют, образуя диплоидные миксамёбы, к-рые, многократно делясь и разрастаясь, формируют плазмодий. У нек-рых С. вегетативная фаза представлена свободноживущими миксамёбами, к-рые способны к агрегации благодаря хемотаксису. Отд. особи, исчерпав запасы пищи, начинают двигаться навстречу друг другу и сливаются. Веществом, вызывающим движение и агрегацию миксамёб, является цАМФ, к-рый у млекопитающих играет роль посредника при действии гормонов. Показано, что почвенные бактерии, к-рыми питаются С., также выделяют цАМФ. Циклы развития сапротрофных и паразитич. С. сходны, но у вторых отсутствуют плодовые тела, функции к-рых выполняют оболочки клеток растений-хозяев. 5 классов: протостелиевые (Protosteliomycetes), миксогастровые (Myxogasteromycetes), акразиевые (Acrasiomycetes), плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycetes) и лабиринтуломицеты (Labyrinthulomycetes); первые 3 — сапротрофы, остальные — паразиты; 70 родов, ок. 500 видов. Большинство С.— космополиты, одни приурочены к тропическим, другие — к умеренным поясам. Нек-рые паразитич. С. причиняют вред с. х-ву, напр. плазмодиофора капустная (*Plasmodiophora brassicae*) вызывает заболевание крестоцветных — т. н. килу. С.— своеобразная группа организмов, вероятно, возникшая из примитивных жгутиковых и рано обособившаяся в процессе эволюции.

СЛИ́ЗИ, вещества растит., животного и микробного происхождения, образующие вязкие водные растворы. С. растений — гидрофильные полисахариды, присутствующие в семенах, корнях и коре и накапливающиеся преим. в слизевых ходах. Нейтральные С. (напр., глюкоманнаны, галактоманнаны) имеют сходство с гемицеллюлозами, кислые — содержат уроновые к-ты и по структуре приближаются к камедям. Способность С. к набуханию в воде способствует поглощению воды семенами и их набуханию при прорастании. Накопление С. в тканях растений (напр., кактусов, молочаев) повышает их засухоустойчивость. С. животных — секреты слизистых желёз, выделяемые на поверхность кожного покрова и во внутр. полости ряда органов. По химич. природе — сложные смеси гликопротеидов. Предохраняют органы и покровные ткани от механич. повреждений, способствуют движению пищи по пищеварит. тракту, а также обладают иммунологич. и бактерицидной активностью. У мн. бактерий клеточная стенка покрыта слизистой капсулой, защищающей патогенные микробы от фагоцитов. Направленное выделение С. обеспечивает перемещение миксобактерий.

СЛИ́ЗИСТАЯ ОБОЛО́ЧКА (tunica mucosa), оболочка, выстилающая у целомич. животных внутр. поверхность пищеварит. и дыхат. органов, мочеполовой системы, придаточных полостей носа, среднего уха, выводных протоков желёз. Толщ. 0,5—4 мм. С. о. постоянно увлажняется выделяемой её железами слизью, к-рая предохраняет внутр. поверхность органов от высыхания, уменьшает трение при прохождении пищи по пищеварит. тракту и т. п. Состоит из одного или нескольких слоёв эпителия, собственно соединительнотканного слоя, прослойки гладких мышц, к-рая граничит с прослойкой рыхлой соединительной ткани — подслизистой оболочкой, отделяющей С. о. от подлежащих тканей. В собственно соединительнотканном слое и в подслизистой оболочке располагаются кровеносные и лимфатич. сосуды, скопления лимфоидной ткани, нервы.



Типы слизистых оболочек у позвоночных (схема): *1* — с многослойным неороговевающим плоским эпителием (из ротовой полости); *2* — с переходным (от плоского к кубическому) эпителием (из мочевого пузыря); *3* — с мерцательным и слизистым эпителием (из трахеи); *4* — с однослойным всасывающим эпителием (*а* — трубчатые, *б* — альвеолярные железы в кишечнике); *5* — соединительнотканный слой.

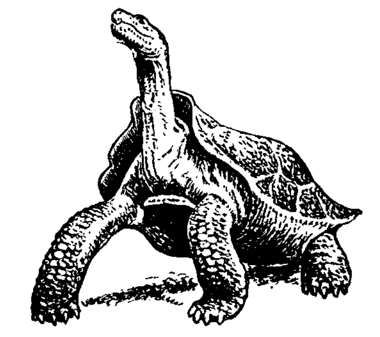
СЛИ́ЗНИ, сборная группа наземных лёгочных моллюсков в осн. стебельчатоглазых, с частично или полностью редуцированной раковиной. Тело червеобразное или цилиндрическое, длина ползущего животного 15—200 мм. Мантия представляет собой обособленный участок спины или покрывает всю спинную часть животного. Более 250 видов. В СССР — ок. 100 видов; наиболее известные относятся к сем. арионид (Arionidae) — 10 видов, лимацид (Limacidae) — 31 вид. Распространены по всему земному шару, преим. лесные животные. Активны ночью, днём держатся в укрытиях. Растительноядные С. питаются преим. водорослями, лишайниками, грибами или с.-х. культурами (сетчатый С.— *Deroceras reticulatum*, виды пармацелл — *Parmacella*), при массовом размножении могут повреждать посевы и молодые посадки. Хищные С. питаются в осн. почвенными олигохетами, а также др. видами моллюсков. См. рис. 19 в табл. 31.

● Лихарев И. М., Виктор А. Й., Слизни фауны СССР и сопредельных стран (Gastropoda terrestria nuda), Л., 1980 (Фауна СССР, Моллюски, т. 3, в. 5. Нов. сер. № 122).

СЛИТНОЖАБЕРНИКООБРА́ЗНЫЕ (Synbranchiformes), отряд костистых рыб. Полифилетич. группа, по-видимому, близкая к окунеобразным. Тело угреобразное, дл. 10—100 см. 3—6 лучей жаберной перепонки. Плават. пузыря нет. Плавники без колючек. Грудные, а также обычно спинной и анальный плавники отсутствуют. Брюшные плавники с 2 лучами или отсутствуют. Чешуя циклоидная или её нет. Жаберные отверстия соединены в единую щель на горле. Жабры обычно редуцированы, в глотке и кишечнике имеются приспособления для возд. дыхания. 1 сем., 4 рода, 12—14 видов, в пресных и солоноватых водах Вост. и Юж. Азии, Зап. Африки, Австралии и тропич. Америки. Обитают в мелких водоёмах, болотах, могут зарываться в ил и ползать по суше. Кучия (*Monopterus cuchia*) из Юж. и Юго-Вост. Азии и ряд др. видов — объект местного промысла.

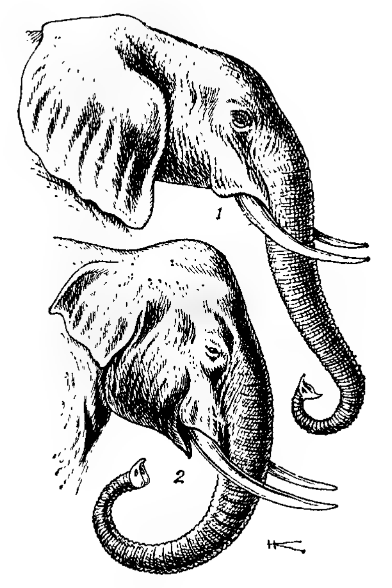
СЛОЖНОЦВЕ́ТНЫЕ, астровые, порядок (Asterales) двудольных растений и единств. семейство (Asteraceae, или Compositae) этого порядка. Травы, реже полукустарники, кустарники, древовидные формы (т. н. розеточные деревья) и деревья (в тропиках). Соцветие — корзинка, содержащая от одного (мордовник) до 1 тыс. и более (подсолнечник) цветков; характерны млечники или схизогенные смоляные ходы. Большинство видов — насекомоопыляемые. Ок. 25 тыс. видов (св. 1000 родов), по всему земному шару, встречаются везде, где возможно существование высших растений. Принимают заметное участие в сложении растит. покрова, напр. в полупустынях, в альп. поясе тропиков. С.— наиб. высокоорганизов. представители высших растений, но положение их в общей системе довольно изолированно, т. к. связи с др. таксонами недостаточно ясны; чаще всего С. (вместе с колокольчиковыми) сближают с предками порядка горечавковых, а также с калицеровыми, аралиевыми и др. Один из гл. очагов развития С. и особенно их наиб. примитивных представителей — сухие нагорья Центр. Мексики. Среди С. масличные (подсолнечник, сафлор и др.), овощные (салат, артишок и др.), лекарств. (полынь цитварная, пижма, ромашка, календула и др.), декор. (напр., виды астры, хризантемы, георгины), сорные (амброзия, осот, василёк, лопух, чертополох и др.) растения. См. табл. 19.

СЛОНО́ВЫЕ ЧЕРЕПА́ХИ, гигантские, или исполинские, черепахи, наиб. крупные пресмыкающиеся сем. сухопутных черепах. 2 вида. Собственно слоновая черепаха (*Testudo elephantopus*, или *Geochelone elephantopus*), с 10 подвидами, часть из к-рых, вероятно, уже истреблена, обитает на о-вах Галапагосского арх. Дл. панциря до 1,5 м, выс. 0,5 м, масса от 100 до 400 кг. С 17 в. её усиленно истребляли ради ценного мяса, жира и яиц. Гигантская С. ч. (*Testudo gigantea*, или *Geochelone gigantea*) сохранилась лишь на атолле Альдабра в Индийском ок. С. ч. растительноядные, откладывают 2—22 яйца. Инкубац. период 6—7 мес. Живут до 100—150 лет. Оба вида в Красной книге МСОП.



Галапагосская слоновая черепаха.

СЛОНЫ́, слоновые (Elephantidae), семейство млекопитающих отр. хоботных. Известны из верхнего миоцена — нижнего плиоцена Экв. Африки. Затем С. широко распространились по Африке, проникли в Евразию и Сев. Америку. К концу плейстоцена ареал С. резко сократился. Совр. С. сохранились лишь в Африке южнее Сахары и на Ю. Азии. Крупные животные: выс. тела в плечах



Головы слонов: *1* — африканского саванного; *2* — индийского.

до 4—4,5 м, масса до 5 (изредка до 7,5) т, самки мельче самцов; встречаются карликовые формы. Африканский С. более крупный, чем индийский. Органом осязания, обоняния (хорошо развито) и хватания служит подвижный хобот. Щёчные зубы по мере стирания замещаются новыми (зубы сменяются в течение жизни 6 раз). Сильно развитые вторые верхние резцы (бивни) имеют постоянный рост. Живут С. 70—80 лет, половозрелости достигают в 10—20 лет, беременность 22—24 мес. Рождают одного детёныша массой ок. 100 кг. Растительноядные. В поисках пищи совершают большие переходы (до 100 км в сутки), могут свободно двигаться в чащах и по болотам, легко взбираются на крутые горные склоны, хорошо плавают. Живут семейными группами (ок. 10 самок со слонятами), самцы держатся в одиночку или образуют стада холостяков. При высокой плотности населения образуют стада (иногда по неск. десятков и даже сотен голов), включающие большое число семей и одиночек.

2 рода, в каждом по одному виду. Африканский С. (*Loxodonta africana*) с двумя подвидами (иногда их рассматривают как самост. виды): саванновый, или кустарниковый, С. (*L. a. africana*) обитает гл. обр. в облесённой саванне Вост. и Юж. Африки, лесной С. (*L. a. cyclotis*) — гл. обр. в дождевых тропич. лесах Зап. Африки. Ареал и численность африканского С. сокращаются из-за разрушения местообитаний и браконьерской охоты ради бивней (слоновой кости), в результате к-рой, по данным МСОП, ежегодно уничтожается ок. 70 тыс. животных. За последние 100 лет численность сократилась почти на 2 млн. и в 1980-е годы оценивается примерно в 1300 тыс. голов. Осн. поголовье — в резерватах и нац. парках Заира, Танзании, Судана, Кении, Замбии. Индийский С. (*Elephas maximus*) населяет лесные области Юго-Вост. Азии, хорошо приручается, используется в качестве рабочего животного. Его ареал и численность также сокращаются преим. из-за сведения лесов. Оба вида в Красной книге МСОП.

● Насимович А. А., Африканский слон, М., 1975; Дуглас-Гамильтон И. и О., Жизнь среди слонов, пер. с англ., М., 1981.

СЛУХ, способность организма человека и животных воспринимать звуки. С. есть у мн. насекомых, всех позвоночных и наиб. развит у млекопитающих. У большинства позвоночных звуковые колебания, проходя через ушную раковину и наружный слуховой проход (наружное ухо), вызывают колебания барабанной перепонки, передающиеся через систему сочленённых между собой косточек (среднее ухо) жидкостным средам (перилимфе и эндолимфе) улитки (внутреннее ухо). Возникшие в жидкостях колебания передаются улитковой перегородке (основной, или базилярной, мембране) с расположенным на ней кортиевым органом. Поскольку механич. свойства вдоль базилярной мембраны меняются, звуки разных частот действуют на неё по-разному: высокочастотные вызывают колебания макс. амплитуды у основания улитки, а низкочастотные — у её вершины, чем обеспечивается первичный частотный анализ звуков. В кортиевом органе механич. энергия колебаний преобразуется в возбуждение фонорецепторов (волосковых клеток), в свою очередь вызывающее возбуждение волокон слухового нерва, по к-рому электрич. импульсы передаются в центр. отделы слуховой системы. Возможно также проведение звука к улитке через кости черепа (костная проводимость). Чувствительность С. оценивается по абсолютному порогу слышимости, т. е. миним. интенсивности звука, улавливаемой ухом. Чем меньше величина порога слышимости, тем выше чувствительность С. Диапазон воспринимаемых звуковых частот характеризуется т. н. кривой слышимости, т. е. зависимостью абс. порога слышимости от частоты тона. Человек воспринимает частоты от 16—20 Гц (более низкие частоты не воспринимаются как непрерывный звук) примерно до 16—20 кГц (возможно, и более высокие частоты — ультразвуковые — при проведении звука через кости черепа). Наиб. низкий порог слышимости у человека наблюдается при частотах 1—3 кГц. При действии звуков очень высокой интенсивности (шума) у человека возникает болевое ощущение, порог к-рого лежит ок. 140 дБ, а звук в 150 дБ становится непереносимым. Для разных животных характерен разл. диапазон воспринимаемых частот (напр., у насекомых 0,2—500 кГц, у рыб 50 Гц — 5 кГц, у дельфинов 100 Гц — 200 кГц). В целом среди позвоночных птицы обладают большей чувствительностью С., чем пресмыкающиеся, а диапазон С. млекопитающих перекрывает диапазон С. пресмыкающихся и птиц.

Различит. возможности С. оцениваются дифференциальными порогами (ДП), т. е. минимальным улавливаемым изменением к.-л. параметра звука, напр. его интенсивности или частоты. У человека (в ср. диапазоне интенсивностей и частот звуковых сигналов) ДП по интенсивности равен 0,3—0,7 дБ, по частоте 2—8 Гц. Усиление звука повышает различит. способности С. (уменьшает ДП), что проявляется также при восприятии речевых сигналов и тональных интервалов в музыке (способность человека давать абс. оценки высоты муз. звуков наз. абсолютным С.). Информация о звуках может накапливаться во времени, что проявляется в снижении порогов слышимости и ДП по интенсивности и частоте при возрастании (до определ. пределов) длительности звуков. Восприятие звуков может ухудшаться (до полного исчезновения) в присутствии др. звуков (явление маскировки). При длит. действии сильных звуков чувствительность С. понижается (явление адаптации). Пространств. положение источника звука позволяет определять бинауральный слух. Ряд животных (летучие мыши, дельфины, нек-рые птицы) обладают особым видом пространств. С. — *эхолокацией*. Физиол. механизмы С. окончательно не выяснены. Частотный анализ, осуществляемый С., рассматривается как результат спектрального разложения звуковых колебаний вдоль базилярной мембраны улитки (основы этих представлений сформулированы Г. Гельмгольцем в 19 в.) с последующим возбуждением связанных с этими участками волокон слухового нерва и групп нейронов центр. отделов слуховой системы — теория «места». Эта теория дополнена принципом временного анализа частоты звуков (анализ их периодичности), а также описанием обострения частотного анализа С. по сравнению с частотным анализом в улитке. См. также ст. *Биоакустика* и лит. при ней.

● Физиология сенсорных систем, ч. 2, Л., 1972 (Руководство по физиологии); Попов А. В., Акустическое поведение и слух насекомых, Л., 1985.

СЛУ́ХА О́РГАНЫ (organa audites), воспринимают и анализируют звуковые колебания. У мн. беспозвоночных, примитивных хордовых и даже рыб С. о. воспринимают как звуковые, так и механич. (вибрационные) колебания низкочастотного диапазона. Из беспозвоночных настоящие С. о. развиты только у насекомых (тимпанальные, хордотональные, джонстоновы и др. органы). У наземных позвоночных С. о. являются частью *слуховой системы*. С. о. наиб. развиты у млекопитающих, т. к. слух у них имеет доминирующее значение для пространств. ориентации и коммуникации.

СЛУХОВА́Я СИСТЕ́МА, слуховой анализатор, совокупность механич., рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих звуковые колебания. Строение С. с., особенно её периферич. отдела, у разных животных может различаться. Так, типичный приёмник звука у насекомых — тимпанальный орган, одним из приёмников звука у костистых рыб является плават. пузырь, колебания к-рого под влиянием звука передаются на веберов аппарат и далее на внутр. ухо. У земноводных, пресмыкающихся и птиц во внутр. ухе развиваются дополнит. (по сравнению с рыбами) рецепторные клетки (напр., базилярная папилла). У высших позвоночных, в т. ч. у большинства млекопитающих, С. с. состоит из наружного, среднего и внутр. уха, слухового нерва и последовательно соединённых нервных центров (осн. из них — ядра кохлеарные и верхней оливы, задние бугры четверохолмия, внутр. коленчатое тело, слуховая область коры головного мозга). Развитие центр. отдела С. с. находится в зависимости от экологич. факторов, от значения С. с. в поведении животных. Волокна слухо-

вого нерва идут от улитки в кохлеарные ядра. Волокна от правого и левого кохлеарных ядер идут на обе симметричные стороны С. с. В верх. оливе сходятся афферентные волокна от обоих ушей. В частотном анализе звуков существ. роль играет улитковая перегородка — своеобразный механич. спектральный анализатор, функционирующий как ряд взаимно рассогласованных фильтров, пространственно рассеянных вдоль улитковой перегородки, амплитуда колебаний к-рой составляет от 0,1 до 10 нм (в зависимости от интенсивности звука). Для центр. отделов С. с. характерно пространственно упорядоченное положение нейронов с макс. чувствительностью к определ. частоте звука. Нервные элементы С. с. обнаруживают, помимо частотной, определ. избирательность к интенсивности, длительности звука и др. Нейроны центральных, особенно высших отделов С. с., избирательно реагируют на сложные признаки звуков (напр., на определ. частоту амплитудной модуляции, на направление частотной модуляции и движения звука).

● Руководство по физиологии органов чувств насекомых, М., 1977; Богословская Л. С., Солнцева Г. Н., Слуховая система млекопитающих, М., 1979.

СЛУХОВО́Й НЕРВ, преддверно-улитковый нерв (nervus acusticus, n. vestibulocochlearis), VIII пара *черепномозговых нервов*; чувствительный нерв.

СЛЮНА́, прозрачный вязкий секрет слюнных желёз, выделяемый в ротовую полость. В состав слюны входит вода (98,5—99,5%) и растворённые в ней неорганич. и органич. соединения. С. имеет слабокислую или слабощелочную реакцию (pH 5,6—7,6). За сутки человек выделяет до 1,5—2,0 л С., крупные с.-х. животные — от 40 до 120 л.

Консистенция и химич. состав пищи, особенности жизнедеятельности определяют характер слюноотделения и состав С. Главная функция С. в процессе пищеварения состоит в смачивании пищи для облегчения жевания и прохождения её через пищеварит. канал. Пищеварит. функцию выполняет С. ряда насекомых, брюхоногих моллюсков. Напр., в С. шелкопряда, пустынной саранчи, нек-рых полужесткокрылых и тараканов содержатся осн. ферменты пищеварения. У нек-рых брюхоногих моллюсков С. содержит ферменты, расщепляющие углеводы. В состав С. нек-рых млекопитающих (грызунов, кроликов, приматов и человека) входит амилаза. В С. мн. хищных улиток присутствуют аспарагиновая и серная к-ты, что позволяет им растворять раковину жертвы. С. змей содержит ядовитые вещества и используется в качестве средства защиты и нападения. С. кольчатых червей и нек-рых птиц богата соединениями, к-рые используются как склеивающее вещество при постройке гнезда. С. кровососущих животных (пиявки, комары, клещи) обычно содержит антикоагулянты (гирудин и др.), препятствующие свёртыванию крови.

СЛЮННЫ́Е ЖЕ́ЛЕЗЫ, ротовые железы (glandulae salivales), экзокринные железы у нек-рых беспозвоночных и наземных позвоночных, открывающиеся в ротовую полость и вырабатывающие слюну. Среди беспозвоночных есть у нек-рых групп червей, моллюсков, паукообразных и у большинства насекомых. Нижнегубные С. ж. гусениц превратились в шёлкоотделительные железы. С. ж. имеются у всех позвоночных, кроме рыб. У земноводных есть межчелюстная, а у бесхвостых ещё и боковые нёбные и язычные железы. У пресмыкающихся развиты нёбные, подъязычные, губные и зубные железы. У ядовитых змей одна из верхнезубных желёз специализирована на синтез яда, её проток входит в полость ядовитого зуба. У птиц С. ж. развиты слабо, но у зерноядных есть нёбные, подчелюстные и заднегубные железы. У млекопитающих кроме многочисл. мелких желёз, расположенных в слизистой оболочке языка, губ, щёк, твёрдого и мягкого нёба, имеются 3 пары крупных С. ж. (околоушная, подъязычная и подчелюстная), размещённых за пределами ротовой полости и сообщающихся с ней системой протоков. По форме концевых отделов С. ж. обычно делятся на альвеолярный, альвеолярно-трубчатый и смешанный типы. Показано, что С. ж. могут выполнять и эндокринные функции. Так, в подчелюстной железе грызунов обнаружен гормон роста, оказывающий влияние на открытие век, прорезывание зубов, развитие шёрстного покрова и на др. процессы. Деятельность С. ж. регулируется нервным центром, находящимся в продолговатом мозге.

СМЕ́НА ФУ́НКЦИЙ, один из способов преобразования органов в эволюции, при к-ром одна из второстепенных функций органа под влиянием изменений отношений организма и внеш. среды становится более важной, чем прежняя гл. функция. При С. ф. соответственно изменяется и направление эволюц. преобразований органа, т. к. естеств. отбор совершенствует структуру органа в первую очередь по отношению к его гл. функции. С. ф. впервые описана А. Дорном (1875). Возможность С. ф. основана на *мультифункциональности органов*. Механизм С. ф. связан с процессами *преадаптации*. Напр., подъязычная дуга висцерального черепа последовательно сменила следующие осн. функции: защита и опора соотв. части глотки и пары жабер у предков рыб, участие в механизме вентиляции жабер у низших рыб, опора для жаберной крышки у костных рыб, передача звуковых колебаний и глотание у наземных позвоночных. У растений лепестки венчика цветка произошли от листьев, сменивших функцию фотосинтеза на функцию привлечения насекомых для опыления.

● Дорн А., Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций, пер. с нем., М.—Л., 1937.

СМЕ́РТНОСТЬ, интенсивность процесса гибели особей в популяции. С. выражается числом особей, умерших или погибших за определ. период на нек-рой территории или акватории по отношению к условному их числу (к 100 или 1000); иногда используют удельную оценку С.— в расчёте на одну особь в единицу времени. Период времени, для к-рого оценивают С., может варьировать от часов и суток для мелких организмов (бактерии, простейшие) до года для крупных (млекопитающие, птицы). Ср. *Рождаемость*.

СМЕРТЬ, прекращение жизнедеятельности организма, гибель его как обособленной целостной системы. У многоклеточных организмов С. особи сопровождается образованием мёртвого тела (у животных — трупа). В зависимости от причин, вызвавших наступление С., у высших животных различают С. естественную (физиологическую), наступающую в результате длит. постепенного угасания осн. жизненных отправлений организма в процессе *старения*, и преждевременную С., вызываемую болезненными состояниями организма, поражением его жизненно важных органов. С. теплокровных животных и человека связана с прекращением прежде всего дыхания и кровообращения. У одноклеточных организмов (напр., простейших), наряду со С., сопровождающейся образованием трупа, индивидуальная жизнь прекращается в результате деления особи и образования вместо неё двух новых. Учение о С.— танатология. См. также *Продолжительность жизни*.

СМИ́ЛАКС (*Smilax*), род растений сем. смилаксовых. Кустарниковые (иногда вечнозелёные) или травянистые двудомные лианы, дл. до 15—20 м. Листья цельные, с усиками в основании черешка. Цветки мелкие, в пазушных соцветиях; плод — ягода. Размножаются семенами, к-рые разносятся птицами. Св. 200 (по др. данным, ок. 350) видов, в тропич., субтропич. и отчасти умеренных поясах обоих полушарий, но гл. обр. в Юго-Вост. Азии. Растут в горных лесах и кустарниковых зарослях; часто образуют труднопроходимые заросли, т. к. их вьющиеся или лазящие стебли снабжены твёрдыми, направленными вниз шипами. В СССР 3 вида: 2 на Кавказе, в т. ч. С. высокий, или павой (*S. excelsa*), и С. Максимовича (*S. maximowiczii*), на юге Приморского кр. Корни и корневища нек-рых видов, напр. С. лекарственного (*S. officinalis*), С. китайского (*S. china*), известных под назв. сарсапариль, содержат сапонины и издавна используются в медицине. С. высокий разводится как декор. растение в Крыму.

СМИ́ЛАКСОВЫЕ, порядок (Smilacales) и семейство (Smilacaceae) однодольных растений. Порядок С. очень близок к порядку лилейных. Многолетние травы, полукустарники или кустарники, часто вьющиеся или лазящие. Листья б. ч. цельные. Цветки чаще в соцветиях, обоеполые или однополые, правильные, обычно 3-членные. Гинецей синкарпный, реже паракарпный, обычно из 3—6 плодолистиков. Завязь — б. ч. нижняя. Плод — коробочка или ягода. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. 6 сем.: С., триллиевые (Trilliaceae), диоскорейные (Dioscoreaceae) и др. В сем. С. (часто включают в порядок лилейных) б. ч. корневищные лианы с тонкими стеблями, покрытыми колючками или шипами. Цветки обычно однополые и двудомные, мелкие, невзрачные, опыляются насекомыми. Завязь верхняя. Плод — ягода. 3—4 рода, более 200 (по др. данным, ок. 370) видов, в тропич., субтропич. и отчасти теплоумеренном поясах; в СССР 1 род, самый крупный в сем.,— смилакс.

СМОЛЁВКА (*Silene*), род растений сем. гвоздичных. Многолетние (реже однолетние) травы, редко полукустарнички с супротивными листьями. Цветки обоеполые, реже однополые, одно- или двудомные, белые, розовые, пурпурные. Плод — трёхгнёздная коробочка. Ок. 500 видов, в умеренном, субтропич. и отчасти арктич. поясах Сев. полушария (преим. в Средиземноморье); в СССР — ок. 200 видов, гл. обр. на Ю. Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии. Мн. однолетники, напр. С. вильчатая (*S. dichotoma*), засоряют посевы, растут на пустырях и т. п. Многолетние виды обычно обитают на каменистых и песчаных местах, нередко образуя дерновины. С. обыкновенная, или хлопушка (*S. vulgaris*), встречается по сухим лугам и склонам, в кустарниках, на вырубках, иногда как сорняк. С. поникшая (*S. nutans*) растёт в светлых лесах, рощах, по лесным склонам. Оба вида (а также нек-рые др.) выделяют нектар (испускают аромат) вечером и ночью, опыляются ночными бабочками. С. бесстебельная (*S. acaulis*) — арктоаль-

пийское подушковидное растение. Нек-рые виды разводят как декоративные. Иногда в род С. включают дрёму. 3 вида, в т. ч. редкий эндемик Европ. части СССР С. меловая (*S. cretaceae*),— в Красной книге СССР.

СМОЛЁВКИ (*Pissodes*), род жуков сем. долгоносиков. Дл. 4—10 мм. Тело тёмно-бурое или рыжее с рисунком из пёстрых чешуек. Распространены в хвойных лесах Палеарктики и Сев. Америки. В СССР — 12 видов. Личинки развиваются под корой, реже — в шишках; жуки грызут молодые побеги и тонкие стволики. Обитатели стволов откладывают яйца в кору. Ходы личинок обычно образуют звездообразную фигуру. Генерация одногодовая, но жуки живут 2—3 года. Наряду с короедами серьёзно повреждают хвойные породы. С. сосновая стволовая (*P. pini*), дл. 7—9 мм, повреждает сосну и лиственницу; С. точечная (*P. notatus*), дл. 5—7 мм, — сосну; на месте проколов коры остаются блестящие точки застывшей смолы (отсюда назв. этого вида). См. рис. 26, 27 в табл. 29.

СМО́ЛКА (*Viscaria*), род многолетних трав сем. гвоздичных. Стебли под верх. узлами и ось соцветия обычно смолистые, клейкие (отсюда назв.). Цветки в цимозных соцветиях, собранных в кистевидную метёлку. 5 видов, в холодном и умеренном поясах Сев. полушария. В СССР — 2 вида, в т. ч. С. обыкновенная (*V. vulgaris*, или *V. viscosa*), в Европ. части и отчасти в Зап. Сибири; на суходольных лугах, полянах, опушках, в светлых лесах, на вырубках; иногда образует заросли. Цветки (малиново-красные) опыляются преим. пчёлами. С. обыкновенную и С. альпийскую (*V. alpina*) разводят как декоративные. С. включают иногда в род лихнис, или зорька (*Lychnis*).

СМО́ЛЫ ПРИРО́ДНЫЕ, продукты жизнедеятельности смолоносных растений, накапливающиеся в смоляных ходах ствола, корней и листьев, в желваках коры и иных вместилищах. Состоят гл. обр. из смоляных к-т, одно- или многоатомных спиртов (резинолов), эфиров смоляных к-т и резинолов или одноатомных фенолов, инертных углеводородов. Смолоносные растения относятся к 26 сем. (араукариевые, кипарисовые, зонтичные, бобовые и др.), из к-рых половина распространена в тропиках. Для стран умеренного климата важное значение имеют растения из сем. сосновых. С. п. образуются эпителиальными клетками, выстилающими смоляные ходы, как побочный продукт обмена веществ, часто совместно с эфирными маслами. Их биол. функции связаны, по-видимому, с защитой растений-продуцентов от поедания животными, от заражения паразитич. грибами и т. д. Добывают С. п. из жидкостей (бальзамов), к-рые выделяются на поверхность коры деревьев самопроизвольно или при её ранении (напр., канифоль, мастикс, сандарак); нек-рые ископаемые С. п. извлекают из земли (напр., янтарь). До 30-х гг. 20 в. С. п. были осн. плёнкообразующими компонентами для лакокрасочных материалов, а также использовались как связующее в произ-ве клеёв, сургуча, мед. пластырей, жеват. резинки, в качестве пропитки для текстиля, бумаги и др. Заменяются синтетич. полимерами. В совр. пром-сти сохранили значение гл. обр. канифоль, в меньшей степени — шеллак, янтарь.

СМОЛЯ́НЫЕ ХОДЫ́, смоляные каналы (resinifera canales), длинные трубчатые межклетники, возникающие в результате расщепления тканей (т. е. схизогенно) и заполненные смолой (живицей). Смола выделяется в С. х. выстилающими эпителиальными клетками. С. х. характерны для хвойных, аралиевых, встречаются также у зонтичных и сложноцветных.

СМОРО́ДИНА (*Ribes*), род листопадных, реже вечнозелёных кустарников сем. крыжовниковых. Побеги гладкие, реже с колючками. Листья очередные, простые, часто опушённые, иногда с желёзками. Цветки в кистях, реже в пучках или одиночные. Обоеполые или однополые. Плод — ягода. Ок. 150 видов, в холодном и умеренном поясах Евразии, Сев. и Юж. Америки, в Африке (Атласские горы); растут преим. в сырых лесах, по берегам рек и болот, мн. виды в горах (до 2500—4000 м). В СССР — ок. 40 видов, гл. обр. в Вост. Сибири, на Д. Востоке и в Ср. Азии. Виды объединяют в 3 группы. Из группы чёрных С. в культуре С. чёрная (*R. nigrum*), С. дикуша, или алданский виноград (*R. dicuscha*), и нек-рые др. Для них характерен специфич. запах благодаря наличию желёзок на ниж. стороне листьев и в др. частях растения. Цветки самоопыляющиеся. Плоды образуются в осн. на однолетних побегах. К группе красных С. относятся С. обыкновенная (*R. vulgaris*), С. красная (*R. rubrum*) и др. В культуре как лекарств. растения известны с кон. 14 в., как ягодные — с 16 в. Виды группы золотистых С. эндемичны для Сев. Америки. В культуре С. золотистая (*R. aureum*), С. душистая (*R. odoratum*) и др. Используются как ягодные кустарники, декор. виды — в озеленении. С. армянская (*R. armenum*), С. уссурийская (*R. ussuriense*) и С. мальволистная (*R. malvifolium*) — в Красной книге СССР.

СМОРЧО́К (*Morchella*), род дискомицетов порядка пецицовых (Pezizales). Апотеции крупные, выс. 6—15 см, шир. 1,5—5,0 см, прямостоячие, мясистые, с разделением на ножку и шляпку. Ножка цилиндрич., толщиной до 2—3 см. Шляпка, краями сросшаяся с ножкой, коричневатого цвета, коническая, с ячеистой поверхностью; ячейки выстланы гимениальным слоем. Аски цилиндрич., длинные (до 350 мкм). Споры одноклеточные. 6 видов, в умеренном поясе Сев. полушария и в Австралии, на полянах в смешанных и хвойных лесах, особенно на кострищах и местах лесных пожаров, на опушках, в горах. Напочв. сапротрофы. Встречаются рано весной. Съедобны после отваривания. С. степной (*M. steppicola*) — в Красной книге СССР.

СНЕГИ́РЬ (*Pyrrhula pyrrhula*), птица сем. вьюрковых. Дл. в среднем 16 см. Верх головы и хвост чёрные, спина серая, брюшко у самцов красное, у молодых птиц и самок — бурое; у самцов, обитающих на Ю.-В. Сибири, Сахалине и Курильских о-вах, брюшко серое, бока головы красные (их иногда выделяют в отд. вид — *P. griseiventris*). Распространён в Евразии; в СССР — в лесной зоне (кроме Сев. Якутии) и в горных лесах Кавказа. Зимой кочует, часто появляясь близ жилья, где кормится семенами сирени, крапивы или почками, в г. ч. и плодовых растений, выкусывая их клювом, как кусачками. Гнёзда на деревьях (преим. на ели), в кладке 4—5 яиц. Песня — скрипучие звуки. См. рис. 17 в табл. 46.

СНЕ́ЖНАЯ КОЗА́ (*Oreamnos americanus*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела 150—175 см, выс. в холке 90—105 см. Рога у самцов и у самок почти одинаковой длины (до 30 см). Шерсть густая, длинная, белая, с очень тонким и лёгким подшёрстком («пухом»). Обитает в Скалистых горах (к Ю. до сев. штатов США), выше границы леса. Держится поодиночке или небольшими группами. Питается травами, побегами кустарников и деревьев. В помёте 1 детёныш (редко 2). Малочисленна. См. рис. 17 при ст. *Полорогие*.

СНЕ́ЖНЫЙ БАРА́Н, чубук, толсторог (*Ovis canadensis*), млекопитающее рода горных баранов. Дл. тела до 180 см, выс. в холке до 105 см, масса до 140 кг. Самки значительно меньше самцов. Рога у самцов дл. до 111 см (по изгибу), в обхвате до 36 см, у самок — маленькие. В Сев.-Вост. Азии и в Сев. Америке (к Ю. до Мексики). Гон в ноябре — декабре. С. б. Сев. Америки — в Красной книге МСОП. В СССР 4 подвида, объединяемые нек-рыми систематиками в особый вид *O. nivicola*, в горах Вост. Сибири до З. Чукотки и Камчатки. Путоранский С. б.— в Красной книге СССР.

СНЕ́ЖНЫЙ БАРС, ирбис (*Uncia uncia*), млекопитающее сем. кошачьих. Единств. вид рода. Иногда С. б. включают в род больших кошек. Дл. тела 103—130 см, хвоста 80—105 см. Похож на леопарда, но окраска дымчато-серая, с тёмными кольцами. Мех густой, пушистый, такой же и на хвосте. В горных хребтах Центр. и Ср. Азии. В СССР — от Амударьи до Байкала, ранее обитал в Саянах. Держится в высокогорьях (обычно выше 2000 м), часто у границы вечного снега; на зиму спускается в пояс хвойных лесов. Активен преим. в сумерки, иногда днём. Детёнышей 1—5, обычно 2—3. Осн. пища — горные копытные (гл. обр. козлы), а также зайцы, сурки и т. п. В СССР численность и ареал сокращаются (ок. 2000 особей в нач. 80-х гг.). В неволе размножается. В Красных книгах МСОП и СССР.

СНОВИДЕ́НИЯ, субъективно переживаемые психич. явления, возникающие во время естеств. сна у человека. Обычны при пробуждениях, гл. обр. из фазы т. н. быстрого сна, или в течение неск. минут после её завершения. Как правило, С. быстро забываются. Предполагают, что С. есть и у высших животных (на основе резких движений и звуков, издаваемых ими во время быстрого сна). С. носят непосредственно чувственный, гл. обр. зрительный, характер, обычно объединены связным сюжетом, фантастичны и эмоциональны, в отличие от мыслеподобных переживаний, обнаруживаемых обычно при пробуждениях из медленного сна. Спящий может выступать в С. зрителем или участником (пассивные и активные С.). В активных С. усилены фазические проявления быстрого сна (см. *Сон*). В течение ночи С. переживаются неск. раз (в связи с циклич. наступлением быстрого сна), становясь к утру более эмоц. и насыщ. событиями. Общепринятой теории С. нет. Предполагают, что С. играют важную роль в процессах адаптации организма к эмоц. стрессу, консолидации следов памяти, творчества.

СНЫТЬ (*Aegopodium*), род растений сем. зонтичных. Многолетние травы с длинным ползучим корневищем и дважды тройчатыми или тройчатоперистыми листьями. Лепестки белые, редко розовые. Зонтики без обёртки и обёрточки; плод яйцевидный. 7 видов, в Европе и в умеренном поясе Азии; в СССР — 5 видов. С. обыкновенная (*A. podagraria*) образует в широколиств. лесах густые заросли, состоящие б. ч. только из стеблей и

листьев, т. к. под пологом леса С. обычно не цветёт. Часто встречается как сорное в садах, парках и на огородах. Интенсивно размножается вегетативно с помощью корневищ. Молодые листья пригодны в пищу. Медонос.

СО́БОЛЬ (*Martes zibellina*), млекопитающее рода куниц. Дл. тела 32—58 см, самки мельче самцов. Дл. хвоста до 19 см. Мех густой, пушистый, нежный, красивого светлого или чёрно-бурого (особенно у баргузинских С.) цвета. Ранее был распространён от Сев. Двины и Мезени до Тихого ок., включая ряд прилегающих о-вов, а также в МНР, на С.-В. Китая, на Корейском п-ове и в Японии. Неумеренный промысел привёл в 20 в. к падению численности и сокращению ареала (почти исчез в Европ. части СССР). С 1935 по 1940 в СССР был запрещён промысел С., организованы заповедники и произведена реакклиматизация (с 1949 по 1970). Совр. ареал в СССР — от Урала до Тихого ок. (см. карту при ст. *Ареал*). В зап. части ареала, где С. встречается в одних местообитаниях с куницей, они скрещиваются между собой, образуя гибриды — кидасы. С.— типичный обитатель горной и равнинной тайги, гл. обр. кедровых и елово-пихтовых лесов. Питается разнообразной животной и растит. пищей. Наземный зверёк, на деревья влезает редко. Гон в июне — июле, беременность с латентной стадией 245—298 сут. Детёнышей в помёте 1—7. Лактация ок. 2 мес. Ценный объект пушного промысла и звероводства; составляет основу нац. пушного богатства страны. См. рис. 1 при ст. *Куньи*.

СОВИ́НЫЕ, настоящие совы (Strigidae), семейство совообразных. Лицевой диск округлый, глаза крупные, цевки укороченные, когти гладкие. У птенцов пуховый наряд сменяется сочетанием пухового и перьевого (т. н. мезоптиль). У мн. видов на голове «ушки» из удлинённых перьев (видовой признак). 28 родов, 123 вида, от арктич. тундр до тропич. лесов. В СССР — 17 видов: 4 вида совок, обыкновенный филин, рыбный филин, белая сова, ястребиная сова, 3 вида сычей, иглоногая сова, 3 вида неясытей, ушастая и болотная совы. Питаются разл. животными (в т. ч. мышевидными грызунами), к-рых ловят ночью, нек-рые виды активны и днём. В Красных книгах МСОП (3 вида и 9 подвидов) и СССР (1 вид — рыбный филин). См. рис. 2—15 при ст. *Совообразные*.

СОВИ́НЫЙ ПОПУГА́Й, какапо (*Strigops habroptilus*), птица отр. попугаеобразных; единств. вид подсем. Strigopinae. Дл. ок. 60 см. Оперение мягкое, серовато-зелёное с чёрными крапинами. Лицевые перья образуют лицевой диск, как у сов, и, возможно, выполняют локационную функцию, т. к. С. п. активен ночью. Почти не летает, лишь на бегу помогает взмахами крыльев. Был широко распространён в Нов. Зеландии (сохранился лишь на Ю.-З. Южного о-ва). Обитает в лесах, скрываясь днём в норах или расселинах скал; ночью по протоптанным им тропам выходит кормиться ягодами или соком растений (жуёт листья и побеги, не срывая их). Находится на грани исчезновения (в 1961 было ок. 100 особей), в Красной книге МСОП. См. рис. 5 в табл. 47.

СО́ВКИ, ночницы (Noctuidae), семейство бабочек; подразделяется примерно на 15 подсем. (принадлежность нек-рых из них к совкам спорна). Крылья в размахе обычно 25—35 мм, у обитающей в Бразилии *Thysania agrippina* — самой крупной бабочки в мире — до 300 мм; передние — б. ч. удлинённые, треугольные, у большинства серые или бурые, иногда яркие или с металлич. блеском; характерен рисунок из 3 пятен и неск. волнистых поперечных полос, задние — шире, более округлые, серые, беловатые, реже с ярким рисунком (напр., у орденских лент). Св. 25000 видов (самое богатое видами сем. чешуекрылых), распространены широко; в СССР — св. 2000 видов. Бабочки активны преим. ночью и в сумерках. Гусеницы голые, с малозаметными щетинками, у стрельчаток (подсем. Acronictinae) волосистые. Полифаги, питаются листьями, иногда выедают плоды или стебли, изредка живут на лишайниках, опавших листьях, в подземных частях растений или хищничают. Зимует куколка (ок. 1/3 всех видов), реже — гусеница, яйцо или бабочка, у нек-рых видов зимующая стадия не фиксирована. Многие С. повреждают с.-х. и лесные культуры, напр. озимая С., капустная С. (*Mamestra brassicae*), сосновая С. (*Panolis flammea*). 8 видов в Красной книге СССР. См. рис. 16 в табл. 27.

СО́ВКИ (*Otus*), род совиных. Почти все имеют перьевые «ушки». Пальцы не оперённые. В окраске преобладают рыжеватые тона. Дл. 15—30 см. 33 вида, гл. обр. в тропиках и субтропиках; в СССР — 4 вида, в т. ч. сплюшка (*O. scops*). Обитают в лесах, а также в саваннах, степях, культурном ландшафте. В кладке 3—7 яиц. Преим. энтомофаги. 2 вида и 4 подвида в Красной книге МСОП. См. рис. 2, 13 при ст. *Совообразные*.

СОВООБРА́ЗНЫЕ (Strigiformes), отряд птиц. Известны с нижнего эоцена Сев. Америки. Филогенетически, вероятно, близки к козодоеобразным. Имеют конвергентное сходство с дневными хищными птицами, но отличаются от них отсутствием зоба и наличием длинных слепых кишок. Дл. от 12 (крошечный

Совообразные: *1* — сипуха (*Tyto alba*); *2* — сплюшка (*Otus scops*); *3* — белая сова (*Nyctea scandiaca*); *4* — рыбный филин (*Ketupa blakistoni*); *5* — обыкновенный филин (*Bubo bubo*); *6* — ястребиная сова (*Surnia ulula*); *7* — иглоногая сова (*Ninox scutulata*); *8* — мохноногий сыч (*Aegolius funereus*); *9* — серая неясыть (*Strix aluco*); *10* — ушастая сова (*Asio otus*); *11* — болотная сова (*Asio flammeus*); *12* — норная, или кроличья, сова (*Speotyto cunicularia*); *13* — белолицая сплюшка (*Otus leucotis*); *14* — очковая сова (*Pulsatrix perspicillata*); *15* — лающая, или моргающая, сова (*Ninox connivens*).

сыч) до 84 см (бородатая неясыть), самки крупнее самцов. Оперение густое, мягкое, часто с маскирующей окраской. Голова большая, оперение на передней части образует лицевой диск. Относительно большие глаза обращены вперёд, общее поле зрения сравнительно невелико— 110°, поле бинокулярного зрения 60—70°, т. е. гораздо больше, чем у др. птиц. Хрусталик закреплён неподвижно. Ограниченность общего поля зрения компенсируется большой подвижностью шеи и быстротой поворота головы. Все С. хорошо видят и днём, и в густые сумерки; в полной темноте ловят добычу только на слух. Наруж. слуховые раковины большие, асимметричные (как и кости, окружающие орган слуха), в связи с чем звуки принимаются с нек-рой разницей во времени, что позволяет точно лоцировать их источник. Клюв крючковидный, не сильный. Добычу схватывают и умерщвляют мощными лапами с острыми и крупными когтями. Полёт бесшумный, манёвренный. За исключением брачного периода, когда кричат по ночам (от свиста до устрашающего гуканья и «хохота»), молчаливы. 3 сем., в т. ч. 2 совр.: совиные и сипуховые, всего 133 вида. С. распространены широко (кроме Антарктики), от тундр до тропич. лесов и пустынь; в СССР — 18 видов обоих совр. семейств. Большинство оседлые. Моногамы. Гнёзда обычно в дуплах или нишах, у нек-рых — на земле или на деревьях в старых гнёздах др. крупных птиц. В кладке от 1—2 (у крупных С.) до 10—12 (у мелких) яиц. Насиживает только самка, начиная с первого яйца, поэтому птенцы в одном гнезде различаются по размерам; вылупляются покрытые белым пухом, слепые. Выкармливают оба родителя. У С. резко выражена зависимость числа птенцов в выводке от обилия пищи. В связи с сокращением численности ряда видов С. находятся под охраной во мн. странах мира, в т. ч. в СССР (с 1964). В Красных книгах МСОП (4 вида и 9 подвидов) и СССР (1 вид).

● Пукинский Ю. Б., Жизнь сов, Л., 1977; Owls of the world, their evolution, structure and ecology, ed. by J. A. Burton [a. o.], N. Y., 1973.

СОЕДИНИ́ТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ (textus conjunctivus), ткань животного организма, развивающаяся из мезенхимы и выполняющая опорную, трофич. и защитную функции. Особенность строения С. т. — наличие хорошо развитых межклеточных структур: коллагеновых, эластических и ретикулярных волокон и бесструктурного осн. вещества, содержащего большое кол-во мукополисахаридов. В зависимости от функции в организме, состава клеток, типа и свойств межклеточных структур, ориентации волокон и т. п. выделяют собственно С. т., костную и хрящевую ткани, а также ретикулярную, жировую и богатую пигментными клетками ткани, к-рые вместе с кровью и лимфой объединяют в систему тканей внутр. среды. Собственно С. т. подразделяют на оформленную, или ориентированную (волокна закономерно ориентированы — сухожилия, фасции, связки, склера глаза и др.), и неоформленную, или диффузную (волокна соединены в пучки, расположенные неупорядоченно), в к-рой выделяют плотную (напр., соединительнотканная основа кожи) и рыхлую (напр., подкожная клетчатка, ткань, заполняющая промежутки между внутр. органами и сопровождающая кровеносные сосуды). В рыхлой С. т. имеются гистиоциты, тучные, жировые, пигментные, плазматич. клетки, разл. виды лейкоцитов крови, она создаёт внутр. среду, через к-рую происходит доставка питат. веществ клеткам и удаление продуктов их метаболизма, т. е. участвует практически во всех физиол. и патологич. реакциях организма. В С. т. преим. опорного типа (костная, хрящевая ткани) преобладают межклеточные структуры, а клетки представлены гл. обр. фибробластами и аналогичными им хондробластами и остеобластами. Для С. т. с выраженными трофич. и защитными функциями (ткани внутр. среды) характерно относительно большое число и разнообразие свободных клеток.

● Хрущов Н. Г., Гистогенез соединительной ткани, М., 1976; Серов В. В., Шехтер А. Б., Соединительная ткань, М., 1981.

СОЗРЕВА́НИЕ ПЛОДО́В, совокупность морфол., биохимич. и физиол. изменений в плодах растений, в результате к-рых семена становятся полноценными зачатками новых растений. С. п. начинается после отцветания и заканчивается иногда после съёма плодов (напр., у томата). В период С. п. идёт интенсивный приток белков, жиров, углеводов, формируются семена и околоплодник. С. п. способствует этилен, накапливающийся в созревающих плодах и подавляющий биосинтез ауксинов, к-рые задерживают процесс созревания. Большую роль играет процесс дыхания, снабжающий ткани плода энергией. Завершается С. п. постепенным обезвоживанием семян и затуханием процессов жизнедеятельности. Околоплодник приобретает окраску и аромат (для съедобных плодов — вкус), свойственные спелому плоду. Для монокарпич. растений С. п.— заключит. этап развития. См. также *Климактерий*.

СО́ЙКА (*Garrulus glandarius*), птица сем. вороновых. Дл. в среднем 35 см, оперение пушистое, рыхлое, у сгиба крыла голубое «зеркальце», на голове широкий хохол (заметен при тревоге). Распространена в Евразии (исключая север) и в Сев.-Зап. Африке; в СССР — в листв. и смешанных лесах к югу от 60—62° с. ш., в лесах Крыма и Кавказа. Зимой и осенью кочует. Гнёзда на деревьях. Делая на зиму запасы желудей, С. способствует расселению дуба. Иногда разоряет гнёзда мелких птиц. См. рис. 14 в табл. 46.

СОКОЛИ́НЫЕ (Falconidae), семейство соколообразных. Дл. 15—66 см. У большинства на надклювье предвершинный зубец. Ноздри с кожным бугорком в середине отверстия. 3 подсем. (в т. ч. каракары), 5 родов, ок. 60 видов. Распространены широко (исключая Антарктику). В СССР — 11 гнездящихся видов, в т. ч. пустельга, дербник, кобчик и чеглок.

Большинство видов С. (36) относятся к роду соколов (*Falco*), для к-рых характерны длинные и острые крылья. Ареал как у семейства. В СССР — 11 гнездящихся видов, в т. ч. кречет, балобан, сапсан, средиземноморский сокол, или рыжеголовый балобан (*F. biarmicus*), и 1 залётный — лаггар (*F. jugger*). Встречаются преим. в открытых биотопах. Гнездятся на деревьях, занимая гнёзда др. птиц, на земле, скалах или высоких строениях (башни, колокольни). Животноядные. Крупные С. используются как ловчие птицы (в т. ч. на аэродромах для охраны взлётных полос от птиц). В Красных книгах МСОП (4 вида и 5 подвидов) и СССР (5 видов).

СОКОЛООБРА́ЗНЫЕ, дневные хищные птицы (Falconiformes), отряд птиц. Известны с нижнего эоцена. Дл. от 15 до 120 см. Самки, как правило,

Головы соколообразных: *1* — тетеревятника (*Accipiter gentilis*); *2*— сапсана (*Falco peregrinus*), у к-рого на клюве хорошо виден предвершинный зубец.

крупнее самцов. Клюв загнут крючком, края острые, режущие, основание покрыто восковицей. Когти острые (лишь у грифов тупые). Крылья либо узкие, острые, приспособленные для быстрого полёта, либо широкие, позволяющие парить в поисках добычи. Ноги мощные. 2 подотр.: американские грифы и нормальные хищные птицы (Falcones) с 4 сем.— секретари, ястребиные, скопиные и соколиные. Распространены всесветно, кроме Антарктики. В сев. части ареала большинство видов перелётные или совершают кочёвки. Моногамы, пары соединяются на ряд лет. В кладке (у большинства раз в год) у крупных видов 1—2 яйца, у мелких до 7. Насиживает преим. самка; выкармливают птенцов самка и самец (1,5—4 мес). Птенцы вылупляются зрячие, покрытые пухом (лишь у грифов голые). Животноядны, часто всеядны. Играют важную роль в регуляции численности грызунов и др. животных. В связи с резким сокращением численности большинства видов во мн. странах мира, в т. ч. в СССР (с 1964), С. находятся под охраной. В Красных книгах МСОП (16 видов и 15 подвидов) и СССР (18 видов).

СОКРАТИ́ТЕЛЬНАЯ ВАКУО́ЛЬ, постоянный или временный органоид, участвующий в выделении воды и растворённых веществ, а также в регуляции осмотич. давления у одноклеточных (пресноводные, нек-рые мор. и эндопаразитич. простейшие). У разл. инфузорий число С. в.— от 1 до 100. С. в.— заполненная жидкостью полость в цитоплазме, окружённая мембраной; у амёб на внеш. поверхности мембраны находятся многочисл. митохондрии. У инфузорий по радиальным направлениям к центр. резервуару С. в. подходят пульсирующие канальцы (5—7), по к-рым поступает жидкость. С. в. работают ритмически, попеременно то расширяясь и медленно наполняясь жидкостью, то сокращаясь и выталкивая содержимое наружу через выводной канал. Частота сокращений С. в. находится в обратной зависимости от темп-ры и солёности окружающей среды.

СОЛАНИ́НЫ, гликоалкалоиды, содержащиеся в растениях рода паслён. Углеводная часть в них представлена 1—3 моносахаридами (глюкоза, галактоза, рамноза), агликон — стероидным алкалоидом соланидином. Особенно много С. в верхушках побегов и цветках картофеля. Обладают горьким вкусом и, как полагают, наряду с др. алкалоидами предохраняют растения от поедания животными.

СОЛЕМИ́И (*Solemya*), род мор. двустворчатых моллюсков сем. Solemyidae. Раковина (дл. до 6 см) тонкая, с необызвествлёнными узкими светлыми полосками. Ок. 7 видов, распространены широко (в СССР отсутствуют). У одних видов пищеварит. система нормально развита, у др. наблюдаются разные стадии её атро-

фии вплоть до полной редукции (напр., у *S. reidi*). Такие виды живут в необычных условиях, напр. на побережьях, занятых пром. предприятиями, свалками, где в грунте присутствует сероводород. Предполагают, что они питаются с помощью окисляющих сероводород бактерий, обитающих в жабрах либо свободно живущих в грунте, но к-рых моллюск отфильтровывает и переваривает в клетках жабер. Возможный объект разведения в мор. водоёмах с сероводородным заражением. См. рис. 14 при ст. *Двустворчатые моллюски*.

СОЛЕНОГА́СТРЫ, бороздчатобрюхие (Solenogastres), класс боконервных моллюсков (по др. системе, подкласс аплакофор). Тело (дл. от 0,5 мм

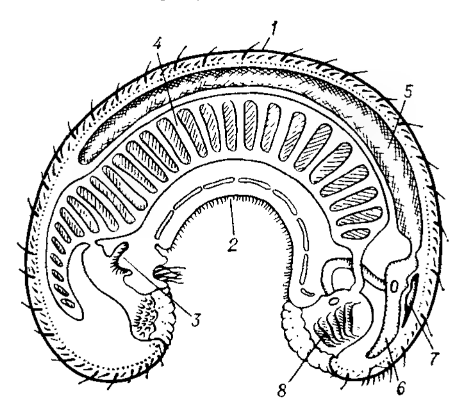


Схема организации соленогастров: *1* — кутикула мантии, покрытая спикулами; *2* — рудимент ноги; *3* — радула; *4* — средняя кишка с печёночными карманами; *5* — гонада; *6* — перикард; *7* — сердце; *8* — дыхательные складки.

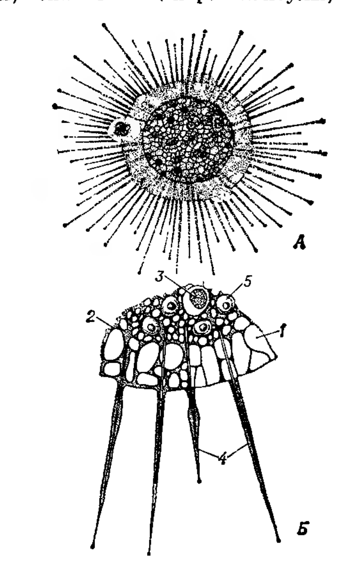
до 25 см) вальковатое, почти цилиндрическое, сильно вытянуто в длину (внешне сходны с червями), почти целиком обрастает мантией. Кутикула мантии толстая, внутри неё располагаются известковые полые спикулы. Раковина отсутствует. На брюшной стороне у большинства С. есть бороздка, в к-рой расположен покрытый ресничным эпителием мускулистый валик (рудимент ноги). Радула часто редуцирована. Система С. разработана плохо; ок. 200 видов; в СССР немногочисленны (напр., *Proneomenia sluiteri* — в Баренцевом м.). Гермафродиты. Малоподвижны, обитают либо в илистых грунтах, питаясь детритом, либо (большинство) паразитируют на восьмилучевых кораллах. См. также рис. 2 в табл. 31.

СОЛЕНОСТЕ́ЛА (от греч. sōlēn — трубка и *стела*), один из типов строения центр. цилиндра (стелы) стебля растений (папоротников); разновидность *сифоностелы*. Подробнее см. *Стелярная теория*.

СОЛЕНОЦИ́ТЫ (от греч. sōlēn — трубка и . . . *цит*), терминальные (концевые) клетки, слепо замыкающие каналец протонефридия. Тело клетки продолжается в длинную тонкую трубку, внутри к-рой один или неск. жгутиков обеспечивают поток жидкости в нефридиальный канал. Усложнение протонефридиев проявляется в объединении трубок С., слиянии головок С. или их расположении на вершине протонефридия. С. наз. также циртоцитами.

СОЛЕУСТО́ЙЧИВОСТЬ, устойчивость растений к повыш. концентрации солей в почве, в питат. растворе. С. растений обеспечивается рядом механизмов и адаптаций: повышением осмотич. давления клеточного сока (с 5—10 атм до 20 атм и выше), что облегчает поступление воды из почвы с высокой концентрацией солей, способностью растений регулировать содержание солей в тканях путём их выделения через листовые волоски или солевые железы (у тамарикса, у нек-рых мангровых) или накоплением воды в тканях (напр., у суккулентов из сем. маревых), фильтрацией солевого раствора через плазмалемму клеток корневой паренхимы (напр., у полыни, ризофоры). Иногда удаление избытка солей происходит путём сбрасывания листьев (у видов ситника, астры и др.). Любое растение приспосабливается к высокому содержанию солей в процессе онтогенеза в соответствии со своей наследственностью (адаптация зависит от вида засоления). При хлоридном засолении растения становятся мясистыми (суккулентами), при сульфатном — обычно приобретают ксероморфную структуру.

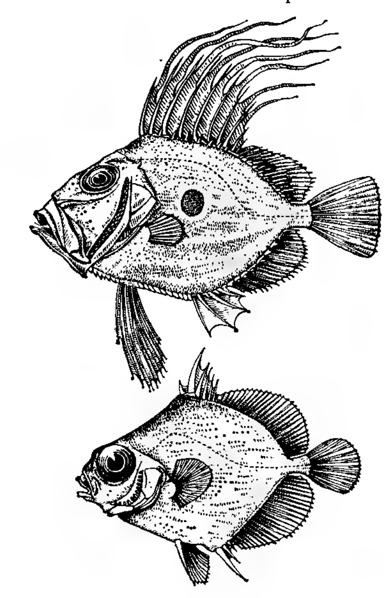
СО́ЛНЕЧНИКИ (Heliozoa), группа простейших (ранее подкласс) подтипа саркодовых. Размеры клетки обычно 0,1—0,3 мм. В отличие от радиолярий, она без центр. капсулы, чаще



Солнечник *Actinosphaerium eichhorni*: *А* — общий вид; *Б* — участок тела при большем увеличении: *1* — эктоплазма; *2* — эндоплазма; *3* — пища; *4* — аксоподии; *5* — ядро.

всего шаровидная, с радиально расходящимися аксоподиями. По оси каждой аксоподии проходит пучок микротрубочек. Часть С. лишена минер. скелета, у нек-рых он из кремнезёма. У вегетативных форм одно или неск. ядер (иногда до 200). Размножение бесполое (деление надвое, почкование) и половое (с образованием амёбоидных, реже жгутиковых гамет). Нек-рые С. могут целиком переходить в жгутиковую форму. Инцистируются при неблагоприятных условиях и перед половым размножением. Питаются С. водорослями, простейшими, коловратками и др.

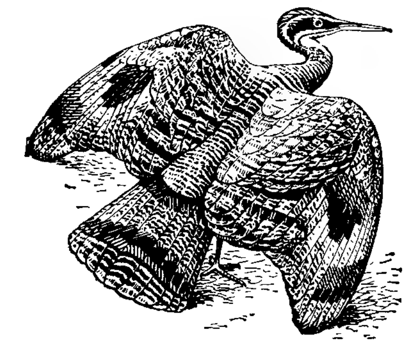
СОЛНЕЧНИКООБРА́ЗНЫЕ (Zeiformes), отряд костистых рыб. Известны с палеоцена. Родственны бериксообразным. Дл. 10—80 см, масса до 8 кг. 5—8 лучей жаберной перепонки. Закрытопузырные. Плавники с колючками. Спинных плавников 2, брюшные — с 6—10 лучами. Чешуя ктеноидная. 5—6 сем., в т. ч. солнечниковые (Zeidae) и ореосомовые (Oreosomatidae); св. 10 родов, ок. 50 видов, в тропич. и умеренных водах всех океанов. В Чёрном м. изредка встречается обыкновенный солнечник (*Zeus faber*). Придонные рыбы, нек-рые живут на глуб. до 1000 м. Питаются планктоном и мелкой рыбой. Объект местного промысла.



Солнечникообразные: вверху — обыкновенный солнечник (*Zeus faber*), внизу — колючий солнечник (*Neocyttus rhomboidalis*).

СО́ЛНЕЧНОЕ СПЛЕТЕ́НИЕ (plexus solaris), чревное сплетение, совокупность крупных нервных узлов и ветвей, расположенных в брюшной полости у начала чревной и краниальной (верхней) брыжеечной артерий. Самое крупное сплетение симпатич. нервной системы в организме позвоночных. С. с. составляют левый и правый чревные и непарный краниальный брыжеечный узлы, а также большой и малый чревные нервы каждой стороны и ветви блуждающих нервов. В узлах С. с. начинаются постганглионарные симпатич. волокна, к-рые иннервируют органы брюшной полости и образуют нервные стволы, отходящие и распределяющиеся радиально (отсюда назв.).

СО́ЛНЕЧНЫЕ ЦА́ПЛИ (Eurypygidae), семейство журавлеобразных. Древняя примитивная группа, близкая к кагу. Единств. вид — солнечная цапля (*Eury-*



pyga helias). Дл. ок. 45 см. Изящные пёстро окрашенные птицы. Распространены в тропич. заболоченных лесах Центр. и Юж. Америки. Держатся скрытно по

берегам водоёмов. Самцы токуют на солнечных полянах, широко раскрывая хвост и крылья. Наземные птицы, гнёзда обычно на деревьях, иногда на земле. В кладке 2 яйца. Насиживают самка и самец. Питаются насекомыми, рачками и мелкой рыбой, к-рых ловят на мелководье.

СОЛНЦЕЦВЕ́Т (*Helianthemum*), род растений сем. ладанниковых (Cistaceae) порядка фиалковых. Кустарнички, полукустарники или однолетние травы. Листья супротивные, с прилистниками. Цветки всегда обращены к солнцу (отсюда назв.), б. ч. жёлтые, гомогамные (одновременно созревают рыльце и тычинки), в кистевидных соцветиях; опыление насекомыми, у нек-рых видов имеются клейстогамные цветки. Плод — коробочка. Св. 100 видов, в Европе, Средиземноморье, Зап. и Ср. Азии, Африке; растут б. ч. по сухим каменистым склонам, степям и пустыням. В СССР — 22 вида, гл. обр. на Кавказе, а также в Европ. части и Ср. Азии. Нек-рые С. разводят как декоративные. С. арктический (*H. arcticum*) — в Красной книге СССР.

СОЛОВЬИ́ (*Luscinia*), род дроздовых. Дл. в среднем 16,5 см. 2 вида: обыкновенный, или восточный, С. (*L. luscinia*), распространённый на В. Европы и в Зап. Сибири, и южный С. (*L. megarhynchos*), населяющий Европу, Сев. Зап. Африку и Юго-Зап. Азию; в СССР — на Ю. страны к В. до предгорий Тянь-Шаня. Перелётные птицы. Обитают по опушкам леса, в садах, парках, предпочитают влажные биотопы. Гнёзда на земле или пеньках. Песня состоит из свистовых, щёлкающих и рокочущих звуков (до 24 колен). С. способны к подражанию — если особенно хорошо поёт один самец, то улучшается пение всех самцов в округе (напр., славились курские соловьи); если хорошие певцы выловлены, то новое поколение поёт хуже. Иногда род С. понимают очень широко, включая в него зарянок, варакушку, красношеек (*Calliope*), синего С. (*Larvivora*) и С.-свистуна (*Pseudoaedon*).

СОЛО́ДКА, лакричник, лакрица (*Glycyrrhiza*), род растений сем. бобовых. Многолетние травы с ползучим корневищем и непарноперистыми, часто клейкими листьями. Цветки обычно лиловатые, в пазушных кистях; опыление преим. шмелями и длиннохоботковыми пчёлами. Ок. 15 видов, в умеренном и субтропич. поясах Евразии и Америки, в Сев. Африке и Австралии; в СССР — 7 видов, гл. обр. в степной, полупустынной и пустынной зонах, часто на солонцах. С. голая (*G. glabra*), произрастающая на Ю. Европ. части, Кавказе, в Казахстане и Ср. Азии, и С. уральская (*G. uralensis*) — в Казахстане, на Ю. Сибири и в Ср. Азии,— осн. источники лекарств. средства, т. н. солодкового, или лакричного, корня, к-рый используется также в пищ. пром-сти (при изготовлении халвы), в пивоварении и для технич. целей. См. рис. 11 в табл. 20.

СОЛОНГО́Й (*Mustela altaica*), млекопитающее рода ласок и хорьков сем. куньих. Дл. тела 21—29 см, хвоста 9—15 см. Тело гибкое, приземистое. Мех короткий, желтовато-палевый. В горных р-нах Азии (исключая северные), на Ю. до Тибета; в СССР — в Казахстане, Ср. Азии, на Алтае, в Забайкалье и на Ю. Приморья. Живёт в норах грызунов, в каменистых россыпях, тугаях и тростниковых зарослях. Беременность 30—40 сут. В помёте 1—8 детёнышей. Лактация 34—41 сут. Питается в осн. мелкими позвоночными и насекомыми. Промысловое значение невелико. Близкий вид — индийский С. (*M. kathiah*), от Гималаев до Индокитая, Ю. и В. Китая.

СОЛЬПУ́ГИ, фаланги, бихорки (Solifugae), отряд паукообразных. Близки к ложным скорпионам и по ряду признаков — к пальпиградам. Дл. 1—7 см. Головогрудь расчленена на передний отдел и сегменты 3 задних пар конечностей. Массивное брюшко из 10 сегментов. Крупные клешневидные хелицеры выдвинуты вперёд. Тело и конечности густо покрыты волосками и щетинками. Дыхание трахейное. Ок. 800 видов, наиб. многочисленны в аридных областях тропиков и субтропиков; в СССР — ок. 70 видов, на Ю. Европ. части, в Закавказье, Казахстане и Ср. Азии. Подвижные ночные хищники. Неядовиты. См. рис. 7 при ст. *Паукообразные*.

● Бялыницкий-Бируля А. А., Фаланги (Solifuga), М.—Л., 1938 (Фауна СССР. Паукообразные, т. 1, в. 3).

СОЛЯ́НКА (*Salsola*), род растений сем. маревых. Однолетние травы, кустарники, полукустарники и полукустарнички. Цветки обоеполые, часто протогиничные, сидят б. ч. по одному в пазухах прицветных листьев или образуют колосовидное или метельчатое соцветие. Из сегментов околоцветника при плодах образуются крылья. Самоопыление, реже анемофилия и отчасти энтомофилия. Св. 200 видов, в пустынях и полупустынях Евразии и Африки, заносные в Америке и Австралии. В СССР — 65 видов, гл. обр. в Ср. Азии; растут б. ч. на солончаках, солонцах, песках; играют важную роль в формировании пустынных сообществ. Многие С. — ценный пастбищный корм для верблюдов, овец и коз, напр. С. деревцевидная, или боялыч (*S. arbuscula*), С. южная, или курай (*S. australis*). С. Палецкого (*S. paletzkiana*) и С. Рихтера, или черкез (*S. richteri*),— закрепители песков. С. Рихтера — лекарств. растение. Ок. 30 видов (помимо указанных для СССР), прежде относимых к С., теперь выделяют в роды *Climacoptera* и *Aellenia*. С. Тамамшян (*S. tamamschjanae*) — в Красной книге СССР. См. рис. при ст. *Маревые*.

СО́МА (от греч. sṓma — тело), совокупность клеток многоклеточного организма (исключая половые). Противопоставление половых и соматич. клеток связано с теорией зародышевой плазмы А. Вейсмана, выдвинутой им на рубеже 19—20 вв. Согласно этой теории, «наследственное вещество» — зародышевая плазма — содержится только в половых клетках, а остальные (соматич.) клетки лишены большей части зародышевой плазмы. Из этого вытекало принципиальное, по Вейсману, различие между С. и половыми клетками. Установлено, что как половые, так и соматич. клетки несут полный набор генов, хотя в соматич. клетках каждый ген представлен двумя аллелями, и противопоставление их в этом отношении не имеет смысла. Хотя термин «С.» вышел из употребления, термин «соматич. клетки» используется очень широко. У эукариотич. микроорганизмов аналог соматич. клеток — вегетативные клетки.

СОМАТИ́ЧЕСКАЯ НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА (sistema nervosum somaticum), часть *периферической нервной системы*, состоящая из чувствит. и двигат. нервных волокон, иннервирующих опорно-двигат. аппарат и кожу.

СОМАТИ́ЧЕСКИЙ (от греч. sṓma, род. падеж sṓmatos — тело), телесный, относящийся к телу. С. мускулатура — мускулатура тела. В генетике С. — относящийся к клеткам тела (не к гаметам), напр. С. мутация.

СОМАТОГА́МИЯ (от греч. sṓma, род. падеж sṓmatos — тело и ... *гамия*), слияние двух вегетативных клеток первичного (гаплоидного) мицелия у базидиальных грибов. В результате С. образуется базидия с базидиоспорами.

СОМАТОПЛЕ́ВРА (от греч. sṓma, род. падеж sṓmatos — тело и *плевра*), наружный (париетальный) листок боковой пластинки у зародышей хордовых. Из С. образуется внеш. париетальная выстилка брюшной и грудной (плевральной) полостей и наруж. стенка сердечной сумки — перикард. Мезенхимные клетки, выселяющиеся из С., образуют скелет конечностей. У зародышей высших позвоночных образуется внезародышевая С., к-рая вместе с внезародышевой эктодермой участвует в образовании амниона и хориона. Ср. *Спланхноплевра*.

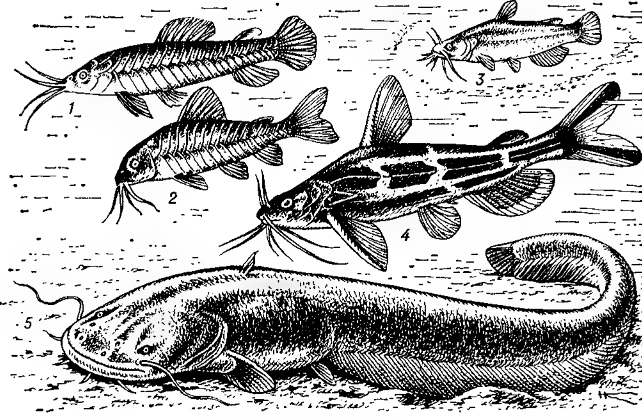
СОМАТОТРОПИ́Н, гормон роста, соматотропный гормон, гормон позвоночных, вырабатываемый ацидофильными клетками передней части аденогипофиза; ускоряет рост, участвует в регуляции обмена белков, углеводов, липидов. По химич. природе — белок, строение к-рого видоспецифично (у человека полипептидная цепь С. состоит из 191 аминокислотного остатка; мол. м. 21 500). Действие С. на ростовые и анаболич. процессы, а также нек-рые др. его эффекты сложны, неоднотипны для разных тканей и связаны с регулирующим влиянием ряда др. гормонов (в частности, гипоталамич. *рилизинг-гормонов* — соматолиберина и соматостатина, а также гистогормонов соматомединов). Избыточное или недостаточное образование С. в раннем возрасте приводит соответственно к гигантизму и карликовости. У взрослых избыток его вызывает акромегалию.

СОМИ́ТЫ (от греч. sṓma — тело), первичные сегменты тела, парные метамерные образования, на к-рые разделяется в ходе зародышевого развития вся мезодерма (у кольчатых червей, членистоногих и др. беспозвоночных) или дорсальная часть её, примыкающая к нервной трубке и хорде (у хордовых). Как правило, С. образуются последовательно от переднего конца тела к заднему. У всех хордовых каждый С. в ходе его дальнейшего развития разделяется на дерматом, миотом и склеротом. С. определяют метамерию зачатков эктодермального происхождения или образующихся при участии *эктодермы*: спинальных нервных ганглиев у позвоночных, конечностей у беспозвоночных.

СОМО́ВЫЕ (Siluridae), семейство пресноводных рыб отр. сомообразных. Дл. до 5 м, масса до 300 кг (обыкновенный сом). Тело голое. Анальный плавник длинный. На верх. челюсти 2 усика, на нижней — 2 или 4. 2 рода (*Silurus* и *Parasilurus*), ок. 10 видов, в пресных водоёмах Евразии; в СССР — 3 вида. Обыкновенный сом (*Silurus glanis*) живёт в водоёмах Европ. части СССР (кроме басс. Сев. Ледовитого ок.), в басс. Аральского м., вселён в р. Мургаб, есть в Амуре. Половая зрелость в 4—5 лет. Нерест весной или в нач. лета. Плодовитость 11—480 тыс. икринок. Самец охраняет гнездо с икрой. На Д.

Востоке (в Амуре, оз. Ханка и др.) обитают сом Солдатова (*S. soldatovi*) и амурский С. (*Parasilurus asotus*), к-рый был выпущен в басс. Байкала и там широко распространился. С. — хищники (могут нападать на водоплавающую птицу). Питаются рыбами (в т. ч. промысловыми). Обыкновенный С. — важная промысловая рыба; др. виды — объекты местного промысла.

СОМООБРА́ЗНЫЕ (Siluriformes), отряд костистых рыб. Известны с эоцена. Родственны карпообразным. Дл. от неск. см до 5 м. Есть веберов аппарат. 2-й, 3-й и 4-й позвонки сращены. Открытопузырные. На челюстях имеются зубы. Колючки в плавниках или есть, или отсутствуют. Брюшные плавники абдоминальные. На рыле обычно неск. пар усиков. Тело голое или покрыто костными пластинками. Ок. 30 сем., в т. ч. косатковые, сомовые, электрические сомы, ариевые, каллихтовые, кошачьи сомы (Ictaluridae), багариевые (Sisoridae), угрехвостые сомы (Plotosidae), кольчужные сомы (Loricariidae) и др.; ок. 1200 видов, значит. часть в тропиках и субтропиках Америки, Африки и Азии. Все С., кроме ариевых и угрехвостых, обитают в пресных водах. Хищники и эврифаги. В СССР 4 сем.: сомовые, косатковые, багариевые (туркестанский сомик — *Glyptosternum reticulatum* — в горных реках Памира) и кошачьи сомы (североамериканский сом *Amiurus nebulosus* акклиматизирован в Белоруссии). Многие С. — объект промысла, нек-рых разводят в аквариумах.



Сомообразные: *1* — каллихт *Callichthys callichthys*; *2* — коридорас *Corydoras aeneus*; *3* — сомик-кошка (*Amiurus nebulosus*); *4* — косатка-скрипун (*Pseudobagrus fulvidraco*); *5* — обыкновенный сом (*Silurus glanis*).

СОН, физиол. состояние мозга и организма в целом, характеризующееся значит. обездвиженностью, почти полным отсутствием реакций на внеш. раздражители и одновременно особой организацией активности нейронов головного мозга. Состояние С. наступает периодически в соответствии с биоритмом «сон—бодрствование». С. обычен у гомойотермных животных (птиц, млекопитающих), возможно, в редуцированной форме существует и у высших пресмыкающихся. Периоды бездеятельного состояния свойственны и холоднокровным животным, однако нет оснований считать их функционально соответствующими С. высших животных и человека. Совр. представления о С. сформировались в 50—70 х гг. 20 в. благодаря графич. регистрации физиол. процессов на электроэнцефалограмме (ЭЭГ), электромиограмме (ЭМГ) и др. Установлено, что С. включает по меньшей мере 2 состояния — фазы С. Для фазы т. н. медленного С. характерны медленные колебания электрич. потенциала. У млекопитающих эта фаза усложняется — к медленным колебаниям присоединяются веретенообразные вспышки ускоренных ритмов, т. н. сонные веретёна (13—16 колебаний потенциала в 1 с). У крыс, собак и др. животных в фазе медленного С. выделяют 3 стадии (дремота, лёгкий и глубокий медленный С.), а у человека — 4 (дремота, стадия сонных веретён и 2 стадии т. н. дельта-С. — по преобладанию в ЭЭГ дельта-волн — 0,5—2 колебаний в 1 с). В фазе медленного С. тонус скелетных мышц понижен, движения глаз отсутствуют или носят маятникообразный характер. Фаза т. н. быстрого С. наступает обычно после медленного С. и характеризуется низкоамплитудной учащённой ритмикой в ЭЭГ, сходной с картиной бодрствования или дремоты. Сопровождается резким угнетением спинномозговых рефлексов, увеличением мозгового кровотока и др. (тонические сдвиги), быстрыми движениями глаз, подёргиваниями конечностей, ушей, вибрисс, особыми разрядами в мозге и др. (фазические сдвиги). При пробуждении после быстрого С. человек часто сообщает о *сновидениях*. Последоват. фазы медл. и быстрого С. образуют цикл С., отражающий, как полагают, фундаментальный биоритм «покой—активность», период к-рого обычно пропорционален весу мозга и продолжительности жизни (у человека он равен 90—100 мин). У новорождённых преобладает быстрый С., по мере развития организма его доля уменьшается, а продолжительность медленного С. увеличивается, появляются сонные веретёна. У молодых людей (15—20 лет) дельта-С. составляет 20—25%, стадия сонных веретён — 50%, быстрый С. — 20% общего времени С. К старости время дельта-С. убывает вплоть до его исчезновения, а продолжительность быстрого С. уменьшается. У китообразных отсутствует угнетение двигат. системы (признак быстрого С.) в связи с необходимостью спать на плаву. Полушария их мозга поочерёдно пребывают в состоянии С. или бодрствования. Механизмы, реализующие состояние медл. С. (т. н. синхронизирующие), расположены преим. в продолговатом мозге и таламусе, быстрого С. — в варолиевом мосту. В смене состояний С. и бодрствования, обеих фаз С. участвуют нейронные образования, расположенные в основании переднего и промежуточного мозга, в стволе мозга (ядра шва, голубое пятно). Мозговой кровоток и поглощение кислорода во время С. не ниже, чем при бодрствовании. С. не может рассматриваться как состояние функц. дезактивации мозга, покоя, заторможенности его клеток, а представляет собой особо организованную деятельность мозга. Эту деятельность связывают с процессами переработки информации, поступившей при бодрствовании, имеющими отношение к усвоению нового опыта, памяти и защите от стресса.

● Нейрофизиология эмоций и цикла бодрствование — сон, [т. 3], Тб., 1979; Ротенберг В. С., Адаптивная функция сна: причины и проявления ее нарушения, М., 1982; Моррисон Э. Р., Окно в спящий мозг, «В мире науки», 1983, № 6; McGinty D., Siegel J. M., Sleep states, Handb. behav. neurobiol., V. 6. — N. Y.—L., 1983.

СО́НЕВЫЕ (Gliridae), одно из наиболее древних семейств грызунов. Известны с эоцена. Дл. тела 9—20 см. Хвост обычно немного короче тела; у большинства древесных форм он густо опушён, у наземных — полуголый. 7—8 родов: сони-полчки (*Glis*), орешниковые сони (*Muscardinus*), садовые (*Eliomys*), лесные (*Dryomys*) и др.; 13—16 видов. Обитают в лесах и лесостепях Евразии, лесах и саваннах Африки, в Японии. В СССР — 5 видов (из 5 родов), встречаются к В. до Уральского хребта, к Ю. до Передней и Ср. Азии и Зап. Алтая. Живут в норах, гнёздах и дуплах. На зиму впадают в спячку. Раз в год (иногда на Ю. — два) рождают 2—9 детёнышей. Питаются плодами, семенами, насекомыми, яйцами птиц. Могут повреждать плодовые насаждения. Мышевидная соня (*Myomimus personatus*) — в Красной книге СССР. См. рис. 23 при ст. *Грызуны*.

● Айрапетьянц А. Э., Сони. Жизнь наших зверей и птиц, в. 5, Л., 1983.

СОННЕРА́ТИЯ (*Sonneratia*), род растений сем. соннератиевых (Sonneratiaceae) порядка миртовых. Вечнозелёные деревья выс. до 15—20 м с супротивными листьями. Цветки крупные, с неопадающей 4—8-членной чашечкой (иногда красной с внутр. стороны) и многочисл. белыми тычинками. Лепестки отсутствуют или мало заметны. Плод — ягода, диам. 5—7 см. Семена разносятся мор. водой. 5 видов, от берегов Вост. Африки, в тропич. Азии, до Сев. Австралии. Растут С. по побережьям тропич. морей, образуя сплошные заросли в манграх и на песчаных пляжах. На длинных горизонтальных корнях С. — вертикальные конич. выросты, торчащие из грунта вокруг дерева и несущие в верх. слоях почвы питающие корни. Через рыхлую кору этих выростов корни, затопляемые мор. приливом, снабжаются кислородом.

СО́ННЫЕ АРТЕ́РИИ (arteriae carotis), сосуды, снабжающие кровью голову и шею у позвоночных. Внутренние С. а. развиваются как переднее продолжение корней аорты и снабжают кровью мозг и глаза, наружные подходят к периферич. частям головы. У наземных позвоночных внутр. и наруж. С. а. отходят от общей С. а. (является производной третьей жаберной артериальной дуги), к-рая у земноводных берёт начало от обеих дуг аорты, у пресмыкающихся и птиц — от правой, а у млекопитающих — от левой дуги аорты. У птиц наруж. С. а. обычно редуцирована. У мн. млекопитающих внутр. С. а. редуцируется и мозг снабжается ветвями наруж. С. а. Область деления общей С. а. на внутреннюю и наружную (бифуркация С. а.) играет важную роль в рефлекторной саморегуляции кровообращения и дыхания. Здесь рас-

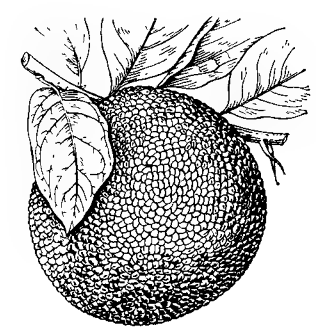
положены *каротидный синус* и каротидный гломус, получающие афферентную иннервацию от IX пары черепномозговых нервов. Поэтому сдавливание С. а. приводит к потере сознания (отсюда назв.).

СОН-ТРАВА́, растение сем. лютиковых из рода *прострел*; иногда С.-т. наз. весь род.

СО́НЯ-ПОЛЧО́К, полчок (*Glis glis*), млекопитающее сем. соневых. Единств. вид рода. Внешне похожа на белку. Дл. тела до 16 см. В широколиств. лесах равнин и гор (до выс. 2200 м) Европы, Зап. Азии. В СССР — в центре Европ. части, а также на Кавказе (наиб. обычна). Живёт в простых норах, спячка — в дуплах. Питается желудями, орехами, семенами, иногда насекомыми, яйцами птиц и др.; делает запасы. Раз в год рождает 2—8 детёнышей.

СОО́БЩЕСТВО, совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющая собой определённое экологич. единство (напр., фитопланктон к.-л. озера, почвенные животные участка леса). Иногда С. определяется как совокупность всех организмов (растений, животных, микроорганизмов), населяющих участок суши или водоёма, и трактуется как синоним термина *биоценоз*. Выделяют также С. растений (фитоценоз) и С. животных (зооценоз). С. представляет собой систему определённого уровня организации живой материи. Элементы С. — популяции разных видов, а само С. является элементом экосистемы (или биогеоценоза).

СОПЛО́ДИЕ (infructéscentia), совокупность зрелых плодов одного соцветия, чётко обособленного от вегетативной части побега. У менее специализированных С. свободные плоды сидят на обособленных плодоножках (виноград, рябина, бузина, зонтичные). Более специлизированные



Соплодие маклюры.

С.— из сухих свободных односемянных плодов, окружённых обёрткой (сложноцветные) или сочным вместилищем (инжир). При дальнейшей специализации С. срастаются голые плоды (панданус, ликвидамбар) или окружающие их околоцветники — сочные (шелковица) или сухие (свёкла). Очень крупные С. ананаса, хлебного дерева, маклюры образуются от срастания плодов с сочной осью и др. элементами соцветия.

СОРБИ́Т, шестиатомный алифатич. спирт. Содержится в значит. кол-ве в водорослях, плодах рябины (до 7%), сливы, яблони, абрикоса и др. При окислении в зависимости от условий может образовывать глюкозу, фруктозу или сорбозу. D-сорбит — важнейший промежуточный продукт при произ-ве аскорбиновой к-ты. Применяют как заменитель сахара при сахарном диабете.

СОРБО́ЗА, моносахарид из группы кетогексоз. В природе (в плодах сем. розовых) распространён соответствующий сорбозе шестиатомный спирт — D-сорбит. При длит. сбраживании сока рябины нек-рыми бактериями из D-сорбита образуется L-сорбоза. Этот метод используется в витаминной пром-сти, т. к. L-сорбоза — важный промежуточный продукт в синтезе аскорбиновой к-ты.

СО́РГО (*Sorghum*), род однолетних и многолетних растений сем. злаков. Ок. 50 видов, в тропич., субтропич. и отчасти умеренных поясах. Большинство видов выс. до 4—5 м и более; внешне похожи на кукурузу, с мощной корневой системой; соцветие метельчатое, дл. до 60 см. Жаро-, засухо- и солеустойчивые растения. С. — древняя культура, возделываемая в Африке (родина культурного С.) и Азии с 3-го тыс. до н. э. Наиб. распространены С. кормовое, или сахарное (*S. saccharatum*), содержащее 14—15% сахара в стеблях, С. зерновое, или хлебное (*S. durra*), С. суданское, или суданская трава (*S. sudanense*), С. техническое (*S. technicum*). Многие формы объединяют в один сборный вид С. двуцветное (*S. bicolor*). В Европе культура С. распространилась с 15 в., в Америке — с 17 в. В СССР в Ср. Азии, на Ю. Европ. части издавна выращивают упомянутые виды; на Д. Востоке наиб. обычен китайский вид — гаолян, или С. жилковатое (*S. nervosum*). Зерно С. — ценный пищевой продукт (в странах Африки и Азии — часто основной); зелёная масса, богатая сахарами, — высококачеств. корм, уступающий лишь кукурузе. Из соцветий С. делают веники, а также получают красную краску и воск; солома используется для изготовления бумаги, плетения матов, циновок и пр.

СОРЕ́ДИИ (от греч. sōrós — куча), вегетативные образования в виде зернистой или порошкообразной массы на поверхности таллома нек-рых лишайников. Состоят из одной или неск. клеток водоросли, окружённых гифами гриба. С. легко разносятся ветром и, попав в благоприятные условия, разрастаются в новые талломы. Встречаются гл. обр. у высокоорганизованных форм листоватых и кустистых лишайников.

СО́РНЫЕ РАСТЕ́НИЯ (plantae nocentes), растения, нежелательные на территориях, используемых человеком в его хоз. деятельности. Понятие «С. р.» относительно. Напр., ценная кормовая трава люцерна посевная (*Medicago sativa*) в посевах хлебных злаков — сорняк. С. р. могут развиваться не только в полевых посевах, на парах (т. н. *сегетальные растения*), но и в плодово-ягодных насаждениях, лесных полосах, на пастбищах, лугах, вдоль путей сообщения, на пустырях (см. *Рудеральные растения*), по бортам осушит. и оросит. каналов и даже в водохранилищах. С. р. заглушают культурные растения; высокостебельные мясистые сорняки (виды мари, осога) забивают рабочие узлы уборочных машин, а измельчённые части, попадая в зерно, вызывают его самонагревание и порчу. Вьющиеся С. р., сплетая посевы в густую сеть, вызывают полегание культурных растений. Примеси в зерне ядовитых С. р. могут привести к отравлению человека и животных. Попадая в размолотом виде в муку, С. р. придают муке горький вкус (напр., вязель пёстрый — *Coronilla varia*), чесночный привкус (виды лука) и пр. Водные растения (виды рдеста, камыша и т. п.) засоряют в каналах и водохранилищах водопроводящую сеть. Паразитные сорняки, присасываясь к корням или стеблям, истощают культурные растения, снижают их урожайность. На сенокосах и пастбищах ядовитые сорняки и непоедаемые растения (колючие, напр. осоты, или грубостебельные) снижают качество и продуктивность травостоя. Конкурентоспособность С. р. очень высока благодаря ряду биол. особенностей (высокая семенная продуктивность, размножение корневищами и корневыми отпрысками и пр.). Заросли С. р. могут служить исходной стацией для размножения мн. вредителей и возбудителей болезней с.-х. культур. В то же время сорная флора — источник ряда окультуренных растений, напр. вики (*Vicia villosa*, *V. sativa*), рыжика (*Camelina*) и др.

● Сорные растения СССР, т. 1—4, Л., 1934—1935; Никитин В. В., Сорные растения флоры СССР, Л., 1983; Фисюнов А. В., Сорные растения. Альбом, М., 1984.

СОРО́КА (*Pica pica*), птица сем. вóроновых. Дл. 45—48 см. Хвост длинный. Распространена в Евразии, Сев.-Зап. Африке и Сев.-Зап. Америке; в СССР — повсеместно, отсутствует лишь в тундре, пустынях и в нек-рых р-нах Вост. Сибири (Якут. АССР и Магаданская обл.). Зимой кочует. Громоздкие крытые гнёзда строит на деревьях или кустах. Поедает мелких грызунов, насекомых; иногда на бахчах расклёвывает арбузы и дыни. Гнёзда С. часто используют др. птицы (совки, мелкие соколы).

СОРОКОПУ́ТОВЫЕ (Laniidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 16—36 см. Клюв сжатый с боков, на вершине с крючком, как у хищных птиц, иногда и с предвершинным зубцом. Хвост длинный, узкий. 12 родов, 72 вида, в Сев. Америке, Европе, Африке и Азии к Ю. до Н. Гвинеи включительно. Обитают от лесотундры до пустынь на открытых пространствах с кустарниками и одиночными деревьями. Питаются насекомыми и мелкими позвоночными. Многие способны к имитации голосов др. птиц. Род сорокопутов (*Lanius*) включает 23 вида; единственный из С. в СССР (11 видов, в т. ч. 10 гнездящихся). Наиболее широко распространены большой сорокопут (*L. excubitor*), чернолобый (*L. minor*), жулан и сибирский жулан (*L. cristatus*). Гнёзда на кустах и деревьях. Нек-рые С. делают запасы, накалывая добычу на колючки или сухие сучки. 2 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП.

1 — большой сорокопут; *2* — жулан (*Lanius collurio*).

СО́РУС (от греч. sōrós — куча), группа расположенных скученно спор или органов бесполого размножения — спорангиев или гаметангиев на поверхности таллома у красных и бурых водорослей, на листьях у папоротниковидных, а также группа плодовых тел у низших грибов.

СОСА́НИЕ, врождённый безусловный рефлекторный акт приёма пищи (молоко матери) детёнышами млекопитающих. Сосат. рефлекс формируется к концу эмбрионального периода, а отд. его элементы могут проявляться у плода задолго до рождения. В результате раздражения рецепторов губ и передней части языка при С. возбуждение передаётся по афферентным нервам (в составе лицевого, подъязычного и тройничного нервов) в нервный центр (расположен в стволовой части головного мозга), откуда по эфферентным нервам поступает к мышцам, осуществляющим С. (жеват. мышцы губ, рта, языка). Начиная с 1-го (усиливаясь со 2—3-го) кормления образуются условнорефлекторные связи на адекватные раздражители, связанные с С. (звуковые, обонятельные). Интенсивность С. зависит от возбудимости нервного центра, на к-рую влияют состав крови и импульсация с рецепторов желудочно-кишечного тракта. С переходом от молочного вскармливания на др. виды пищи сосат. рефлекс постепенно угасает.

С. является единств. способом питания у нек рых групп животных, напр. у мн. паразитич. червей, моллюсков, кровососущих насекомых, круглоротых, нек-рых рукокрылых.

СОСНА́ (*Pinus*), род вечнозелёных деревьев, реже стелющихся кустарников сем. сосновых. Крона взрослых деревьев (выс. до 50—75 м) округлая или зонтиковидная. Корневая система мощная и глубокая. Хвоинки игольчатые, 3-гранные или на спинке округлые, в пучках по 2, 3, 5 на концах укороченных побегов. Пыльниковые колоски многочисленные. Оплодотворение через 13 мес после опыления. Шишки дл. 3—10, у нек-рых до 50 см, чешуи на конце утолщены в плоский или выпуклый щиток. Семена орешковидные, б. ч. с крылом, созревают на 2-й год. С. светолюбивы. Живут до 300—500 лет. С. долговечная, или остистая (*P. longaeva*, или *P. aristata*), растущая в юго-зап. штатах США, возможно, наиб. долгоживущее растение: возраст нек-рых ныне живущих деревьев — 4900 лет (по др. данным, ок. 6000 лет). Ок. 100 видов, в умеренном и субтропич. поясах Евразии и Сев. Америки, редко в горах тропиков Сев. полушария (1 вид — в Юж. полушарии); часто образуют чистые насаждения (боры) на хорошо дренированных почвах и скалистых склонах, реже на заболоченных местах. В СССР — 15 видов. Наиб. распространена С. обыкновенная (*P. sylvestris*) — в Европ. части и Сибири. Дерево выс. 20—40 м, с 2 хвоинками в пучке. Даёт строевую и поделочную древесину, топливо, дёготь, смолу, вар, скипидар и терпентинное масло, канифоль. Из хвои получают витамин С. Побеги и кора — зимний корм для лосей, хвоя поедается глухарями, семена — белками, бурундуком, клестами. Используется также как декоративное и для закрепления песков. Из С. с 5 хвоинками в пучке в СССР растут С. кедровая сибирская и др.; 5 видов С. в Красной книге СССР. См. также *Кедровая сосна*. См. рис. 5 в табл. 12.

СОСНО́ВЫЕ, порядок (Pinales) хвойных растений и единств. семейство этого порядка (Pinaceae). Вечнозелёные, реже листопадные (лиственница) деревья выс. до 50—65 м, иногда кустарники. Хвоинки игловидные или узколанцетные, сидят поодиночке на длинных побегах и пучками на коротких боковых побегах. Пыльниковые колоски (микростробилы) б. ч. одиночные. Шишки деревянистые, дл. 1,5—50 см, созревают в первый год (лиственница, тсуга) или чаще на 2—3-й год, распадающиеся (пихта) или опадающие целиком; семенные чешуи толстые, свободные, кроющие чешуи незаметные (сосна, кедр и др.) или превышают семенную (напр., пихта). Семена б. ч. с плёнчатым крылом. Корневая система мощная, с микоризой преим. шляпочных грибов. 10—11 родов, ок. 250 видов, в Сев. полушарии, 1 вид в Юж. полушарии; в сев. р-нах Евразии и Сев. Америки образуют подзону тайги — леса с преобладанием С. В СССР 4 рода: пихта, ель, сосна, лиственница; ок. 50 видов. С. дают ценную древесину. Хвоя — сырьё для пром. получения витамина С. См. рис. 3—5 в табл. 12.

СОСНО́ВЫЙ КОКОНОПРЯ́Д, сосновый шелкопряд (*Dendrolimus pini*), бабочка сем. коконопрядов. Крылья в размахе 60—90 мм. Гусеница дл. до 7,5 см, серая или коричневатая. В хвойных лесах Европы, Кавказа, на Ю. Зап. Сибири (в ленточных борах). Лёт в июне—августе. Зимует гусеница. В год одно поколение, на С. ареала развитие длится 2 года. За свою жизнь гусеница съедает до 900 хвоинок. Повреждает преим. сосну, реже ель, лиственницу. См. рис. 5 и 5а в табл. 27.

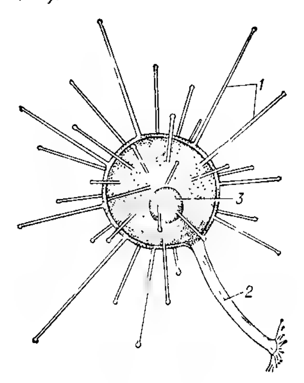
СОСУ́ДИСТАЯ ОБОЛО́ЧКА, хориоидея (chorioidea), соединительнотканная пигментированная оболочка глаза у позвоночных, расположенная между пигментным эпителием сетчатки и склерой. Обильно пронизана кровеносными сосудами, снабжающими сетчатку кислородом и питат. веществами. Спереди С. о. переходит в строму ресничного тела и радужной оболочки. В С. о. нек-рых животных имеется отражат. слой — *тапетум*. См. рис. при ст. *Глаз*.

СОСУ́ДИСТЫЕ РАСТЕ́НИЯ (Plantae vasculares, или Tracheophyta), растения, в органах к-рых имеются сосуды или трахеиды, проводящие воду, а также растворённые в ней минеральные соли, и ситовидные элементы, проводящие органич. вещества. Для С. р. характерно преобладание в цикле развития спорофита. В группу С. р. входят все высшие растения, кроме моховидных, у к-рых в связи с общей редукцией спорофита отсутствует и типичная для др. высших растений проводящая система. В мировой флоре не менее 275 тыс. видов С. р., из них св. 20 тыс. видов во флоре СССР.

● Черепанов С. К., Сосудистые растения СССР, Л., 1981.

СОСУ́ДЫ (лат. vasa), у животных и человека — полые трубки, по к-рым движется кровь (кровеносные сосуды) и лимфа (лимфатич. сосуды). О С. растений см. *Проводящие ткани*.

СОСУ́ЩИЕ ИНФУЗО́РИИ (Suctoria), класс инфузорий. Произошли, вероятно, от ресничных инфузорий. У взрослых особей ресничный покров отсутствует. Рта нет. Питаются с помощью сосущих щупалец (цитоплазматич., сократимые, иногда ветвистые выросты с многочисл. микротрубочками, образующими в совокупности каркас щупальца). Размножение бесполое (наруж. или внутр. почкование, при к ром образуются плавающие или ползающие «бродяжки») и половое (конъюгация, у нек рых видов конъюганты полностью сливаются). Ок. 500 видов. Гл. обр. сидячие мор. и пресноводные формы, часто на стебельке, прикрепляющем тело к субстрату. Многие С. и. — эктокомменсалы разл. водных животных, нек-рые — хищники или эндопаразиты др. инфузорий (в т. ч. парамеций).



Сосущая инфузория (*Discophrya discophrya*): 1 — сосущие щупальца; 2 — стебелёк; 3 — макронуклеус.

СОТА́ЛИИ (*Sotalia*), род дельфинов. Дл. 1,2—2,5 м. 4—7 видов, в тропиках и субтропиках земного шара. Обитают в прибрежных частях морей и в реках. Окраска тела без резких контрастных пятен. Часто С. разделяют на 3 самостоят. рода.

СОФО́РА (*Sophora*), род листопадных и вечнозелёных деревьев и кустарников, реже многолетних трав сем. бобовых. Листья непарноперистосложные, с плёнчатыми прилистниками. Цветки белые, желтоватые, розовые или синевато-фиолетовые, в кистях или метёлках. Ок. 50 видов, в тропиках и субтропиках, реже в умеренных поясах обоих полушарий. В СССР — 6 видов (или 1 вид С. желтоватая — *S. flavescens*,— а другие 5 видов относят к родам *Keyserlingia*, *Styphnobium*, *Vexibia*), на Ю. Европ. части, на Кавказе, в Зап. Сибири, на Д. Востоке и в Ср. Азии, в песчаных степях, по берегам рек, на лугах, луговых и лесистых склонах гор, среди кустарников. 2 вида, к рые иногда выделяют в род *Vexibia*,— сорняки полей. Все виды содержат ядовитые алкалоиды (примесь измельчённых семян С. к муке делает хлеб несъедобным), могут быть использованы как инсектицидные, лекарственные и красильные. Многие виды очень декоративны благодаря перистым листьям и крупным соцветиям. С. японскую (*S. japonica*) разводят в СССР как декор. растение.

СОЦВЕ́ТИЕ (inflorescentia), побег (или система побегов) растения, несущий цветки. С. свойственны большинству цветковых растений. Подразделяются в зависимости от степени разветвлённости (1—2 порядка осей или 3 и более) на простые и сложные. В зависимости от типа ветвления и порядка распускания цветков С. делят на ботрические, наз. также рацемозными (моноподиальное ветвление и акропетальное раскрывание цветков), и цимозные (симподиальное ветвление и базипетальное раскрывание цветков). Сложные С. могут быть однородными, разнородными (сочетание разных типов С. в пределах одной группы — ботрической или цимозной) и смешанными — комбинация ботрических и цимозных С. Число цветков в С. сильно варьирует — от 1—3 (напр., у гороха) до неск. десятков тысяч (у нек-рых видов агавы, пальм); величина С. достигает в дл. 12 м (напр., у пальм рода каламус — *Calamus*). Одни авторы считают

самым примитивным С. сложный плейохазий (закрытую метёлку), из к-рого все остальные С. развились путём упрощения системы ветвления, другие — выводят С. из одиночного конечного цветка. Вероятнее всего, эволюция С. шла в направлении увеличения общего числа цветков на побеге, уменьшения их размеров и соединения в компактные группы, напоминающие одиночный цветок с чёткой дифференциацией функций между отд. цветками (у василька, напр., краевые яркие цветки — бесплодные — привлекают насекомых, средние цветки — невзрачные, мелкие — дают семена) и приспособлением к определённым агентам опыления (инжир, см. *Капрификация*), обеспечивающим бо́льшую вероятность образования семян. Строение С. имеет большое значение в систематике растений, т. к. даёт представление о направлениях эволюции близких в систематич. отношении групп. См. табл. 18.

● Федоров А. А., Артюшенко З. Т., Атлас по описательной морфологии высших растений, [в. 4] — Соцветие, Л., 1979.

СОЦИА́Л-ДАРВИНИ́ЗМ, идейное течение в буржуазной социологии (кон. 19 — нач. 20 вв.), объяснявшее причины историч. развития общества биол. законами борьбы за существование и естественного отбора. Понятию *борьба за существование* Ч. Дарвин придавал широкий смысл, включая в него самые разные формы отношений между организмами, а также между организмами и окружающей средой. Он сознавал возможность превратного истолкования этого понятия как выражения только крайних форм проявления конкуренции (хищничество, каннибализм), оговаривая, что термин «борьба за существование» он использует в широком, метафорическом смысле. Однако мн. социологи и биологи вложили в это понятие именно тот смысл, против к-рого Дарвин категорически возражал. При этом, с одной стороны, само понятие было использовано против дарвинизма как «антигуманного» учения, сторонники к рого якобы видели в живой природе только борьбу «клыков и когтей»; с др. стороны, биол. содержание дарвиновского понятия было перенесено на человеческое общество. С.-д. разнороден, но все его проявления характеризуются биологизацией обществ. процессов (такой подход ведёт начало от трудов Г. Спенсера), стремлением видеть в борьбе за существование и естеств. отборе движущую силу обществ. развития. С.-д. неоднократно был подвергнут критике со стороны классиков марксизма (Ф. Энгельс) и учёных-биологов (К. А. Тимирязев); против перенесения биол. понятий в область обществ. наук выступал В. И. Ленин. Т. о., С.-д., будучи направлением в социологии, не был одной из концепций в эволюц. теории и созвучен с ними лишь по названию.

● Энгельс Ф., Анти-Дюринг, Маркс К. и Энгельс Ф., Соч., 2 изд., т. 20; Ленин В. И., Материализм и эмпириокритицизм, Полн. собр. соч., 5 изд., т. 18; Бюхнер Л., Дарвинизм и социализм или борьба за существование и современное общество, пер. с нем., СПб, 1907; Ковалевский М., Дарвинизм в социологии, в сб.: Памяти Дарвина, М., 1910, с. 117—158; Кон И. С., Позитивизм в социологии, Л., 1964.

СОЦИА́ЛЬНОЕ ПОВЕДЕ́НИЕ животных, общественное поведение, регулирует пространственно-демографич. характеристики группы особей (дема), определяет специфичную для каждого вида этологич. структуру и организацию. С. п. реализуется в виде всевозможных взаимодействий между особями и между их группировками. Эти взаимодействия осуществляются средствами коммуникативного поведения (см. *Биокоммуникация*), к-рое может рассматриваться в качестве составной части С. п. Если коммуникативное поведение особи достаточно жёстко определяется генетич. программой, то С. п. более лабильно и служит механизмом приспособления индивида и группы к изменению условий внеш. среды. Этим объясняется заметная временна́я и геогр. изменчивость С. п. и социальной организации в популяциях мн. видов животных.

С. п. строится на основе компромисса между тенденцией к самоизоляции, приводящей к рассредоточению особей в пространстве (см. *Территориальное поведение*), и тенденцией к объединению в группировки с себе подобными. Простейшей группировкой является *семья*. Если она не распадается по окончании сезона размножения, то перерастает в устойчивую ячейку, состоящую из родителей и потомков неск. поколений. Этот «семейный» путь формирования группировок приводит к образованию сообществ у обществ. насекомых, коммунальных ячеек у мн. птиц, кланов у гиеновых собак, прайдов у львов, «стад» у мн. приматов и т. д. Отношения между особями внутри группы регулируются системой социальной *иерархии*. С увеличением размера группы сверх некой определённой нормы отдельные особи низшего ранга эмигрируют и иногда входят как иммигранты в состав др. групп. Эмиграция и иммиграция, регулируемые С. п., создают возможность для обмена генетич. материалом между частично замкнутыми группировками.

Другой, «парасоциальный», путь формирования группировок наблюдается у тех видов, у к-рых группы основываются неродственными друг другу особями. Это, как правило, открытые объединения, допускающие свободное присоединение к ним посторонних особей. Такие группировки часто представляют собой объединения мн. семей или семейных групп, распадающихся сразу же или спустя нек-рое время после окончания сезона размножения (колонии птиц и рукокрылых, лежбища ластоногих и т. д.). К этому же типу относятся скопления самцов на токах (напр., у птиц) и непостоянные по составу стада у мн. копытных.

Даже в том случае, если животные не объединены в компактные группы и рассредоточены на индивидуальных (или семейных) участках, они поддерживают друг с другом персональные связи, оказываясь членами единой группы. При чрезмерном увеличении численности наблюдаются явления социального стресса, действующего на эндокринную систему и приводящего к снижению рождаемости (напр., путём блокирования беременности у самок), к увеличению смертности (в результате каннибализма и др.) и эмиграции низкоранговых особей. В компактных группах подобные явления наз. эффектом массы. Вместе с тем в этих группах может наблюдаться обратный эффект — эффект группы, к-рый улучшает жизненные перспективы особи, пребывающей в составе скопления (напр., ускоренный рост тлей, объединённых в группировки высокой плотности). См. также ст. *Поведение* и лит. при ней.

СОЦИОБИОЛО́ГИЯ (от лат. societas — общество, *био*... и ..*логия*), направление в биологии; изучает биол. основы социального поведения живых существ, включая человека. С. опирается на данные популяц. генетики, этологии, экологии и эволюц. теории; С. человека использует также данные социологии, социальной психологии, антропологии и этнографии. В социобиол. исследованиях сопоставляются формы социального поведения человека и животных, анализируется роль биол. и социальных факторов в становлении индивида и человеческого общества. Как самостоят. направление С. сложилась на Западе (гл. обр. в США) в 70-х гг. 20 в.

С. опирается на 3 осн. концепции. Согласно концепции «эволюционно стабильной стратегии» (Дж. Мейнард Смит) преобладающие в популяции линии поведения не могут быть заменены иными, если им следует бо́льшая часть особей. В случае появления в популяции мутанта, чьё поведение отличается от общепринятого и не включает в себя полезных для сообщества признаков, такое поведение в популяции не закрепится. Из концепции «совокупной приспособленности» (У. Д. Хамилтон) следует, что в каждое последующее поколение вносят вклад не только родительские особи, но и имеющие с ними общие гены ближайшие родственники, которые способствуют сохранению генотипа. Так, в сообществах насекомых (напр., пчёл) сестринские особи, имеющие 75% общих генов, не отделяются от сообщества с целью производства собств. потомства, а остаются в популяции для оказания помощи матке в выращивании молодняка. В основе концепции *альтруистического поведения* лежит представление о способности особи «жертвовать» собой в интересах другой особи (вида).

В С. исследуются разл. модели обществ. поведения организмов. Основное внимание уделяется изучению «альтруистически-эгоистических», половых (ухаживание, выбор партнёра, выращивание потомства и др.) и агрессивных (доминирования, территориальности и др.) форм поведения.

Для социобиол. исследований нередко характерна антропоморфизация исследуемых явлений (применение социологич. понятий для объяснения биол. феноменов) или их биологизация (объяснение биол. понятиями фактов социальной действительности, распространение на человека закономерностей, действующих в биол. сообществах, объяснение социальных явлений с чисто генетич. позиций). В советской науке проблемы, сформулированные в С., рассматриваются в рамках генетики поведения и экологии животных и человека, а задача интеграции данных биологии и обществ. наук решается на основе марксистской концепции соотношения биол. и социальных факторов в развитии человека.

● Фролов И. Т., Перспективы человека, 2 изд., М., 1983; Никольский С. А., Социобиология: цели, содержание, методология, в кн.: Философские проблемы биологии, М., 1984; Wilson E. O., Sociobiology. The new synthesis, Camb. (Mass.)—L., [1978]; Lumsden C. G., Wilson E. O., Genes, mind and culture. The coevolution process, Camb. (Mass.), 1981; Lumsden C. J., Wilson E. O., Promethean fire. Reflections on the origin of main, Camb. (Mass.) — L., 1983.

СО́Я (*Glycine*), род растений сем. бобовых. 10 видов, во влажных тропиках и субтропиках Африки и Юго-Вост. Азии. Преим. однолетние, вьющиеся, растут по опушкам леса, кустарникам, поймам

и горным увлажнённым склонам, вдоль дорог. В СССР 1 вид — С. дикорастущая, или уссурийская (*G. soja*), на Д. Востоке. Возделывается неизвестная в диком виде С. обыкновенная, или С. культурная (*G. max*), выведенная на основе С. дикорастущей в течение многовековой культуры в странах Юж. и Юго-Вост. Азии. Выращивается во мн. зем-

Соя: *а* — цветок; *б* — лепестки венчика; *в* — андроцей; *г* — гинецей; *д* — плод; *е* — семя.

ледельч. районах мира (особенно в Сев. Америке и Вост. Азии) как одна из осн. зернобобовых, кормовых и технич. культур; в СССР — на Д. Востоке, меньше в Краснодарском кр. В бобах С. содержится 35—50% белка, близкого по аминокислотному составу к животному белку, и 13—24% масла. Соевая мука используется для получения искусств. продуктов питания.

СПА́ЙКОВЫЙ ПОТЕНЦИА́Л (от англ. spike potential — пиковый потенциал), быстрое пикоподобное колебание электрич. потенциала, сопровождающее возбуждение в нервных и мышечных клетках (волокнах). В физиологии термин «спайк» часто используют как синоним *потенциала действия*.

СПА́ЙНИКИ (*Diplozoon*), род плоских червей сем. диплозоонид (Diplozoonidae) класса моногеней. Дл. до 8 мм. Неск. видов. Паразитируют на жабрах карповых рыб. Наиб. известен парадоксальный С. (*D. paradoxum*), паразитирующий на жабрах леща. Молодые особи этого червя (дипорпы) соединяются попарно и срастаются так, что брюшная присоска одной захватывает спинной сосочек другой и наоборот, а муж. половой проток каждой из особей соединяется с жен. половым отверстием партнёра. Эта форма копуляции исключает самооплодотворение. Взрослые особи для фиксации на хозяине имеют прикрепит. диски, вооружённые 4 парами клапанов и парой срединных крючьев. См. рис. при ст. *Моногенеи*.

СПА́РЖА (*Asparagus*), род растений сем. спаржевых (Asparagaceae) порядка лилейных. Многолетние сильно ветвистые травы, полукустарники и лианы. Плод — ягода. Ок. 150 видов, в Ст. Свете, преим. в засушливых областях; в СССР — ок. 30 видов, в Европ. части, Ср. Азии, Сибири и на Д. Востоке. Наибольшее хоз. значение имеет С. лекарственная (*A. officinalis*) — травянистое перекрёстноопыляемое двудомное растение. В диком виде встречается в Зап. Европе, Средиземноморье, на Балканах; в СССР — в Европ. части, на Кавказе и в Зап. Сибири. Возделывалась как овощная культура в Др. Египте и Др. Риме. Выращивается (используют молодые побеги) в Зап. Европе, Юго-Вост. Азии, Сев. Африке, Сев. Америке и др.; в СССР (мало) — в ср. и юж. полосе Европ. части, на Сев. Кавказе, в Закавказье, Крыму. Нек-рые виды С. часто культивируют как декоративные под назв. аспарагус. С. коротколистная (*A. brachyphyllus*), растущая в Даурии, — в Красной книге СССР.

СПА́РОВЫЕ, морские караси (Sparidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. от 10 см до 1,5 м, иногда более. Характерны увеличенные жевательные или клыковидные зубы. Ок. 30 родов, св. 110 видов, во всех океанах, от тропического до умеренных поясов; в СССР — 11 видов в Чёрном м. и 2 вида в Японском м. Прибрежные стайные рыбы. Раздельнополые или гермафродиты (функционируют как самцы, затем как самки и наоборот). Икра пелагическая, у нек-рых видов донная. Фитофаги, планктофаги, бентофаги и хищники. Род морские караси (*Diplodus*) включает св. 10 видов, обитающих в тёплых водах Атлантич. и Индийского океанов; в СССР — 2 вида, в Чёрном м. Дл. до 30 см. Нерест с июня по октябрь. Численность невелика. С. — важный объект промысла. См. рис. 17 в табл. 35.

СПЕЛЕОГРИ́ФОВЫЕ (Spelaeogriphacea), отряд высших раков. Единств. вид — *Spelaeogriphus lepidops* — обнаружен в водоёмах пещер Столовой горы близ Кейптауна (Юж. Африка). Дл. 7,5 мм, тело вытянутое, немного уплощённое в спинно-брюшном направлении. Голова и сросшийся с ней 1-й грудной сегмент покрыты коротким карапаксом, с направленным вперёд рострумом. Глаз нет. Ходильные грудные ноги, кроме последней пары, и 4 первые пары плавательных брюшных — двуветвистые, 5-й брюшной сегмент лишён конечностей, на 6-м — двуветвистые уроподы. Грунтоеды.

СПЕЛЕОФА́УНА (от греч. spélaion — пещера и *фауна*), совокупность животных, обитающих в пещерах, трещинах горных пород и пр. См. *Троглобионты*.

СПЕ́РМА (от греч. spérma, род. падеж spérmatos — семя), опалесцирующая, светло-серая мутная жидкость, выделяемая при половом акте самцами; состоит из сперматозоидов и семенной жидкости. У мн. животных сперматозоиды образуют компактные скопления — сперматофоры или спермоцейгмы. В онтогенезе образование С. начинается в период половой зрелости, достигает максимума в зрелом возрасте и уменьшается к старости. Оплодотворяющая способность С. зависит от числа и качества сперматозоидов. Кол-во их в С. животных неодинаково (у барана ок. 30% массы С., у хряка и жеребца 7—8%) и может варьировать в зависимости от условий жизни. У большинства беспозвоночных и нек-рых позвоночных (из всех классов) наблюдается сезонность выделения С. При нек-рых патологич. состояниях организма С. бывает лишена сперматозоидов (азооспермия), имеет их в небольшом кол-ве (олигоспермия), содержит неподвижные (некроспермия) или аномальные (тератоспермия) сперматозоиды. Оценка качества С., способы её разбавления, хранения, транспортировки, методы получения имеют большое значение при искусств. осеменении с.-х. животных. О С. рыб см. *Молоки*.

СПЕРМАТИ́ДЫ (от *сперма*), гаплоидные муж. половые клетки 4-го (последнего) периода сперматогенеза. Образуются из сперматоцитов 2-го порядка в результате второго деления созревания. Не делятся. После длит. периода дифференцировки превращаются в сперматозоиды.

СПЕРМАТОГЕНЕ́З (от *сперма* и ...*генез*), превращение диплоидных первичных половых клеток у животных и мн. растит. организмов в гаплоидные, дифференцир. муж. половые клетки — сперматозоиды, или спермии. Развивающиеся половые клетки объединены посредством синцитиальных связей; зрелые сперматозоиды свободные. Различают 4 периода С.: размножение, рост, деления созревания и спермиогенез (или формирование спермиев). В 1-м периоде диплоидные клетки — сперматогонии — неск. раз делятся путём митоза и в последней интерфазе (премейотической) в них происходит репликация ДНК. Во 2-м периоде они растут и наз. сперматоцитами 1-го порядка; ядро их проходит длинную профазу *мейоза*, во время к-рой совершается конъюгация гомологичных хромосом, кроссинговер и образуются биваленты. В 3-м периоде происходят два последоват. деления созревания, или мейотических деления. В результате первого деления из каждого сперматоцита 1-го порядка образуются два сперматоцита 2-го порядка, а после второго — четыре одинаковые по размерам сперматиды; при этих делениях происходит уменьшение (редукция) числа хромосом вдвое. В хромосомах, испытавших кроссинговер, части одной и той же хромосомы расходятся к полюсам веретена при разных делениях созревания. Сперматиды не делятся, вступают в 4-й период С. и превращаются в сперматозоиды. В них образуются новые структуры: акросома, жгутик, у мн. видов — митохондриальное побочное ядро, а большая часть цитоплазмы вместе с рибосомами, комплексом Гольджи и эндоплазматич. сетью отторгаются. Эти перемещения внутри сперматид наз. телокинетич. движениями. Продолжительность С. от 3 (у нек-рых кишечнополостных) до 80 (у человека) суток. У животных с сезонными циклами размножения период С. продолжительнее. С. совершается у большинства видов животных организмов в семенных канальцах семенника, у гермафродитных животных С., как и оогенез, происходит в гермафродитной гонаде — овотестисе, у губок — в мезоглее. Сперматозоиды (антерозоиды) растений образуются в антеридиях.

● Рузен-Ранге Э., Сперматогенез у животных, пер. с англ., М., 1980; Современные проблемы сперматогенеза, М., 1982; Сперматогенез и его регуляция, М., 1983; Райцина С. С., Сперматогенез и структурные основы его регуляции, М., 1985.

СПЕРМАТОГО́НИИ (от *сперма* и gónos — рождение, плод, потомок), диплоидные муж. половые клетки 1-го периода сперматогенеза. Развиваются из недифференцир. первичных половых клеток в пристеночном слое семенных канальцев или в особой зоне на слепом конце семенника. Для С. характерно интенсивное митотич. деление: число митозов С. у каждого вида организмов постоянно — обычно в пределах от 3 до 6. У млекопитающих и нек-рых др. животных выделяют 2—3 типа С., различных по строению. Вступая во 2-й период сперматогенеза, С. дают начало сперматоцитам 1-го порядка.

СПЕРМАТОЗО́ИД (от *сперма* и греч. zōon — живое существо), спермий, живчик, зрелая гаплоидная муж. половая клетка животных и мн. растит. организмов. С. открыт А. Левенгуком в 1677 в сперме млекопитающих. Термин введён К. М. Бэром в 1827. С. образуются в результате сперматогенеза и оплодотворяют яйца. После слияния С. с яйцом

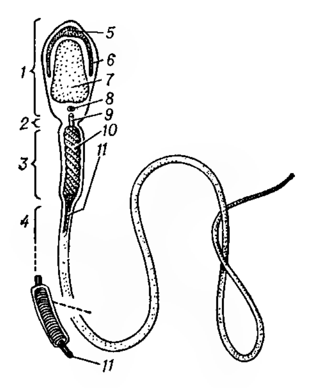
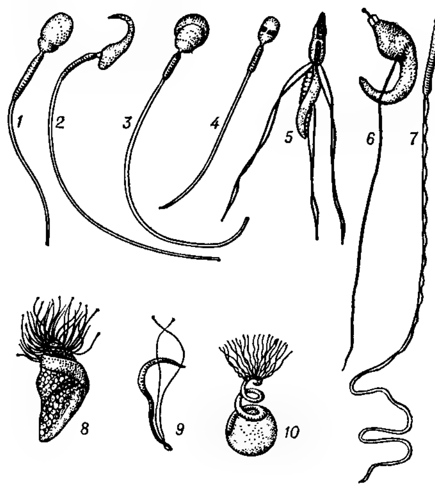


Схема строения сперматозоида млекопитающих: *1* — головка; *2* — шейка; *3* — промежуточный отдел; *4* — жгутик (хвост); *5* — акросома; *6* — головной чехлик; *7* — ядро; *8* и *9* — проксимальная и дистальная центриоли; *10* — митохондриальная спираль; *11* — осевая нить.

возникает зигота и начинается развитие зародыша. У животных длина С. обычно десятки и сотни мкм, в частности у насекомых — до неск. мм. Ср. объём С. человека 16—19 мкм³. Число С., образующихся в течение жизни, у мн. видов коловраток не более 100; у человека и кролика максимум дневной продуктивности С. 10^8, у лошади и свиньи — св. 10^{10}.



Сперматозоиды: *1* — кролика; *2* — крысы; *3* — морской свинки; *4* — человека; *5* — десятиногого рака; *6* — паука; *7* — жука; *8* — хвоща; *9* — мха; *10* — папоротника.

С. делятся на жгутиковые и безжгутиковые. Типичные жгутиковые С. свойственны всем позвоночным и большинству беспозвоночных; жгутик (хвост, бич) обеспечивает им поступат. движение в жидкой среде (при наружном осеменении в воде, при внутреннем — в жидком содержимом половых путей). Они имеют короткую (разл. формы) головку, в к-рой расположено ядро, содержащее отцовский наследств. материал. Продолжительность существования С. во влагалище женщины до 2,5 ч, в шейке матки 48 ч, в половых путях кролика до 30 ч, лошади 5—6 сут, у птиц до 3 нед, у пчелы до 3—4 лет. На переднем конце головки обычно находится акросома, обеспечивающая проникновение С. через яйцевые оболочки. За головкой, иногда после короткой шейки, располагается промежуточный отдел С., переходящий в нитевидный жгутик. У С. большинства видов промежуточный отдел короткий, содержит проксимальную и дистальную центриоли, окружённые кольцом из 4—10 митохондрий, генерирующих энергию для движения жгутика. У малощетинковых червей, моллюсков и насекомых митохондрии сильно изменяются и образуют в совокупности побочное ядро. Жгутик С. по строению сходен со жгутиками простейших и ресничками мерцат. эпителия многоклеточных животных. От дистальной центриоли отходит осевая нить (аксонема), содержащая пучок фибрилл. Обычно их бывает 11, причём в центре располагаются 2 одинарные фибриллы, а по периферии — 9 двойных. Сокращение осевой нити обеспечивает биение жгутика и перемещение С. Осевая нить жгутика содержит белки, подобные актину и миозину скелетных мышц и способные расщеплять АТФ. У мн. животных в семенниках обнаруживается неск. видов атипичных С., образующихся при нарушениях сперматогенеза. Безжгутиковые С., свойственные нек-рым червям, многоножкам, ракообразным и клещам, характеризуются большим разнообразием строения, нек-рые из них способны к амёбоидным движениям. У реликтового термита *Mastotermes darwiniensis* обнаружены единственные в животном мире многожгутиковые С. (ок. 100 малоподвижных жгутиков, С. без акросомы).

У растений подвижные жгутиковые С. часто наз. антерозоидами. У большинства семенных растений С. безжгутиковые, активно не двигаются, их обычно наз. спермиями. С. зелёных и бурых водорослей, нек-рых низших грибов, мхов, папоротников, хвощей, плаунов, полушников, селагинелл, саговников и гинкго имеют два или много жгутиков. В отличие от др. клеток растений С. не имеют целлюлозной оболочки, в большинстве случаев очень мелкие, исключая С. нек-рых саговников, у к-рых они достигают 300 мкм в диаметре.

● Данилова Л. В., Успехи в изучении развития и ультраструктуры сперматозоидов (К 300-летию открытия сперматозоида), «Онтогенез», 1977, т. 8, № 6.

СПЕРМАТОФО́Р (от *сперма* и греч. phorós — несущий), капсула, наполненная сперматозоидами; выполняет функцию их переноса у животных, к-рым свойственно внутр. и наружновнутр. осеменение, предохраняет сперму от высыхания. С. характерны для нек-рых моллюсков, пиявок, погонофор, мн. членистоногих и нек-рых земноводных. У ракообразных, паукообразных и насекомых в перенесении С. участвуют конечности. У нек-рых осьминогов наполненный С. гектокотиль отрывается от тела самца, плавает и, найдя самку, заползает в её мантийную полость. Самцы тритонов и саламандр приклеивают С. к к.-н. предмету, а самка захватывает их клоакой. У нек-рых животных С. долго хранятся в организме до наступления оплодотворения. Для сокращения пребывания С. во внеш. среде у животных выработались синхронные формы поведения самца и самки, напр. у нек-рых насекомых самец приклеивает С. к брюшку самки, у головоногих моллюсков захватывает С. гектокотилем и переносит их в мантийную полость самки. Осеменение с участием С. — промежуточное между осеменением в водной среде и копуляцией на суше.

СПЕРМАТОЦИ́ТЫ (от *сперма* и ...*цит*), муж. половые клетки 2-го и 3-го периодов сперматогенеза. Различают С. 1-го порядка — в период роста, и С. 2-го порядка — в период делений созревания. Из каждого С. 2-го порядка, после 2-го деления созревания, образуются 2 гаплоидные сперматиды.

СПЕРМАЦЕ́Т, животный воск, получаемый из фиброзного мешка, расположенного в голове кашалота. Состоит в осн. из эфира пальмитиновой к-ты и цетилового спирта. Прежде С. принимали за сперму кашалота (позднелат. sperma ceti — семя кита; отсюда назв.). Служит кашалоту звукопроводом при эхолокации. Основа для кремов, мазей.

СПЕРМА́ЦИЙ (от *сперма*), 1) неподвижная муж. половая клетка красных водорослей. 2) Муж. половая клетка нек-рых аскомицетов, как свободноживущих, так и входящих в состав лишайников. 3) Неподвижная муж. половая клетка, образующаяся в пикнидах ржавчинных грибов (пикноспора).

СПЕ́РМИЙ (от *сперма*), гаплоидная муж. половая клетка; 1) то же, что *сперматозоид*. 2) Безжгутиковая муж. половая клетка у семенных растений; активно не двигается.

СПЕРМОЦЕ́ЙГМА (от *сперма* и греч. zéugma — связь, соединение), сперматоцейгма, скопление соединённых между собой двух или более сперматозоидов у нек-рых насекомых и костистых рыб с внутр. осеменением. С. в отличие от *сперматофора* лишена общей капсулы. Образуется при формировании эякулята в семявыводящих канальцах самца.

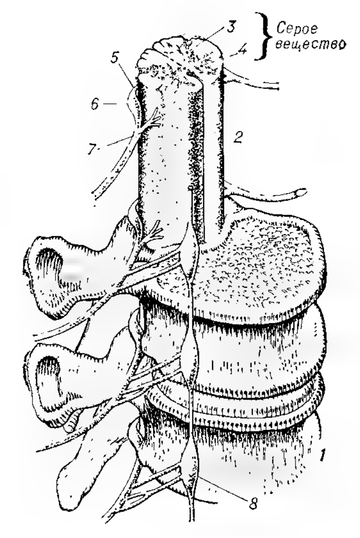
СПИ́КУЛЫ (от лат. spiculum — кончик, остриё, жало), 1) известковые или кремниевые скелетные элементы нек-рых беспозвоночных. Характерны для губок (в виде одно-, трёх-, четырёх- и многоосных игл), восьмилучевых кораллов, желобобрюхих, или бороздчатобрюхих, моллюсков, нек-рых иглокожих — голотурий, а также асцидий. 2) С., или стилеты, части муж. полового аппарата нематод; у нек-рых из них С. — дополнит. образования, выдвигающиеся из клоакального отверстия самца и служащие для расширения полового отверстия самки, у др. нематод С. желобовидные, складываются вместе и служат для проведения семени в половую систему самки. Обычно имеются две С. (реже одна).

СПИНА́ЛЬНЫЙ (лат. spinalis — спинной, спинномозговой, от spina — хребет, позвоночный столб), относящийся к позвоночнику или к спинному мозгу, позвоночный, спинномозговой. С. или спинномозговым наз. также лабораторное животное, у к-рого для физиол. исследований путём поперечной перерезки спинного мозга разобщается его связь с головным мозгом.

СПИННО́Й МОЗГ (medulla spinalis), филогенетически древняя часть ЦНС позвоночных, расположенная в позвоночном канале. Впервые появляется у бесчерепных (туловищный мозг ланцетника), эволюционирует в связи с совершенствованием моторики и переходом от ундулирующего передвижения в водной среде к локомоции с помощью конечностей на

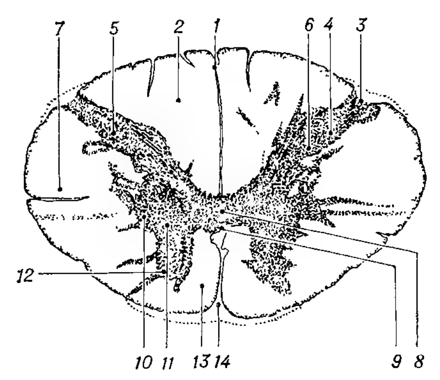
земной поверхности. С. м. имеет вид сплошной мозговой трубки с недифференцированной внутр. полостью (спинномозговой канал). У наземных позвоночных в связи с развитием конечностей в С. м. образуются шейное и поясничное утолщения, вблизи к-рых переплетающиеся корешки образуют соответственно плечевое и тазовое сплетения. С. м. покрыт твёрдой, паутинной и мягкой оболочками; удерживается в постоянном положении связками. Все пространства между оболочками и канал заполнены *спинномозговой жидкостью.*

Характерная особенность строения С. м.— правильная периодичность выхода *спинномозговых нервов.* С. м. разделён на сегменты (шейные, грудные, поясничные, крестцовые), число к-рых равно числу позвонков. Каждый сегмент С. м. имеет 2 пары нервов: дорсальный (задний) и вентральный (передний) корешки. В составе задних корешков чувствит. волокна вступают в задние рога серого вещества, передавая импульсы от рецепторов кожи, мышц, сухожилий, суставов, внутр. органов. Передние корешки содержат двигат. волокна, к-рые выходят из передних рогов С. м., объединяются с чувствительными и идут в составе спинномозговых нервов к разл. участкам тела. С. м. (поперечное сечение) состоит из внутр. серого вещества (нервные клетки и их дендриты), окружающего спинномозговой канал и напоминающего по форме крылья летящей бабочки, и лежащего снаружи белого вещества, состоящего из миэлинизированных нервных волокон, соединяющих С. м. с головным мозгом. В сером веществе выделяют передние (вентральные) и задние (дорсальные) рога; в



Сегмент спинного мозга (схема): *1* — позвоночник; *2* — спинной мозг; *3* — дорсальный рог серого вещества; *4* — вентральный рог серого вещества; *5* — афферентный корешок; *6* — дорсально корешковый ганглий; *7* — эфферентный корешок; *8* — симпатический ганглий.

грудных отделах серое вещество образует боковые рога, выступающие в белое вещество. Эволюционно наиб. древнее серое вещество С. м. условно можно подразделить на рецепторную, моторную и ассоциативную пластины, причём рецепторная пластина вынесена за пределы С. м. в т. н. спинномозговые ганглии и состоит из тел афферентных нейронов, проводящих импульсацию с периферии в С. м. Моторная пластина (в передних и боковых рогах С. м.) состоит из тел мотонейронов, направляющих свои аксоны к афферентным органам (скелетные мышцы) или через симпатич. ганглии к желе-



Поперечный срез спинного мозга: *1* — задняя срединная борозда; *2* — задний канатик; *3* — дорсо-латеральный пучок; *4* — студенистое вещество; *5* — задний рог (сенсорный); *6* — ядро заднего рога; *7* — боковой канатик; *8* — центральное промежуточное вещество; *9* — передняя комиссура спинного мозга; *10* — боковой рог (симпатический); *11* — боковое промежуточное вещество; *12* — передний рог; *13* — передний канатик; *14* — передняя срединная щель.

зам и мышцам внутр. органов. Промежуточная ассоциативная пластина состоит из ассоциативных (вставочных) нейронов, передающих афферентную импульсацию на мотонейроны (внутрисегментарный аппарат).

В связи с развитием осн. отделов головного мозга (цефализация) в С. м. становится всё более выраженным белое вещество, посредством проводящих путей к-рого С. м. оказывается в субординационной зависимости от деятельности головного мозга. При развитии заднего мозга возникли чувствительные (спинно-ретикулярный, спинно-мозжечковый) и двигательные (вестибулоспинальный, ретикулоспинальный) тракты, при появлении среднего мозга — спинно-тектальные и руброспинальные пути (см. *Экстрапирамидная система*). Наконец, с формированием переднего мозга мощного развития достигают спинно-таламич. путь и медиальная петля, а также кортикоспинальный тракт (см. *Пирамидная система*). Т. о., восходящие и нисходящие проводящие пути С. м. соединяют все осн. отделы ЦНС в единую организацию. Осуществляя элементарную регуляцию скелетномышечной и висцеральной систем организма, С. м. находится под контролем высших отделов головного мозга. См. также *Рефлекторная дуга.*

● Костюк П. Г., Структура и функция нисходящих систем спинного мозга. Л., 1973; его же, Физиология центральной нервной системы, 2 изд., К., 1977.

СПИННОМОЗГОВА́Я ЖИ́ДКОСТЬ, цереброспинальная жидкость, ликвор (liquor cerebrospinalis), жидкая среда, циркулирующая в полостях желудочков, субарахноидальном пространстве мозга и спинномозговом канале. Образуется в сосудистых сплетениях мозговых желудочков. Колебат. движения С. ж. обусловлены пульсовой волной, дыхат. движениями, но гл. обр. изменениями позиции туловища, головы, конечностей. Постоянное движение С. ж. ведёт к её обновлению (5—10 раз в сутки). Отток С. ж. за пределы нервной системы происходит через венозную систему твёрдой мозговой оболочки. У человека С. ж.— прозрачная, вязкая, бесцветная, содержит 89% воды, 2,2% органич. и 8,8% неорганич. веществ, pH 7,35—7,80, изотонична по отношению к плазме крови. Давление С. ж. в горизонтальном положении человека 100—150 мм вод. ст., кол-во С. ж. у взрослого 100—150 мл. С. ж. создаёт защитную механич. «подушку» вокруг мозга, участвует в удалении продуктов обмена и в поддержании внутричерепного давления.

СПИННОМОЗГОВЫ́Е НЕ́РВЫ, спинальные нервы (nervi spinales), отходят от спинного мозга двумя корешками каждый — задним (чувствительным) и передним (двигательным), соединяющимися у всех позвоночных (кроме круглоротых) в смешанный нерв. С. н. выходят через соотв. межпозвонковые отверстия (симметрично с обеих сторон позвоночника) и расположены посегментно (нейромеры), соответствуя миомерам туловища. У человека 31 пара С. н.: 8 пар шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 1 пара копчиковых. С. н. и образуемые ими шейное, плечевое, поясничное, крестцовое и копчиковое сплетения иннервируют кожу, внутр. органы и скелетные мышцы тела. С. н., как и *черепномозговые нервы*, относят к периферической нервной системе.

СПИНОРО́ГОВЫЕ (Balistidae), семейство рыб отр. иглобрюхообразных. Дл. до 60 см. Тело высокое, уплощённое с боков, покрыто плотной костной чешуёй, иногда с бугорками и шипами. Зубы мощные, конические и пластинчатые. Первая колючка в переднем спинном плавнике мощная (отсюда назв.), может жёстко фиксироваться в вертикальном положении. 11 родов, ок. 30 видов, в тропич. и субтропич. морях, на мелководьях и среди коралловых рифов. Окраска яркая. Держатся обычно поодиночке. Медлительны. Питаются крабами, моллюсками, мор. ежами. Есть растительноядные виды. Мясо С. ядовито. В СССР в Чёрном м. изредка встречается серый спинорог (*Balistes capriscus*).

СПИНОШИПООБРА́ЗНЫЕ (Notacanthiformes), отряд костистых рыб. Известны с верхнего мела. Родственны угреобразным. Дл. 30—60 см. Тело угревидное. 6—23 луча жаберной перепонки. Закрытопузырные. Колючек в плавниках обычно нет, но у спиношиповых лучи спинного плавника превращены в колючки, не соединённые перепонкой. Брюшные плавники с 8—15 лучами. Чешуя циклоидная. У нек-рых есть светящиеся органы. Личинки типа лептоцефала. 3 сем., в т. ч. спиношиповые (Notacanthidae), 8 родов, ок. 25 видов, в океанич. водах. Придонные рыбы, обитают на глуб. 300—2500 м. В СССР — в Беринговом и Охотском морях.

СПИРИ́ЛЛЫ (новолат. spirilla, уменьшит. от лат. spira, греч. spéira — изгиб, виток), грамотрицательные бактерии, имеющие форму спирально извитых палочек. Размер (0,6—3×1—50 мкм). Благодаря полярным жгутикам совершают характерные винтообразные движения в водной среде, где они обычно обитают. Большинство — хемоорганотрофы, многие растут лишь при низком содержании O_2 (микроаэрофилия) и окисляемого субстрата. Осн. роды: *Spirillum, Aquaspirillum, Oceanospirillum.*

СПИРОГИ́РА (*Spirogyra*), род водорослей класса конъюгат. Нити неветвящиеся,

шир. 4—200 мкм, из одного ряда клеток, содержащих по одному или неск. спирально извитых лентовидных хлоропластов. Размножение обрывками нитей, апланоспорами, образующимися по 1 в клетке, акинетами, зиготами, возникающими в результате конъюгации, азиготами. Зигота после мейоза прорастает в одну нить. 3 ядра из 4 при этом редуцируются. Ок. 340 видов, в СССР — св. 120 видов. Широко распространены в пресных стоячих и медленно текущих водах, нередко образуют ватообразные скопления на поверхности воды или покрывающие дно.

СПИРОХЕ́ТЫ (Spirochaetales), порядок бактерий. Клетки (диам. 0,2—10,0, дл. 5—500 мкм) винтообразно закручены, состоят из протоплазматич. цилиндра, имеющего клеточную стенку. Снаружи цилиндр окружён многослойной оболочкой, или чехлом. Между цилиндром и чехлом находятся т. н. фибриллы (одна или несколько), прикреплённые обычно к двум концам цилиндра и свободные в середине. По составу и структуре они аналогичны жгутикам др. бактерий и, видимо, обеспечивают плавательные движения С. Размножаются С. делением. Грамотрицательны, спор не образуют, хемоорганогетеротрофы; аэробы, факультативные и строгие анаэробы. 1 сем. — Spirochaetaceae, включающее 8 родов. Представители рода *Spirochaeta* — свободноживущие водные сапрофиты, *Cristispira* — обитают (комменсалы) в моллюсках, *Dyplocalyx*, *Pillotina*, *Hollandina* — в термитах. *Treponema*, *Borrelia*, лептоспиры — паразиты животных и человека (возбудители сифилиса, лептоспироза и др. болезней).

СПИ́РУЛА (*Spirula spirula*), единственный совр. вид каракатиц сем. Spirulidae. Дл. тела с руками 7—8 см. С помощью расположенной внутри тела спиральной многокамерной раковины, камеры к-рой соединены трубкой-сифоном, регулируется плавучесть С. Пара маленьких плавничков расположена на самом конце тела, между ними — орган свечения. Ареал разорван: зап. и вост. части Атлантич. ок., Карибское м., юго-зап. и вост. части Индийского ок., моря Малайского арх., юго-зап. часть Тихого ок. Обитает невдалеке от берегов, но над большими глубинами, держится днём на глубине 500—1000 м, ночью — 100—300 м. Плавает вниз головой, при опасности втягивает голову и конечности в мантию. Питается зоопланктоном. Раковина после смерти моллюска долго дрейфует.

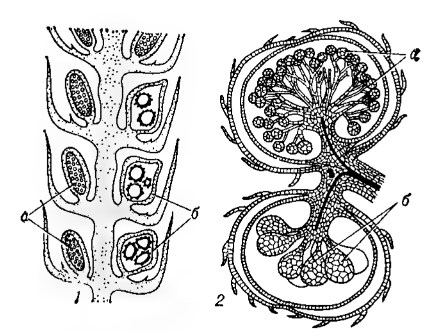
СПИРУЛИ́НА (*Spirulina*), род гормогониевых водорослей. Трихомы без гетероцист, в виде спирали, способны к вращат. и поступат. движениям. Размножение фрагментами трихомов. Ок. 30 видов, в пресных и солёных водоёмах, горячих источниках. Клетки С. богаты белком. Обитающие в мелких озёрах вокруг оз. Чад в Африке *S. platensis* и в оз. Тескоко в Мексике *S. maxima* издавна использовались местным населением в пищу. Культивируются для получения пищ. белка.

СПЛАНХНОПЛЕ́ВРА (от греч. splánchna — внутренности и *плевра*), внутренний (висцеральный) листок боковой пластинки у зародышей хордовых. Из С. образуются серозные оболочки органов брюшной и грудной полости, соединительнотканный и мускульный слои кишечника, мышечная стенка сердца, мышцы жаберного аппарата. Клетки, выселяющиеся из кровяных островков С., образуют форменные элементы крови и стенки кровеносных сосудов. У высших позвоночных образуется внезародышевая С., к-рая входит, наряду с внезародышевой энтодермой, в состав стенки аллантоиса и желточного мешка. Ср. *Соматоплевра*.

СПОНГИ́Н, белок из группы склеропротеинов, осн. компонент скелета мор. губок. Содержит ок. 1% иода, связанного с остатками тирозина. По физико-химич. свойствам близок коллагену.

СПОНГИОБЛА́СТЫ (от греч. spongiá, spongós — губка и *...бласт*), клетки-предшественники клеток макроглии (глиоцитов). В эмбриогенезе выделяются из группы нейроэпителиальных клеток стенки нервной трубки, откуда мигрируют в разл. области нервной системы. Возможно, С. сохраняются у взрослых организмов. По-видимому, существует общая родоначальная клетка для астроцитов, олигодендроглиоцитов и эпендимоцитов.

СПОРА́НГИЙ (от *споры* и греч. angéion — сосуд, вместилище), одноклеточный (у грибов и мн. низших растений) или многоклеточный (у высших) орган, в к-ром образуются споры. Назв. С. грибов и низших растений отражают особенности строения развивающихся в них спор (зооспорангий), их число (моно-, тетраспорангий), внеш. вид (цистокарпий), способ образования спор (митоспорангий, мейоспорангий) и т. п. Высшие растения образуют только мейоспорангии. У моховидных С. представлен коробочкой спорогония. С. папоротнико- и плауновидных развиваются на спорофиллах или в их пазухах и могут быть одиночными или развиваться группами (сорусы), свободными или сросшимися (синангии). У равноспоровых папоротниковидных С. одного типа и споры их прорастают в обоеполые заростки. У разноспоровых С. двух типов (микро- и мегаспорангии), продуцирующие микро- и мегаспоры, из к-рых развиваются муж. и жен. заростки.



Продольный разрез стробила у селагинеллы (*1*) и микро- и мегасорусов у сальвинии (*2*); *а* — микроспорангии, *б* — мегаспорангии.

СПОРАНГИОСПО́РЫ (от *спорангий* и *споры*), споры бесполого размножения, образующиеся в спорангии гриба. Лишены органов движения. Прорастают вегетативной гифой мицелия.

СПОРОВИ́КИ (Sporozoea), класс паразитич. простейших. Произошли, вероятно, от жгутиконосцев. В организм хозяев попадают обычно в виде расселительных стадий (спорозоитов или мерозоитов). 3 подкласса: грегарины, кокцидии и пироплазмиды; С. рассматривают также как тип с классами грегарин и кокцидиеобразных (Coccidiomorpha), деля последних на отр. кокцидий и гемоспоридий; дополнительно выделяют отр. пироплазмид. Ок. 4000 видов, распространены широко. Паразитируют в клетках, тканях и органах животных и человека, вызывая тяжёлые заболевания. У С. отсутствуют спец. органеллы для захвата пищи; жизненный цикл включает последоват. смену разл. форм бесполого размножения: деление надвое и множественное, гаметогенез, половой процесс и спорогония. У всех С. имеет место зиготич. редукция: первое деление ядра зиготы при спорогонии мейотическое и все дальнейшие стадии жизненного цикла гаплоидны. У одних С. (большинство кокцидий) хозяин один (гомоксенные), распространение во внеш. среде при помощи ооцист. У других бесполое размножение происходит в одном хозяине, гаметогенез и спорогония в другом (гетероксенные). Такие С. распространяются путём передачи спорозоитов (одноядерные клетки, развивающиеся в ооцистах), гамонтов (предполовые клетки) или тканевых цист. Передача паразитов происходит алиментарным путём или при кровососании. Для С. характерно наличие специфич. клеточных ультраструктур. См. рис. при ст. *Кокцидии*.

СПО́РОВЫЕ РАСТЕ́НИЯ, филогенетически гетерогенная группа растений, размножающихся и распространяющихся гл. обр. спорами, к-рые образуются бесполым и половым путём. К С. р. обычно относят водоросли и высшие С. р. (моховидные, хвощи, плауны, папоротники, ряд ископаемых растений), а также лишайники и грибы. Бесполое размножение грибов, водорослей и лишайников осуществляется подвижными зооспорами, неподвижными апланоспорами, спорангиоспорами, половое — зигоспорами, ооспорами; кроме того, у них возможно вегетативное размножение также спорами (оидии, геммы, хламидоспоры). У высших С. р. бесполое размножение осуществляется спец. спорами, образующимися в спорангиях спорофитов. Высшие С. р. с выходом на сушу развивались в двух осн. направлениях, образовав 2 больщие эволюц. ветви — гаплоидную и диплоидную. Первая представлена мхами, у к-рых прогрессивное развитие получил гаметофит, а спорофит занял подчинённое положение, у второй (хвощи, плауны, папоротники) редукцию претерпевал гаметофит, представленный заростком. Обе ветви, несмотря на существенное различие в морфологии и биологии, филогенетически тесно связаны. С. р. противопоставляют семенным растениям — голосеменным и покрытосеменным, у к-рых размножение и распространение осуществляется семенами.

Грибы и синезелёные водоросли (цианобактерии) в совр. лит-ре относят к С. р. лишь по традиции, т. к. первые выделены в самостоят. царство, а вторые рассматриваются в царстве бактерий.

СПОРОДЕ́РМА (от *споры* и *дерма*), оболочка пыльцевых зёрен и спор. Состоит из неск., имеющих разл. строение и происхождение слоёв. Самый наружный — п е р и н а, или периспорий (у мхов, хвощей, папоротников, очень редко у семенных растений), как и нижележащий слой — экзина, содержит спорополленин, имеет постоянную, специфичную для каждого вида структуру и скульптуру, не имеет плотного соединения с экзиной. У голосеменных (и, как исключение, у примитивных цветковых) она представлена в виде отд. фрагментов — орбикул. У цветковых перину заменяет т р и ф и н а — слой, не содержащий спорополленина, ламеллярного, зернистого или гомогенного строения. У энтомофильных растений она клейкая, маслянистая, пигментированная, иногда цементирует пыльцевые зёрна в поллинии,

защищает от повреждений и влаги, ароматом и цветом привлекает насекомых. У ветроопыляемых растений трифина сухая. Перина и трифина образуются за счёт клеток тапетума. Следующие слои — экзина и интина — формируются протопластом самой споры или пыльцевого зерна. С. пронизана каналами с цитоплазматич. содержимым, физиологически активна. Она обеспечивает дыхание и водообмен, защиту, перенос при опылении и узнавание партнёра своего вида, прорастание с образованием пыльцевой трубки.

СПОРОПОЛЛЕНИ́Н, специфич. высокомолекулярное вещество спородермы. Вырабатывается в клетках внутр. слоя спорангия — тапетума — путём окислит. полимеризации каротиноидов и их эфиров. Одно из наиб. стойких веществ в органич. мире, обеспечивающее сохранность спор и пыльцы в геол. отложениях в течение тысячелетий.

СПОРОФИ́ЛЛ (от *споры* и *...филл*), листовой орган папоротниковидных, плауновидных и семенных растений, на к-ром или в пазухе к-рого развиваются спорангии. У равноспоровых папоротников С. могут быть внешне сходными с вегетативными листьями (щитовник) или резко отличаться от них (страусник). У ужовниковых один и тот же лист разделён на вегетативную и спороносную части. Для плауновидных и хвощевидных, а также для семенных растений характерно образование спец. спороносных побегов — стробилов (колосков, шишек), состоящих из оси и собранных на ней С. У водных папоротников на одних и тех же С. образуются как микро-, так и мегаспорангии. У разноспоровых высших растений микро- и мегаспорангии развиваются на разных С.— микро- и мегаспорофиллах, к-рые могут быть б. или м. сходными (у разноспоровых плауновидных). У семенных растений они различаются между собой и резко отличны от ассимилирующих листьев. См. также *Спорангий.*

СПОРОФИ́Т (от *споры* и *...фит*), бесполое поколение растений, жизненный цикл к-рых проходит с ритмическим чередованием половой и бесполой фаз (поколений); продуцирует споры. Образуется С. после оплодотворения — слияния муж. и жен. гаплоидных гамет в диплоидную зиготу, из к-рой развивается многоклеточный зародыш, дающий начало взрослому растению. Каждая клетка С., как и зигота, обычно содержит двойной набор хромосом. У низших растений С. может быть как диплоидным (бурые, красные, нек-рые зелёные водоросли), так и гаплоидным (вольвоксовые, улотриксовые и нек-рые другие зелёные водоросли). На С. формируются органы бесполого размножения — спорангии, в к-рых после редукционного деления (мейоза) образуются мейоспоры с гаплоидным набором хромосом, дающие начало половому поколению и гаметофиту, все клетки к-рого гаплоидны.

В жизненных циклах разных групп растений С. выражен различно. У низших растений при изоморфной смене поколений С. морфологически не отличается от гаметофита и существует независимо (нек-рые зелёные и бурые водоросли); при гетероморфной смене поколений С. может занимать подчинённое положение (моностромовые, кутлериевые водоросли), оставаясь самостоятельным, или доминировать (нек-рые сифоновые и бурые водоросли). У всех высших растений цикл развития гетероморфный. У папоротниковидных, голосеменных и цветковых С. доминирует (все высшие зелёные растения, за исключением моховидных представлены С.). У моховидных С. сведён к органу (спорогонию), развивающемуся на гаметофите и не способному существовать автономно.

СПОРОЦИ́СТА (от *споры* и *циста*), 1) стадия развития нек-рых простейших класса споровиков — кокцидий и грегарин. В С. развиваются зародыши — спорозоиты. У кокцидий С. образуются в результате деления зиготы на неск. одноядерных клеток. У грегарин зигота целиком превращается в С. 2) Первое партеногенетич. поколение у трематод. Дл. 1—6 мм. Развивается из личинки — мирацидия — в теле промежуточного хозяина (моллюск). В полости тела С. из зародышевых клеток развивается обычно очередное партеногенетич. поколение — *редии*, лишь у нек-рых видов трематод — следующее поколение С. См. рис. 15 при ст. *Личинка.*

СПО́РЫ (от греч. sporá — сеяние, посев, семя), 1) специализир. клетки грибов и растений, служащие для размножения и расселения. Возникают путём митоза (м и т о с п о р ы, у грибов и низших растений) или мейоза (м е й о с п о р ы, у всех высших растений). Мейоспоры могут быть одинаковыми (у равноспоровых) или двух типов — микро- и мегаспоры (у разноспоровых). У семенных растений микро- и мегаспоры потеряли функцию расселения, но являются необходимым этапом цикла воспроизведения. По месту образования различают э н д о с п о р ы, формирующиеся внутри спец. органа — спорангия, и э к з о с п о р ы, образующиеся на поверхности (напр., у нек-рых плесневых грибов). С. низших растений, обитающие в воде, как правило, имеют жгутики для передвижения (напр., зооспоры у водорослей); твёрдая оболочка у них отсутствует. С. наземных растений не имеют органов движения, разносятся ветром и др. агентами, защищены от высыхания твёрдой клеточной оболочкой, у высших — двойной (экзина и интина). Размеры С. от 3—5 до 25—50 мкм (у нитевидных С. до 200 мкм). Форма С. различна: овальная, цилиндрическая, шаровидная, нитевидная и др. Поверхность С. часто орнаментирована рёбрышками, шипиками и др. образованиями, хорошо различимыми в электронном сканирующем микроскопе. Зооспоры живут от неск. минут до 2—3 ч. С., одетые оболочкой, могут сохраняться живыми от 10 дней до 3—5 лет, а С. головнёвых грибов до 25 лет. У мн. споровых растений спорангии имеют приспособления для освобождения и разбрасывания С. У нек-рых видов грибов кол-во С., продуцируемых в сутки, достигает 30 000 млн. В одной зерновке пшеницы, поражённой твёрдой головнёй, образуется от 8 до 20 млн. спор, а во всём колосе — до 200 млн. С. плауна используют в медицине, литейном произ-ве, судебно-медицинской экспертизе, для установления возраста горных пород. Морфологич. и онтогенетич. особенности С. — важный таксономич. признак, используемый в спорово-пыльцевом анализе.

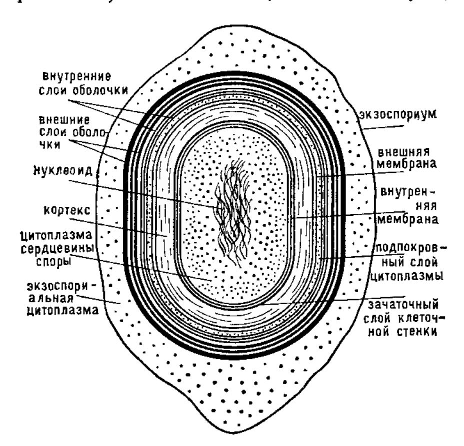
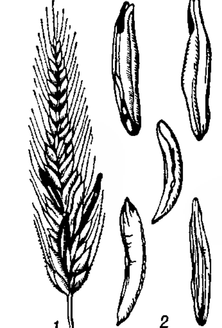


Схема строения зрелой бактериальной эндоспоры.

2) У паразитич. простейших класса споровиков С.— одно- или многоклеточные образования, окружённые плотной оболочкой. Служат для распространения и переживания неблагоприятных условий.

С. б а к т е р и й — покоящиеся репродуктивные клетки, характеризующиеся резко сниженным уровнем метаболизма и особой ультраструктурной организацией (экзоспоры актиномицетов, метилотрофных и пурпурных бактерий, акинеты цианобактерий, а также эндоспоры). Образуются в конце жизненного цикла. Осн. функция — репродукция и (или) сохранение бактерий в неблагоприятных условиях внеш. среды. В узком смысле С. бактерий, э н д о с п о р ы,— уникальные покоящиеся формы, формирующиеся обычно по одной внутри «материнских клеток». Обладают специфич. структурами (белковыми покровами, пептидогликановым кортексом, сердцевиной). Содержат в отличие от вегетативных клеток дипиколиновую к-ту в виде Са-хелата. Устойчивы к высоким темп-рам, радиации, высушиванию, действию растворителей и др. неблагоприятных факторов, вызывающих гибель вегетативных клеток. Эндоспоры образуют палочковидные (роды *Bacillus*, *Sporolactobacillus*, *Clostridium*), кокковидные (род *Sporosarcina*) и мицелиальные (род *Thermoactinomyces* и др.) бактерии. Попадая в свежую питат. среду, С. прорастают, давая начало новым вегетативным бактериальным клеткам.

СПОРЫНЬЯ́ (*Claviceps*), род пиреномицетов порядка спорыньевых (Clavicipitales). Паразитируют на злаковых и осоковых растениях, образуя в завязях растения-хозяина ко времени созревания семян твёрдые чёрно-фиолетовые склероции (рожки) дл. 1—5 см. После перезимовки в почве из склероциев вырастают сидящие на ножке жёлтого или красноватого цвета стромы диам. 1—1,5 мм, в периферич. части к-рых формируются перитеции с цилиндрич. асками и нитевидными аскоспорами. В завязях расте-



Спорынья: *1* — колос ржи с выступающими склероциями (чёрные); *2* — склероции разной формы.

ний, заражённых аскоспорами, развиваются конидии, погружённые в капли сахаристой жидкости, т. н. медвяной росы, способствующей распространению гриба (привлекает насекомых). Ок. 30 видов, распространены широко. Наиб. известны С. пурпурная (*C. purpurea*) и С. паспалюма (*C. paspali*). Склероции содержат большое кол-во алкалоидов (т. н. эргоалкалоидов). С. пурпурную культивируют с целью получения алкалоидов, используемых в медицине. Примесь склероциев С. пурпурной в муке или корме вызывает тяжёлое заболевание (эрготизм, ранее — «ведьмины корчи», «антонов огонь»).

С. наз. также болезнь злаков, вызываемую *C. purpurea*, и её склероции.

СПРИ́НГБОК (*Antidorcas marsupialis*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела 120—150 см, выс. в холке 70—90 см. У самцов и самок лировидные рога (дл. до 48 см). Вдоль спины и крупа складка кожи с длинными светлыми волосами, к-рые поднимаются, когда животное возбуждено. В Юж. Африке, в полупустынях и пустынях. Может обходиться без водопоя. Прыгает в высоту на 3—3,5 м, в длину до 15 м. Беременность ок. 6 мес. Детёныш 1, изредка 2. Численность и ареал резко сокращаются, сохранился С. лишь в нац. парках. В неволе размножается.

СПРУ́ТЫ, назв. осьминогов, иногда всех крупных головоногих моллюсков, встречающееся в популярной лит-ре.

СПЯ́ЧКА, состояние пониженной жизнедеятельности, наступающее у гомойотермных животных в периоды, когда пища становится малодоступной и сохранение высокой активности и интенсивного обмена веществ невозможно. Перед впадением в С. животные накапливают в организме резервные вещества, в осн. жиры (до 30—40% массы тела), и укрываются в убежищах с благоприятным микроклиматом (норы, гнёзда, дупла, расщелины скал и т. п.). С. сопровождается значит. снижением обмена веществ, торможением нервных реакций («глубокий сон»), замедлением дыхания, сердцебиения и др. физиол. процессов. Если условия С. становятся неблагоприятными (чрезмерное повышение или понижение темп-ры в убежище, подмокание гнезда и т. п.), животное резко повышает теплопродукцию, «просыпается» и принимает меры к восстановлению комфортных условий. Нек-рые млекопитающие (напр., медведь, енот, барсук) впадают на зиму в з и м н и й с о н, для к-рого характерно меньшее снижение темп-ры и интенсивности обмена веществ, чем при С.

Различают с у т о ч н у ю С. (у летучих мышей, колибри и др.), с е з о н н у ю — летнюю С., или эстивацию (у пустынных животных), и зимнюю С., или гибернацию (напр., у насекомоядных, мн. грызунов), и н е р е г у л я р н у ю С. — при внезапном наступлении неблагоприятных условий (у белок, енотовидной собаки, стрижей, ласточек и др.). Во время С. заметно повышается устойчивость животных ко мн. ядам и микробным инфекциям. Аналогичное С. состояние пойкилотермных животных наз. *оцепенением*.

● К а л а б у х о в Н. И., Спячка животных, 3 изд., Хар., 1956; е г о ж е, Спячка млекопитающих, М., 1985; Эволюционные аспекты гипобиоза и зимней спячки, Л., 1986 (в печати).

СРАВНИ́ТЕЛЬНАЯ АНАТО́МИЯ ЖИВО́ТНЫХ, с р а в н и т е л ь н а я м о р ф о л о г и я, раздел морфологии животных, изучающий закономерности строения и развития органов и их систем путём сопоставления животных разных систематич. групп. Сравнение строения органов в связи с их функциями даёт возможность понять приспособления организмов к условиям существования, а также происхождение разл. групп животных и пути их эволюции. Основы С. а. ж. заложены Аристотелем (4 в. до н. э.). После длит. периода накопления фактич. материала в 18 в. сравнит. метод его изучения получил широкое применение, появились труды с описанием анатомии птиц и млекопитающих. В нач. 19 в. Ж. Кювье детально изучил строение мн. групп животных и обобщил накопленные сведения об организации современных и ископаемых форм; опираясь на разработанный им принцип корреляции органов, обосновал учение о четырёх обособленных «ветвях» (типах) животных. Тогда же Э. Жоффруа Сент-Илер развил представление о едином плане строения всех животных, изменяющемся под воздействием факторов внеш. среды, и положил начало учению о гомологии частей и органов. К. М. Бэр сформулировал (1828) закон *зародышевого сходства*, а Р. Оуэн разработал метафизич. концепцию *архетипа* и систематизировал нек-рые общие положения С. а. ж. Учение Ч. Дарвина (1859) ознаменовало новый период в развитии С. а. ж., когда огромный фактич. материал получил эволюционно-историч. объяснение, а С. а. ж. наряду с эмбриологией и палеонтологией стала важной опорой эволюц. учения. К. Гегенбаур ввёл эволюц. принцип в понятия *аналогии* и *гомологии*. Т. Гексли, изучив черепа позвоночных, опроверг концепцию архетипа Р. Оуэна. Прогрессу С. а. ж. способствовали исследования Ф. Мюллера (1864) и Э. Геккеля (его труд «Общая морфология организмов», т. 1—2, 1866), обосновавших учение о рекапитуляции и т. н. основной *биогенетический закон*. Успехи С. а. ж. в России связаны с трудами А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, Я. А. Борзенкова и др., а в СССР — с работами А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена, В. А. Догеля, В. Н. Беклемишева и др., к-рые разрабатывали морфологич. закономерности эволюции. А. Н. Северцов и его последователи рассмотрели модусы (способы) эволюц. изменений органов и их функций и обосновали концепции, объясняющие пути прогрессивной эволюции. И. И. Шмальгаузен развил морфобиол. теорию эволюции. В. А. Догель сформулировал принципы *полимеризации* и *олигомеризации* гомологичных органов. В. Н. Беклемишев разработал основы сравнит. анатомии беспозвоночных.

Осн. задача совр. С. а. ж. — построение естеств. системы животного мира и установление морфологич. закономерностей эволюции на основе изучения анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Изучением строения животных в тесной связи с их приспособлением к условиям существования и выполнением присущих им функций занимаются соответственно экологическая морфология животных и функциональная морфология животных. См. также *Прогресс*, *Регресс*, *Ароморфоз*, *Идиоадаптация*, *Ценогенез*, *Филэмбриогенез*.

● С е в е р ц о в А. Н., Морфологические закономерности эволюции, М.— Л., 1939; Ш м а л ь г а у з е н И. И., Основы сравнительной анатомии позвоночных животных, 4 изд., М., 1947; Б л я х е р Л. Р., Очерк морфологии животных, М., 1962; К а н а е в И. И., Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии, М.—Л., 1963; е г о ж е, Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней, М.—Л., 1966; Б е к л е м и ш е в В. Н., Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 3 изд., т. 1—2, М., 1964.

СРЕДА́ ОБИТА́НИЯ, совокупность конкретных абиотических и биотических условий, в к-рых обитает данная особь, популяция или вид. См. *Абиотическая среда*, *Биотическая среда*.

СРЕ́ДНЕЕ У́ХО (auris media), отдел слуховой системы наземных позвоночных. Состоит из барабанной перепонки, барабанной полости, заполненной воздухом, находящихся в ней слуховых косточек (молоточек, наковальня, стремечко у млекопитающих, столбик — аналог стремечка у пресмыкающихся, земноводных и птиц) и евстахиевой трубы, соединённой с глоткой. Обычно отделы С. у. каждой стороны черепа изолированы друг от друга; у крокодилов, нек-рых ящериц и птиц они сообщаются анастомозами, заполненными воздухом. Слуховые косточки передают звуковые колебания с барабанной перепонки на овальное окно внутр. уха, а также предохраняют его от перегрузок. В полости С. у. происходит усиление биологически важных звуковых частот на основе явлений резонанса. У ряда форм (змеи) в связи с особенностями среды обитания и образа жизни С. у. часто редуцировано. См. рис. при ст. *Ухо*.

СРЕ́ДНИЙ МОЗГ, м е з е н ц е ф а л о н (mesencephalon), отдел ствола головного мозга, расположенный между промежуточным мозгом (кпереди), варолиевым мостом и мозжечком (кзади). Образуется из ср. мозгового пузыря. Состоит из четверохолмия и ножек мозга. Гл. его образования: красное ядро, ядра глазодвигательного и блокового нервов, центр. серое вещество, чёрная субстанция. В середине С. м. проходит канал (сильвиев водопровод), соединяющий полости 3-го и 4-го желудочков. У низших позвоночных С. м. вместе с мозжечком — высший центр управления адаптивным поведением. Гл. афферентный тракт С. м. рыб — зрит. пути, заканчивающиеся в переднем двухолмии. Осн. выходная система С. м. — рубро-спинальный тракт, к-рый обеспечивает уже у низших позвоночных контроль за деятельностью спинного мозга со стороны мозжечка и С. м., способствуя, т. о., повышению координации движений организма и их адаптивности к вестибулярным и осн. телецептивным (звуковым и световым) сигналам. С. м. участвует также в регуляции движений и позы, мышечного тонуса, состояний бодрствования и сна, эмоционально-мотивационной активности. См. рис. при ст. *Головной мозг*.

СРЕДОСТЕ́НИЕ (mediastinum), средняя часть грудной полости млекопитающих, в к-рой находятся сердце с крупными сосудами, трахея и пищевод. Ограничено спереди грудиной, сзади грудным отделом позвоночника, с боков плеврой, снизу диафрагмой; верх. границей считают условную горизонтальную линию, проходящую по верх. краю грудины. С. наз. также расширенную часть кишечной брыжейки у позвоночных (кроме млекопитающих), в к-рой проходит пищевод.

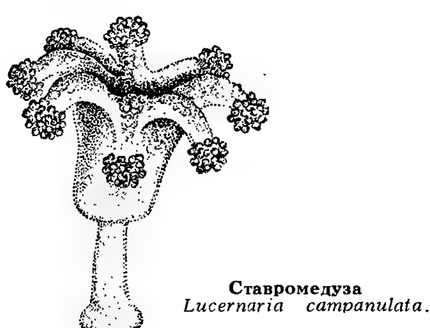
СТАБИЛИЗИ́РУЮЩИЙ ОТБО́Р, одна из форм естественного отбора, благоприятствующая сохранению в популяции оптимального в данных условиях фенотипа (к-рый становится преобладающим) и действующая против проявлений фенотипич. изменчивости; наблюдается при длит. сохранении постоянных условий внеш. среды. Теория С. о. разработана И. И. Шмальгаузеном (1946). Оптималь-

вый фенотип формируется на основе разных генотипов посредством т. н. канализации морфогенеза (К. Уоддингтон, 1957), направляющей формообразование с помощью генов-модификаторов в определ. русла. Этим объясняется фенотипич. однородность популяции, включающей разнородные генотипы. При длит. действии С. о. фенотипы нек-рых видов организмов могут оставаться практически неизменными в течение миллионов лет (т. н. персистентные формы). Генофонд же вида продолжает изменяться с возникновением новых мутаций. Т. о., несмотря на фенотипич. сходство предков и потомков у персистентных форм, в генетич. отношении они могут существенно отличаться друг от друга. С действием С. о. в условиях изоляции территориально разъединённых (аллопатрических) популяций предкового вида связано возникновение сходных близкородственных видов — видов-двойников.

● Шмальгаузен И. И., Факторы эволюции, 2 изд., М., 1968.

СТАВРИ́ДОВЫЕ (Carangidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. до 1,8 м, масса до 50 кг. Тело веретеновидное, с тонким хвостовым стеблем. У нек-рых С. боковая линия на всём протяжении покрыта костными щитками. Спинных плавников 2, первый из них с колючками, анальный плавник длинный. Св. 20 родов, ок. 200 видов, в тропич., субтропич. и умеренных мор. водах. Широко распространён род ставриды (*Trachurus*) с 12 видами. Дл. обычно 30—50 см, масса до 3 кг. В СССР — 3 вида этого рода, в Чёрном м. и у берегов Приморья: обыкновенная ставрида (*T. trachurus*), средиземноморская ставрида (*T. mediterraneus*) и японская ставрида (*T. japonicus*). Стайные пелагические шельфовые рыбы. Совершают дальние сезонные миграции. Нерест в тропиках круглогодично, в умеренных водах — в тёплое время года. Плодовитость обыкновенной ставриды в среднем 67 тыс. икринок. Икра пелагическая. Молодь часто держится под куполами медуз. Планктофаги и хищники. Объект промысла. См. рис. 14 в табл. 35.

СТАВРОМЕДУ́ЗЫ (Stauromedusae), отряд сцифоидных. Резко отличаются от представителей др. отрядов строением тела и жизненным циклом (сочетают признаки медузы и полипа). Особь С.,



Ставромедуза
Lucernaria campanulata.

вероятно, полип (в форме бокала на ножке выс. 2—15 см), развитие к-рого как бы приостановилось на стадии формирования на его вершине первой эфиры — личинки медузы. Медуза, не отделяясь от полипа, формирует гонады, её края вытянуты в 8 т. н. рук, несущих по пучку головчатых щупалец. Размножение только половое. Из яйца образуется ползающая (без ресничек) планула, к-рая в результате метаморфоза превращается во взрослую особь той же двойств. природы. Ок. 30 видов, распространены от тропиков до арктич. морей. В морях СССР (кроме Каспийского и Аральского) — 12 видов. Обитают преим. у берегов, на дне. Способны медленно передвигаться.

СТА́ДО, группа млекопитающих одного вида, сохраняющих к.-л. время близость друг к другу, сходно себя ведущих и нередко имеющих одинаковый ритм активности (напр., у китов одновременное выныривание) и единое направление движения. Образование С. характерно для китообразных, копытных, приматов. Состав (по возрасту и полу) и размеры С. непостоянны, что отличает его от др. групп животных с взаимосвязанным поведением (семья, гарем и т. д.). Макс. размер С. определяется возможностями взаимной координации поведения животных. У китов и обезьян С. может включать десятки животных, у копытных — сотни и тысячи (сев. олени, сайгаки, гну и др.). Наиб. крупные С. (до 100 тыс.) образуются во время сезонных миграций. В С. животные ориентируются на поведение соседей (сигналы о наличии корма, появлении хищника и др.) или вожака (выбор безопасного пути во время бегства от врага, подхода к водопою или убежищу), т. е. подражание преобладает над свободным выбором решения, характерным для поведения одиночных животных. В С. приматов существует сложная *иерархия* и система связей между особями. В С. копытных иерархия определяется размерами тела, рогов. В с. х-ве в С. объединяются домашние животные одного вида. Закономерностями поведения животных в С. широко пользуются в пастбищном животноводстве.

В литературе термином «С.» в более широком смысле обозначают любые крупные скопления животных (напр., С. рыб).

● Баскин Л. М., Поведение копытных животных, М., 1976; Шилов И. А., Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных, М., 1977.

СТАЛЬНОГОЛО́ВЫЙ ЛОСО́СЬ (*Salmo gairdneri*), проходная рыба сем. лососёвых. Дл. до 115 см, масса до 15—18 кг. Выше боковой линии тёмные пятна. Обитает в Тихом ок. Нерестится в реках Сев. Америки (от Аляски до Калифорнии). Половозрелость на 3—5-м году жизни. Нерест в конце зимы или весной. У самцов во время нереста на боках появляется красная полоса. Плодовитость 6—8 тыс. икринок. Молодь живёт в реке 1—4 года, после ската в море совершает длит. кормовые миграции. Питается рыбой, ракообразными и др. беспозвоночными. Ценный объект промысла и акклиматизации. Образует жилые формы, наз. радужной форелью (разводятся в прудовых х-вах).

СТАРЕ́НИЕ, закономерный разрушительный процесс возрастных изменений организма, ведущий к снижению его адаптац. возможностей, увеличению вероятности смерти. Видовая и индивидуальная *продолжительность жизни* определяются сложным взаимоотношением процессов С. и процессов, направленных на стабилизацию жизнеспособности организма, увеличение продолжительности его жизни (витаукта, от лат. vita — жизнь и augeo — умножаю, увеличиваю). С. свойственно всем организмам и протекает на всех уровнях организации живого — от молекулярно-генетич. до организменного. С. развивается гетерохронно (с разл. скоростью в разных клетках, тканях и органах) и гетеротопно (неодинаковы качеств. изменения в разных структурах). Полагают, что у животных и человека ведущими механизмами С. на молекулярно-генетич. уровне являются: необратимые нарушения ДНК, неравномерные изменения в синтезе РНК и белков разных классов, изменения в системе передачи генетич. информации; нарушения в образовании, транспорте и использовании энергии; снижение активности систем антиоксидантов, микросомального окисления, падение интенсивности процессов синтеза медиаторов и ряда гормонов. Ведущие механизмы С. на клеточном уровне: деградация и гибель части клеток, снижение митотич. активности, падение числа митохондрий, разрушение лизосом, изменение электрич. свойств плазматич. мембран, ионного транспорта, дегидратация коллоидов плазмы, падение лабильности клеток и их реакции на воздействие физиологически активных веществ. Ведущие механизмы на организменном уровне (для высших животных): ослабление функции осн. физиол. систем организма (нервной, эндокринной, сердечно-сосудистой, пищеварит. и др.), снижение нервного контроля над их деятельностью, изменение реактивности к действию гормонов, нарушения на этапе поступления информации в нервные центры. Общепринятого объяснения процессов С. нет. Существует множество гипотез о его механизмах. Однако, согласно большинству из них, первичные механизмы С. связаны с изменением состояния генетич. аппарата клетки. По мнению одних, это — запрограммированный процесс снижения активности генома, по мнению других, С. — результат повреждения генетич. аппарата в ходе онтогенеза, нарушения его регуляции, появления и накопления ошибок в системе хранения и реализации генетич. информации, что ведёт к вышеописанным необратимым изменениям в организме на всех уровнях его организации; по мнению третьих, С. — не запрограммированный, а генетически детерминированный процесс, определяемый всей биол. организацией животного, нарушением её в ходе жизнедеятельности организма. В то же время, в соответствии с адаптационно-регуляторной гипотезой, в ходе С. в организме мобилизуются спец. приспособит. механизмы, тормозящие процессы С. и тем самым способствующие увеличению продолжительности жизни. Полагают, что у человека высокий уровень социально-трудовой активности и постоянные тренировки способствуют сохранению умств. и физич. работоспособности до глубокой старости. Наука о С. — геронтология.

У растений, как и у животных, наступление С. связано со снижением интенсивности осн. функций в клетках и тканях, активности анаболитич. ферментов и повышением гидролитич. активности. В результате накапливаются конечные продукты метаболизма и наступают структурные разрушения органоидов клеток (хлоропластов, митохондрий и др.). Специфика многоклеточных растений в том, что С. клеток, тканей и целых органов не ведёт к С. всего организма сразу, т. к. в течение всей жизни одновременно с отмиранием органов у растения идёт их новообразование (листопад, веткопад, корнепад, опадение зрелых плодов и семян компенсируется ростом новых побегов). Наиб. явно С. выражено у однолетних, дву- и многолетних монокарпич. растений, у к-рых после плодоношения начинаются необратимые деструктивные изменения, все меристематич. ткани полностью исчерпываются. У поликарпич. многолетников побеговая и

корневая системы постоянно омолаживаются. Признаки С. целого организма у них появляются, когда количественно деструктивные процессы начинают преобладать над новообразованиями (у деревьев образуются дупла, в центре кустов и дерновин — проплешины и т. д.). Накопление мёртвых частей подавляет работу меристем и стимулирует С. У вегетативно-подвижных растений (ползучих, корневищных) признаки С. выражены слабо, т. к. новые побеги с придаточными корнями быстро удаляются и изолируются от старых. На этом основано их очень длительное (десятки и сотни лет) вегетативное размножение в природе (мн. лесные травы) и в х-ве (напр., картофель). «Вырождение» нек-рых культурных сортов многолетников связано со С. их клонов при вегетативном размножении.

● Казарян В. О., Старение высших растений, М., 1969; Фролькис В. В., Старение. Нейрогуморальные механизмы, К., 1981; Биология старения, Л., 1982 (Руководство по физиологии); Дупленко Ю. К., Старение. Очерки развития проблемы, М., 1985.

СТА́РЛИНГА ЗАКО́Н (по имени Э. Старлинга), сердца закон, зависимость энергии сокращения миокарда от степени растяжения составляющих его мышечных волокон. Энергия каждого сердечного сокращения изменяется прямо пропорционально диастолич. объёму: чем больше крови поступает к сердцу во время диастолы, тем сильнее растягиваются волокна сердечной мышцы и тем энергичнее сокращается мышца во время след. систолы. Саморегулирующийся механизм С. з. обусловлен свойствами миокарда, участвует в регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы.

СТАТОБЛА́СТ (от греч. statós — стоящий, неподвижный и. . . *бласт*), чечевицеобразная покоящаяся зимняя почка у пресноводных мшанок. С. развиваются внутри брыжейки желудка (т. н. канатика) и являются внутр. почками в отличие от наружных, за счёт к-рых образуются колонии. С. имеет плотную наруж. оболочку, иногда с крючкоподобными выростами. При отмирании и распаде осенью материнского организма С. освобождаются и благодаря имеющимся в них воздушным камерам плавают в воде. Весной оболочка С. лопается и выходит молодая мшанка — родоначальница новой колонии.

СТАТОРЕЦЕ́ПТОРЫ (от греч. statós — стоящий, неподвижный и *рецепторы*), специализированные клетки, фиксирующие изменение положения тела или его частей в пространстве. У беспозвоночных расположены в статоцистах, у рыб и нек-рых земноводных — в органах боковой линии. У позвоночных роль С. выполняют рецепторы вестибулярного аппарата, кожных покровов, проприорецепторы мышц, сухожилий, связок и суставов и др.

СТАТОЦИ́СТЫ (от греч. statós — стоящий, неподвижный и *циста*), слуховые пузырьки, органы равновесия беспозвоночных; имеют вид ямки или пузырька, погружённого под наруж. покров тела, или колбообразного выпячивания покрова (у медуз и мор. ежей). Внутри С., заполненного жидкостью, находится один или неск. отолитов (статолитов). При изменении положения тела отолиты сдвигаются, раздражая ресничные чувствит. клетки эпителия, выстилающего полость С., или хитиновые волоски у членистоногих, соприкасающиеся с рецепторными клетками. Нервный импульс передаётся в ЦНС, вызывая ответную двигат. реакцию организма, восстанавливающую равновесие. С. по структуре и функции близки *макуле*, расположенной во внутр. ухе позвоночных.

СТАФИЛИНИ́ДЫ, коротконадкрылые (Staphylinidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 1,5—40 мм, тело узкое, уплощённое, надкрылья обычно укороченные (отсюда 2-е назв.), прикрывают лишь основание брюшка, к-рое сверху сильно хитинизировано, легко загибается вверх и вниз. Крылья складываются поперёк дважды под надкрыльями. Личинки длинные и узкие, очень подвижные, несколько похожие на взрослых жуков. Св. 20 тыс. видов, распространены широко; в СССР — ок. 2000 видов (фауна С. изучена недостаточно). Обитают в почве, лесной подстилке, навозе, грибах, под камнями, корой деревьев, на трупах животных, в муравейниках и термитниках. Жуки — хищники или сапрофаги, многие хорошо летают — одни днём, другие вечером и ночью. Личинки обычно хищники, известны южноамериканские виды, паразитирующие на грызунах. Большинство С.— обитатели почв. Повсеместно в сырых местах по берегам водоёмов встречается С. береговой (*Paederus riparius*), дл. 7,5—8 мм, в навозе — С. волосатый (*Emus hirtus*), дл. 18—22 мм. С. пахучий, или оципус (*Ocypus olens*), — в Красной книге СССР. См. рис. 18, 19 в табл. 28.

СТАФИЛОКО́ККИ (*Staphylococcus*), род шаровидных бактерий сем. Micrococcaceae. Клетки (диам. 0,5—1,5 мкм) при делении в разл. плоскостях остаются соединёнными друг с другом и образуют скопления, похожие на гроздь винограда, но могут быть расположены одиночно. Неподвижные, грамположительные, факультативные анаэробы, хемоорганогетеротрофы, серологически неоднородные, нек-рые образуют пигменты. Широко распространены в воздухе, воде, почве, встречаются на соприкасающихся с внеш. средой тканях человека и животных. Сапрофитные, условно патогенные, патогенные виды. Патогенные С. образуют экзо- и эндотоксины, аллергизирующие вещества; возбудители воспалительно-гнойных заболеваний.

СТА́ЦИЯ (от лат. statio — место, положение), участок пространства, характеризующийся совокупностью условий (рельеф, климат, пища, убежища и т. п.), необходимых для существования данного вида животных. Характерные для вида С. мозаично распределены в пределах видового ареала, поэтому ареал никогда не бывает заселён сплошь. В более частном смысле понятие «С.» обозначает участки, в к-рых осуществляются специфич. формы деятельности данного вида (кормовые С., гнездовые С., С. ночёвок и т. п.). Отдельные С., заселяемые данным видом, могут отличаться особенностями рельефа, растительности и пр.; т. о., вид обычно обладает набором С., причём нек-рые из них имеют разл. значение в жизненном цикле животных. Так, С. «переживания» благодаря особенностям микроклимата и защитным условиям обеспечивают лучшее выживание вида в определ. сезоны (зимой, при паводках и т. п.), С. «расселения» определяют возможность размножения и занятия большей территории. Понятие С., чаще употребляемое по отношению к наземным животным, близко к более общему понятию — *местообитание*.

СТАЯ, любая подвижная, обычно вре́менная группировка насекомых, рыб и птиц, изредка млекопитающих. За этим обиходным назв. часто кроются разл. биол. явления. Вынужденные скопления животных часто связаны с местами изобилия пищи (С. воробьёв) или с достаточно надёжными убежищами (коллективные ночёвки и скопления в период линьки у птиц). Добровольные агрегации возникают в однородной среде (С. пелагических рыб) или обычно приурочены к периоду миграций (С. саранчи, перелётных птиц). Такие группировки весьма непостоянны по составу. От них отличаются С. у мн. оседлых птиц (нек-рые сойки, синицы), представляющие собой группы особей, объединённых в систему иерархии и занимающих постоянную территорию. У рыб различают С. ходовые и С. кругового обзора. Регуляция положения отд. особей внутри ходовой С. и поддержание её единства обеспечивается рядом физич. (гидродинамика, электрич. поля), физиол. и поведенч. механизмов. С. обоих типов у рыб распадаются с наступлением темноты, а утром особи снова объединяются друг с другом в новых комбинациях. Ходовые С. у нек-рых птиц (гуси, журавли, кулики) функционально сходны с ходовыми С. рыб; С. волков представляет собой замкнутую группировку из 5—10 (макс. до 22) особей, включающую до 3 моногамных пар и их потомство неск. поколений. Её единство держится в осн. на общности групповой терр. и на взаимопомощи при охоте.

У рыб и птиц особи, объединённые в С. умеренного размера, менее уязвимы для хищников, чем одиночки, и более эффективно питаются. Однако с ростом величины С. н ней увеличивается число агрессивных контактов и ложных тревог, приводящих к излишним энергетич. затратам.

● Радаков Д. В., Стайность рыб как экологическое явление, М., 1972; Панов Е. Н., Поведение животных и этологическая структура популяций, М., 1982.

СТВОЛ ГОЛОВНО́ГО МО́ЗГА (truncus cerebri), филогенетически древняя часть головного мозга, состоящая из среднего, заднего (исключая мозжечок) и продолговатого мозга. В большинстве ядер С. г. м. начинаются или заканчиваются *черепномозговые нервы* (кроме обонятельного). Большую площадь С. г. м. занимает ретикулярная формация. В С. г. м. расположены также представительства нервных центров (сосудодвигательного, дыхательного, пищевого и др.), регулирующих деятельность внутр. органов, а также проходят все нисходящие и восходящие пути, связывающие головной мозг со спинным. С. г. м. осуществляет регуляцию осн. безусловных рефлексов, управление локомоциями.

СТВОЛО́ВЫЕ КЛЕ́ТКИ, камбиальные клетки, родоначальные клетки в обновляющихся тканях животных (кроветворной и лимфоидной, в эпидермисе, покрове пищеварит. тракта и нек-рых других). Размножение и дифференцировка С. к. восстанавливают потери специализир. клеток после их естественной возрастной или физиологич. гибели, а также в аварийных ситуациях. С. к. индивидуальны для каждого тканевого типа, но в его пределах могут развиваться в разных направлениях (т. е. они тотипотентны), напр., в кроветворной ткани млекопитающих из них дифференцируются эритроциты, лейкоциты или мегакариоциты. С. к. самоподдерживаются: после деления С. к. одна клетка остаётся в

стволовой линии, а другая дифференцируется в специализир. клетку.

У растений различные клетки образуются из меристемы; её производные — родоначальники тканей растит. организма (покровной, проводящей и др.). ● Sterm cells. Their identification and characterization, Edin., 1983.

СТЕАРИН, смесь твёрдых высших жирных к-т, гл. обр. стеариновой и пальмитиновой, получаемая из животных жиров.

СТЕАРИНОВАЯ КИСЛОТА, $CH_3(CH_2)_{16}COOH$, насыщенная высшая жирная к-та. В виде глицеридов содержится во мн. животных жирах (в молочном жире 5—15%, в говяжьем сале 18%, бараньем 30%), в растительных маслах (в масле какао 34%), в составе фосфо- и гликолипидов разл. происхождения (обычно совместно с пальмитиновой к-той).

СТЕБЕЛЬ (caulis), осевая часть побега растений, состоящая из узлов и междоузлий. Растёт в длину за счёт верхушечной (в конусе нарастания) и вставочных, или интеркалярных, меристем. Несёт на себе листья, почки и органы спороношения, у покрытосеменных — цветки. Выполняет гл. обр. опорную (механич.) и проводящие функции, обеспечивая благоприятное для фотосинтеза расположение листьев и двустороннее перемещение веществ (от корней к листьям, от листьев к др. органам). Иногда функционирует как запасающий орган (клубни, стебли кактусов), служит для прикрепления к опоре (с помощью усиков), размножения (корневища, столоны), защиты (колючки). Анатомич. строение молодого стебля представлено эпидермой, первичной корой и центр. осевым цилиндром (стелой). В толщину С. растёт за счёт камбия (большинство двудольных, голосеменные) или меристемы в области перицикла (нек-рые древесные однодольные, напр. драцена). Многолетние С. (напр., стволы и ветви деревьев) имеют вторичное строение: корка, луб, камбий, древесина с кольцами годичных приростов. В эволюции С. возник из совокупности теломов первых наземных листостебельных растений — риниевых (см. *Стелярная теория*). У древесных растений С. наз. стволом. Стеблеподобные образования встречаются у нек-рых крупных водорослей (бурых, зелёных).

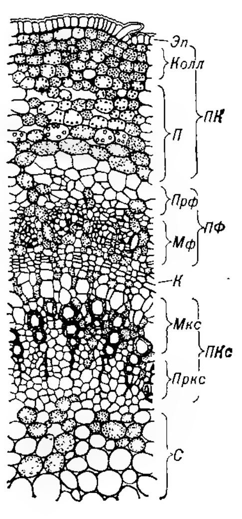


Рис. 1. Часть поперечного среза молодого стебля сливы первичного строения: *К* — камбий; *Колл* — колленхима; *Мкс* — метаксилема; *Мф* — метафлоэма; *П* — паренхима; *ПК* — первичная кора; *ПКс* — первичная ксилема; *Пркс* — протоксилема; *Прф* — протофлоэма; *ПФ* — первичная флоэма; *С* — сердцевина; *Эп* — эпидерма.

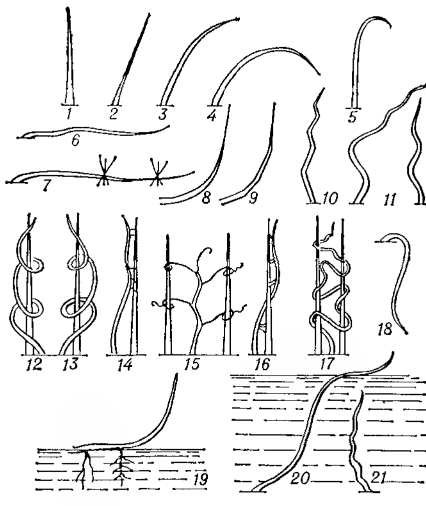


Рис. 2. Типы стеблей по положению в пространстве: *1* — прямой, или прямостоячий; *2* — наклонный; *3* — изогнутый; *4* — дуговидный; *5* — поникающий; *6* — лежачий; *7* — ползучий, укореняющийся в узлах; *8* — восходящий; *9* — коленчато-восходящий; *10* — изломанный; *11* — извилистый; *12* — вьющийся по направлению часовой стрелки; *13* — вьющийся против направления часовой стрелки; *14* — цепляющийся; *15* — лазящий; *16* — всползающий; *17* — вплетающийся; *18* — свисающий; *19* — плавающий; *20* — всплывающий; *21* — погруженный в толщу воды.

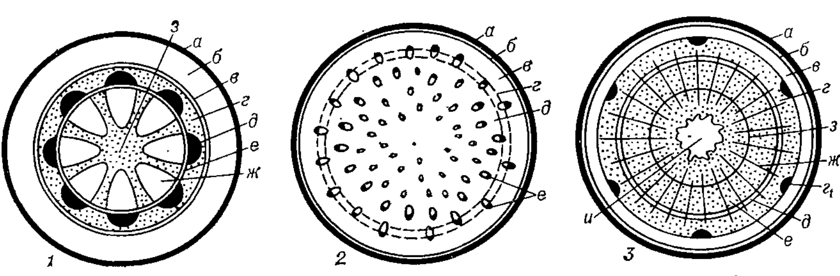


Рис. 3. Анатомическое строение стебля. *1* — первичное: *а* — эпидерма; *б* — первичная кора; *в* — эндодерма, или крахмалоносное влагалище; *г* — перецикл; *д* — флоэма; *е* — камбий; *ж* — ксилема; *з* — сердцевина; *2* — вторичное (у однодольного растения): *а* — пробка; *б* — феллоген; *в* — кора; *г* — поле образовательной ткани; *д* — древесная паренхима; *е* — сосудисто-волокнистые пучки; *3* — вторичное (у двудольного растения): *а* — пробка; *б* — феллоген; *в* — феллодерма; *г* — вторичная флоэма; $г_1$ — первичная флоэма; *д* — камбий; *е* — ксилема; *ж* — сердцевинные лучи; *з* — границы между годичными кольцами; *и* — сердцевина.

СТЕБЕЛЬКОВЫЕ БАКТЕРИИ, имеют выросты (стебельки) для прикрепления к субстрату. Различают клеточные стебельки, или простеки (у родов *Caulobacter* и *Asticcacaulis*), и неклеточные стебельки, образованные, видимо, слизью (*Nevskia*, *Planktomyces*, *Gallionella*). Подобно почкующимся бактериям, подвижная дочерняя клетка С. б. приступает к размножению лишь образовав стебелёк. Со стебельком не следует смешивать прикрепит. диски, образуемые нек-рыми бактериями на одном из полюсов клетки и служащие для прикрепления к к.-л. субстрату. С. б.— широко распространённые водные организмы, часто развивающиеся при низком содержании органич. веществ. Составляют часть эпифитных микроорганизмов, особенно часто прикрепляясь к водорослям.

СТЕБЕЛЬЧАТОБРЮХИЕ (Apocrita), подотряд перепончатокрылых насекомых. В отличие от сидячебрюхих у С. 1-й брюшной сегмент вошёл в состав груди, брюшко часто сужено к основанию в виде стебелька. Жилкование крыльев по сравнению с сидячебрюхими б. или м. редуцировано. Есть бескрылые формы (немки, муравьи, нек-рые наездники). Самки мн. С. имеют ядовитую железу. С. разделяют на 2 группы — жалящих (осы, пчёлы, муравьи) и паразитич. (наездники, орехотворки) перепончатокрылых. Иногда эти группы рассматривают как самостоят. подотряды. Личинки большинства С. плотоядные (питаются насекомыми, паукообразными). Ряд С.— вторичные паразиты, т. е. паразиты др. паразитич. насекомых, в т. ч. и полезных. Встречаются и растительноядные, питающиеся на личиночной стадии пыльцой (пчёлы, нек-рые осы и др.) и развивающиеся в растит. тканях (орехотворки, семяеды).

СТЕБЕЛЬЧАТОГЛАЗЫЕ (Stylommatophora), отряд (или надотряд) наземных лёгочных моллюсков. Тело (дл. от 0,6 до 210 мм) обычно покрыто раковиной, число оборотов к-рой может достигать 18. У мн. С. раковина частично редуцирована, у слизней раковина полностью погружена в мантию. Щупальца (2 пары) втяжные, при сокращении вворачиваются внутрь полости тела. Глаза расположены на вершинах верхних щупалец-омматофоров (отсюда назв.). Ок. 80 сем.: ахатиниды, гелициды, клаузилииды и др.; не менее 15 тыс. видов. 13 сем. в осн. или полностью состоят из слизней. Распространены повсеместно, в СССР — ок. 600 видов, наиб. разнообразны в горах Кавказа и Ср. Азии. Яйца откладывают в укрытия (нек-рые тропич. виды в собств. раковину). В засушливых районах составляют важный источник пищи и воды для позвоночных, т. к. многие встречаются массами и ведут открытый образ жизни.

СТЕБЛЕВОЙ МОТЫЛЁК, кукурузный мотылёк [*Ostrinia* (*Pyrausta*) *nubilalis*], бабочка сем. ширококрылых огнёвок. Крылья в размахе 24—32 мм. Самцы обычно мельче и темнее самок. Распространён очень широко (в Америку завезён); в СССР — всюду, кроме севера и пустынь. Плодовитость св. 1200 яиц; яйцекладки кучные, на ниж. стороне листьев мн. растений. Гусеницы после отрождения питаются открыто, проникают в листовые влагалища, верхушки растущих побегов, соцветия, затем внедряются в стебли (отсюда назв.), где и зимуют в последнем возрасте; окукливание весной. В год 1—3 поколения. Повреждает ок. 230 видов растений, гл. обр. крупностебельных (кукуруза, конопля, подсолнечник, картофель и др. Специализированные на определ. кормовых растениях формы рассматривают как самостоят. виды. См. рис. 12 в табл. 27.

СТЕГАЛЬНЫЙ ЧЕРЕП (от греч. stégē — крыша), стегокротафический

черeп (от греч. stégē — крыша и krótaphos — висок), череп, в к-ром накладные кости образуют сплошной покров с отверстиями только для глаз, ноздрей и теменного органа. Характерен для костных рыб, стегоцефалов, котилозавров. Из С. ч. в филогенезе развился зигальный, или зигокротафический (от греч. zýgoma — скуловая дуга и krótaphos — висок), череп с отверстиями в заглазничной области (височными окнами), разделёнными височными дугами. Формирование височных окон связано с усилением челюстной мускулатуры. При редукции височных дуг боковая стенка мозгового черепа становится полностью открытой снаружи (хвостатые земноводные, змеи); такой череп наз. гимнокротафическим (от греч. gymnós — голый и krótaphos — висок). Редукция сплошной крыши черепа достигается также развитием вырезок в ниж. и заднем её краях (черепахи).

СТЕГОЗА́ВРЫ (Stegosauria), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. птицетазовых динозавров. Известны от юры до нижнего мела из Сев. Америки, Зап. Европы и Африки; в СССР — в Казахстане. Дл. до 9 м. Череп низкий и длинный. Передние конечности короче задних. Вдоль спины и хвоста парные панцирные пластины и шипы, особенно велики пластины у рода *Stegosaurus*. Растительноядные. Ходили на 4 ногах. 2 сем., ок. 10 родов, 23 вида. См. рис. 2 в табл. 5Б.

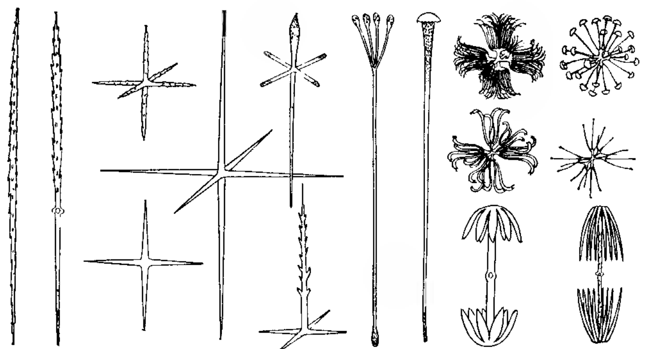
СТЕГОЦЕФА́ЛЫ, крышечерепные, панцирноголовые (Stegocephala), собирательное назв. палеозойских земноводных. Череп стегальный. Туловище нередко было покрыто костными щитками. К С. относят лабиринтодонтов, батрахозавров и вымершие отряды подкласса лепоспондильных (Lepospondyli).

СТЕКЛОВИ́ДНОЕ ТЕ́ЛО (corpus vitreum), прозрачная бессосудистая студенистая масса, заполняющая полость глаза между хрусталиком и сетчаткой; часть диоптрич. системы, обеспечивающая проведение световых лучей к сетчатке. С. т. участвует в поддержании внутриглазного давления и формы глазного яблока. Прочно скреплено гиалиновой мембраной с сетчаткой. В конвергентно возникших камерных глазах головоногих моллюсков С. т. выполняет те же функции, что и у позвоночных. См. рис. при ст. *Глаз*.

СТЕКЛЯ́ННИЦЫ (Sesiidae, Aegeriidae), семейство бабочек. Крылья узкие, в размахе обычно 15—45 мм. Чешуйки на задних и часто на значит. поверхности передних крыльев отсутствуют (отсюда назв.). Мн. С. внешне напоминают перепончатокрылых (мимикрия). Брюшко длинное, на конце с пучком волосовидных чешуй. Ок. 1000 видов, распространены широко; в СССР — св. 80 видов. Бабочки летают обычно днём (нек-рые виды, подобно бражникам, питаются в полёте). Гусеницы голые (с мелкими щетинками), белые или желтоватые, прогрызают ходы в ветвях или стволах деревьев и кустарников, реже в стеблях и корнях травянистых растений; развитие иногда двухлетнее. Окукливание в месте повреждения или в почве (в коконе). Нек-рые виды могут повреждать парковые и садовые насаждения, напр. большая тополёвая С. (*Sesia apiformis*). См. рис. 15 в табл. 27.

СТЕКЛЯ́ННЫЕ ГУ́БКИ, шестилучевые губки (Hyalospongia, или Hexactinellida), класс губок. Известны с кембрия. Наиб. разнообразны и многочисленны были в мелу. Скелет из кремнёвых шестилучевых игл (или их производных) с лучами, лежащими в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях. Преим. одиночные, мешковидные, трубчатые, бокаловидные или бочонковидные формы, выс. до 1,5 м. 2 отр.: Hexasterophora (типичный род — корзинки Венеры) и Amphidiscophora. Ок. 500 видов. Океанические организмы, обитающие обычно на глуб. св. 100 м. В морях СССР 34 вида, из них 6 — в северных и 28 — в дальневосточных.

● Колтун В. М., Стеклянные, или шестилучевые губки северных и дальневосточных морей СССР. (Класс Hyalospongiae), Л., 1967 (Определители по фауне СССР, [т.] 94).

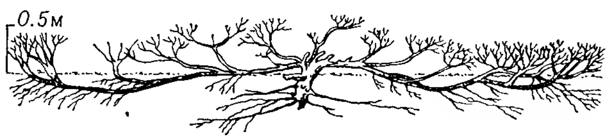


Иглы стеклянных губок.

СТЕКЛЯ́ННЫЙ О́КУНЬ (*Chanda ranga*), рыба сем. робаловых (Centropomidae) отр. окунеобразных. Дл. до 7 см. Тело высокое, сильно сжатое с боков, прозрачное (отсюда назв.). Самец оливково-жёлтый или с сине-зелёным блеском. Обитает в пресных и солоноватых водоёмах п-овов Индостан и Индокитай. Стайная рыба, планктофаг. Нерест в зарослях водных растений. Разводят в аквариумах.

СТЕ́ЛА, стель (лат. stela, от греч. stḗlē — столб, колонна), центральный цилиндр, осевой цилиндр, центр. часть стебля и корня (первичного строения) высших растений, к-рую окружает первичная кора. Состоит или только из проводящих тканей (напр., протостела), или включает также паренхимную сердцевину и перицикл, сложенный паренхимными и механич. элементами. О типах и строении С. см. *Стелярная теория*.

СТЕ́ЛЮЩИЕСЯ РАСТЕ́НИЯ, растения с горизонтальными побегами, к-рые полегают и в процессе роста могут укореняться. Стелющиеся деревья наз. стланцами, кустарнички — стланичками

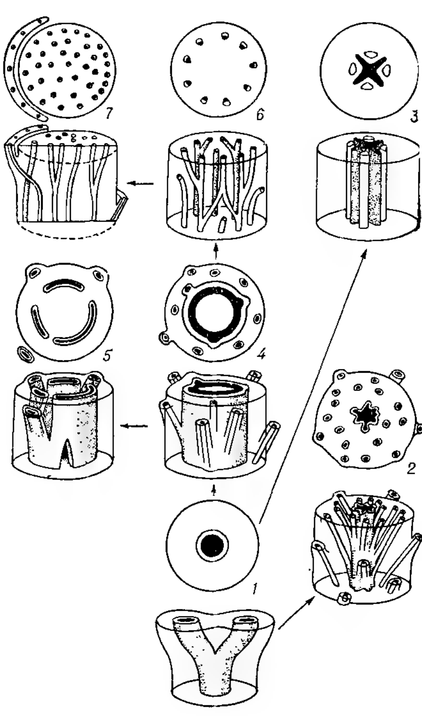


Стелющаяся форма можжевельника туркестанского (*Juniperus turkestanica*).

(ива полярная, виды рододендрона и др.), травы с укоренёнными побегами — ползучими (лютик ползучий и др.), с неукоренёнными — лежачими (мокрица, птичья гречиха и др.). Травянистые С. р. обычны для затенённых или избыточно увлажнённых местообитаний. Древесные стелющиеся формы — результат приспособления к условиям, неблагоприятным для нормального роста. В субарктич., субантарктич. р-нах, в горах, на океанич. побережьях С. р.— гл. компоненты растит. покрова, играют почвозащитную роль. В мировой флоре св. 1000 видов древесных растений с генетически закреплённой стелющейся формой.

СТЕЛЯ́РНАЯ ТЕО́РИЯ, учение о типах строения и закономерностях эволюции стелы (центр. цилиндра) высших растений. Начало С. т. положили Ф. ван Тигем и А. Дулио, к-рые ввели понятие стелы (1886) и разработали первую классификацию её типов. В дальнейшем С. т. получила подтверждение при изучении вымерших и совр. папоротниковидных и голосеменных растений. Наиб. древний и примитивный тип стелы — протостела, присущая первым наземным растениям (риниофитам). Для протостелы характерно отсутствие сердцевины и сердцевинных лучей; проводящие ткани были представлены сплошным тяжем ксилемы, окружённым флоэмой и расположенным в центре осевого органа. Усложнение стелы эволюционировало в направлении расчленения её на отдельные тяжи, что выравнивало несоответствие между сильно возрастающим объёмом проводящих тканей (ксилемы и флоэмы) и незначительно увеличивающейся поверхностью их соприкосновения с др. тканями. Эти особенности отразились в строении актиностелы и плектостелы, возникших у растений, для к-рых характерно ветвление телома. С появлением растений с крупными листьями (папоротников) формируется сифоностела, в к-рой уже есть сердцевина и заметны листовые следы и щели (лакуны). Её разновидности: эктофлойная сифоностела — ксилема снаружи обрамлена флоэмой, перициклом и эндодермой; амфифлойная, или эндофлойная, сифоностела (соленостела) — образуются наруж. и внутр. слои флоэмы, перицикла и эндодермы, а также диктиостела, характерная для папоротников с тесным расположением листьев по стеблю, в результате чего образуются анастомозирующие пучки (меристелы) листовых следов. У ряда папоротников (мараттия, орляк) с возрастом внутри одной стелы формируется вторая, затем третья и т. д. (полициклия). На следующем этапе эволюции возникла эустела — по одним данным, при переходе протостелы в полистелию (каждая протостела превратилась в коллатеральный пучок), по другим — из эктофлойной сифоностелы, расчленённой листовидными прорывами и сердцевинными лучами на отдельные коллатеральные пучки. Разновидность эустелы — артростела — в виде закрытых пучков, расположенных в паренхиме вокруг центр. полости стелы и соединяющихся между собой в узлах (характерна для хвощей). Эустела двудольных растений представлена системой анастомозирующих в узлах коллатераль-

ных или биколлатеральных пучков, разделённых сердцевинными лучами; у однодольных — атактостелой (многочисленные закрытые пучки листьев одновременно входят в стелу). С. т. привела в единую систему типы стел основных групп высших растений, выявила эволюционное единство и общность их строения



Типы стелы и их эволюция: *1* — протостела; *2* — актиностела; *3* — стела корня; *4* —сифоностела; *5* — диктиостела; *6* — эустела; *7* — атактостела; сопоставлены поперечные разрезы и трёхмерные изображения. Ксилема — чёрная.

СТЕ́ММЫ (stemmata), боковые, или латеральные, глазки́, органы зрения большинства многоножек, личинок насекомых с полным превращением и нек-рых имаго. Личиночные С. расположены (обычно по 6 пар) по бокам головы. При превращении личинки в имаго С. атрофируются — их заменяют фасеточные глаза. Несмотря на малые размеры и относит. простоту организации, С. позволяют воспринимать форму, оценивать глубину, различать цвета и положение плоскости поляризации света.

СТЕНБО́КИ, штейнбоки (*Raphicerus*), род полорогих. Дл. тела 62—90 см, выс. в холке 45—60 см. Рога у самцов, дл. 5—19 см. Средние копыта узкие, заострённые, боковые — очень малы, у нек-рых отсутствуют. 3 вида, в Африке (к Ю. от Кении, Танзании и Заира), в саваннах и кустарниках. Ведут скрытый образ жизни. Беременность ок. 7 мес. Детёнышей в помёте 1—2. Сохранились преим. в нац. парках.

СТЕНО... (от греч. stenós — узкий), часть сложных слов, указывающая на узость, ограниченность (*стенофагия, стенобионт*).

СТЕНОБА́ТНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от *стено...* и греч. báthos — глубина), водные животные с огранич. диапазоном вертикального распространения, населяющие к. л. одну вертикальную зону моря (напр., литораль, батиаль, абиссаль) или только часть её. По-видимому, стенобатность мн. животных обусловлена неспособностью переносить значит. перепады гидростатич. давления. К С. ж. относится большинство донных мор. животных. Напр., рифообразующие кораллы не селятся глубже 40—50 м. В этом случае лимитирующими факторами являются недостаток света и понижение темп-ры. Морская звезда *Vitjazaster djakonovi*, обычная в абиссали сев.-зап. части Тихого ок., встречается только в диапазоне глубин от 4500 до 5100 м. Возможность расселения С. ж. ограничена, поэтому им обычно свойственны узкие ареалы. Ср. *Эврибатные животные.*

СТЕНОБИО́НТ (от *стено...* и *бионт*), организм, способный обитать в условиях устойчивого постоянства к.-л. фактора среды или группы взаимодействующих факторов. Стенобионтность может быть выражена по отношению к темп-ре (стенотермные организмы), солёности (стеногалинные организмы), гидростатич. давлению (стенобатные организмы), влажности, химич. составу почвы (напр., растения-галофилы и т. п.) и др. Среди С. могут быть организмы, нуждающиеся в повышенном значении к.-л. фактора (они обозначаются прибавлением окончания -фил — термофилы, гигрофилы и т. д.), или виды, особи к-рых требуют пониженных его доз или отсутствия (обозначаются прибавлением -фоб — кальцефобы, галофобы и т. д.). К С. относятся мн. паразиты и симбионты, способные существовать только за счёт представителей одного вида, мн. животные океанич. глубин, обитатели пещер, влажных тропич. лесов. Животных, стенобионтных одновременно по отношению к неск. факторам, наз. С. в широком смысле слова; к ним относятся, напр., рыбы, обитающие в горных реках и ручьях, не переносящие слишком высокой темп-ры и низкого содержания кислорода, обитатели влажных тропиков, не приспособленные к низкой темп-ре и малой влажности воздуха. Стенобионтность ограничивает возможность расселения и обусловливает локальное распространение видов (узкие ареалы). С. противопоставляются *эврибионтам.*

СТЕНОГАЛИ́ННЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от *стено...* и греч. hálinos — солёный), водные животные, не выдерживающие значит. изменения солёности воды. К С. ж. относится подавляющее число обитателей морей и пресных водоёмов, но лишь очень немногие представители солоноватоводной фауны — *эвригалинные животные.*

СТЕНО́ГРАФ, шестизубый короед, большой сосновый короед (*Ips sexdentatus*), жук сем. короедов. Дл. 5,5—8 мм. Тело чёрно-бурое, покрыто длинными жёлтыми волосками; по каждому краю «тачки» 6 зубцов. Распространён в лесной зоне Евразии. Живёт обычно на сосне, реже на ели, заселяет преим. больные и ослабленные деревья. Довольно быстро прокладывает в коре широкие и длинные (до 40 см) маточные, а также «минирные» (при дополнит. питании) ходы (отсюда назв.). Может значительно повреждать хвойные породы, особенно сосну. См. рис. 33 в табл. 29.

СТЕНОЛА́З (*Tichodroma muraria*), птица сем. пищуховых (иногда относят к сем. поползневых). Дл. в ср. 18 см. Клюв щиловидный, лапы сильные, перья хвоста, в отличие от пищух, мягкие. Спина серая, крылья красные с чёрным. Распространён в горах Центр. и Юж. Европы, Зап. и Центр. Азии; в СССР — на Кавказе, в горах Ср. Азии и Юж. Алтая. Селится на скалах в высокогорье, зимой спускается в предгорья. Передвигается по вертикальным скалам лёгкими прыжками, при этом наполовину раскрывает крылья и развёртывает хвост веером; за-

тем как бы прилипает к отвесной поверхности, удерживаясь когтями. Гнёзда в расселинах скал. В кладке 2—5 яиц. Питается пауками, насекомыми, иногда мелкими рачками, к-рых собирает на камнях по берегам ручьёв.

СТЕНОТО́ПНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ (от *стено...* и греч. tópos — место), организмы, приспособленные к существованию в строго определённых условиях. Напр., обитатели песчаных пустынь (саксаул белый, осока песчаная, из животных — песчаный удавчик, полуденная песчанка), солончаков (саксаул чёрный, солянки), сфагновых болот (росянка, клюква) и т. п.

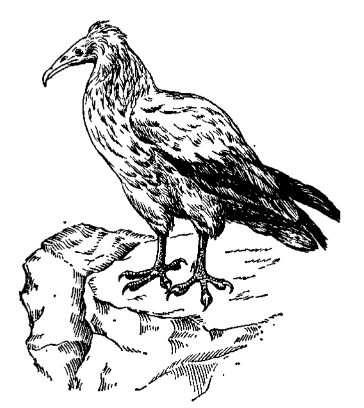
СТЕНОФА́ГИЯ (от *стено...* и *...фагия*), узкоспециализированное питание животных (стенофагов) за счёт единственного (монофагия) или неск. немногих (олигофагия) видов пищи. С. связана с анатомич., физиол. и биохимич. адаптациями, обеспечивающими добывание и переваривание определённого типа пищи. Характерно, напр., специфич. строение пищеварит. системы травоядных (жвачных) или её отсутствие у эндопаразитов. У змей-яйцеедов (Dasypeltinae) острые отростки позвонков выступают в просвет пищевода и раздавливают скорлупу проглоченного яйца; у гиен зубы приспособлены к дроблению костей падали, клюв клестов — к вышелушиванию семян из шишек хвойных. Монофаги нередко используют в пищу вещества, недоступные др. видам животных (кожу, шерсть, перья, воск и т. п.), для чего у них вырабатываются особые пищеварит. ферменты. Питание трудноперевариваемыми органич. веществами расширяет возможности участия животных в круговороте веществ и энергии в экосистемах. С. обычна в богатых видами биоценозах (тропич. леса), где сильна пищ. конкуренция между видами. Ср. *Эврифагия.*

СТЕПЬ, злаковники внутриконтинентальных р-нов умеренных широт, тип биома, распространённый в Сев. и Юж. полушариях. Сложился в условиях продолжит. жаркого лета и б. или м. холодной зимы, при кол-ве осадков гл. обр. от 200 до 550 мм в год. С. занимает обширные площади в Евразии, образует высотный пояс в аридных горах; аналогами С. в Сев. Америке являются прерии, в Юж. Америке — пампасы, в Нов. Зеландии — сообщества туссоковых злаков. Растения в С. развиваются на чернозёмах и тёмно-каштановых почвах. Преобладают многолетние морозо-и засухоустойчивые травы, преим. дерновинные злаки (ковыль, типчак, тонконог, овсец, мятлик и др.), дерновинные осоки, реже луки и

разнотравье; местами встречаются кустарники (спирея, карагана, низкий, или степной, миндаль и др.). Для фауны С. характерны грызуны и стадные копытные; из-за обилия грызунов в С. также много хищных птиц и млекопитающих. В результате широкого развития земледелия и пастбищного скотоводства С. почти полностью освоены и преобразованы человеком. В СССР небольшие участки естеств. С. сохранились в Юж. Сибири и в Казахском мелкосопочнике, в горах Ср. Азии, в Европ. части — только в заповедниках (напр., Стрелецкая степь). См. табл. 16.

● Докучаев В. В., Наши степи прежде и теперь, СПБ, 1892; Лавренко Е. М., Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей, в кн.: Растительный покров СССР, т. 2, М.—Л., 1956; его же, Степи, в кн.: Растительность Европейской части СССР, Л., 1980; Мордкович В. Г., Степные экосистемы, Новосиб., 1982.

СТЕРВЯ́ТНИК (*Neophron percnopterus*), птица подсем. грифов. Дл. ок. 70 см. Клюв С., в отличие от др. грифов, тонкий и длинный, действует как пинцет (С. не может им разрывать павших животных, а только подбирает отбросы).



Стервятник (взрослый).

Распространён С. в Юж. Европе, Африке и Азии; в СССР — в Молдавии, Крыму (редко), Юж. Казахстане, Ср. Азии и на Кавказе. Гнёзда в нищах скал в невысоких пустынных горах; в нек-рых странах держится близ селений. Естеств. санитар. Численность сокращается.

СТЕРЕОТИ́П (от греч. stereós — твёрдый и týpos — отпечаток) динамический, относительно устойчивая система осуществления отд. условных рефлексов, основанная на способности головного мозга высших животных и человека обеспечивать точность и своевременность ответной реакции организма на привычные, повторяющиеся в определ. последовательности раздражители. С. вырабатывается и закрепляется благодаря возникновению связи между следовым возбуждением от действия предыдущего сигнала и последующим возбуждением от нового условного раздражителя. Явление С. было открыто И. П. Павловым. Осн. качество С.— его автономность: реакция осуществляется не столько на условный раздражитель, сколько на его место в системе воздействий и реакций. Однако С. может быть изменён, нарушен и вновь восстановлен в зависимости от временно́й и порядковой организации системы раздражителей (отсюда назв.— динамич. стереотипия, т. е. способность объединять в систему ряд отд. рефлекторных актов). Привычки человека, распорядок дня служат проявлением С. Он играет большую роль в формировании разнообразных трудовых, спортивных, игровых навыков человека и поведения животных, если деятельность однообразна и часто повторяется. Кроме того, С. обеспечивает приспособление организма к устойчивым или привычно меняющимся условиям среды (напр., смена освещённости в течение суток). Способность к динамич. перестройкам С. с возрастом ослабевает.

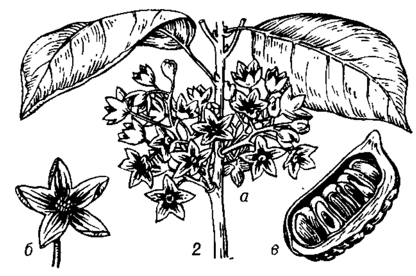
СТЕРИ́ЛЬНОСТЬ (от лат. sterilis — бесплодный), неспособность организма образовывать гаметы или достаточное их количество; приводит к снижению плодовитости (числа потомков). Если гаметы не образуются вообще или почти все гаметы являются аномальными, говорят о полной С. Формирование определ. доли аномальных гамет ведёт к частичной С. Характерная в норме С. на определ. стадиях онтогенеза наз. возрастной. С. может быть наследственной (генная, хромосомная, геномная) или вызванной факторами внеш. среды (облучением, повышением темп-ры окружающей среды и т. д.). Генная С. обусловлена генными мутациями, многие из к-рых нарушают мейоз — осн. звено гаметогенеза, что приводит к частичной или полной С. мутантов. Причина хромосомной С.— хромосомные перестройки. В частности, у гетерозигот по транслокациям 50% гамет несут несбалансированный набор хромосом, следствием чего является частичная С. (полустерильность) таких особей. Геномная С. связана с количеств. изменением хромосомного набора (см. *Полиплоидия*, *Анеуплоидия*) организма. К ней следует отнести и случаи С. межвидовых гибридов, у к-рых резко нарушен гаметогенез. С., вызываемую аномалиями или гибелью гамет, наз. гаметной (гаплоитической), а нарушением функционирования половых желёз и самых ранних этапов гаметогенеза — зиготной (диплоитической) С. Как гаметная, так и зиготная С. могут обусловливаться всеми типами мутаций. Известны случаи С., вызываемой цитоплазматич. факторами наследственности,— цитоплазматич. мужская С. (ЦМС) у растений. У кукурузы этот вид С. приводит к недоразвитию пыльников и формированию аномальной пыльцы, причём образование жен. половых клеток на этих же растениях протекает нормально. Признак ЦМС передаётся по материнской линии, однако может подавляться доминантной мутацией в одном из ядерных генов. Поскольку С. приводит к снижению плодовитости, этот признак подвержен действию естеств. отбора: генетич. факторы, вызывающие С., элиминируются из генофонда популяций. С др. стороны, отбор поддерживает факторы, обусловливающие межвидовую С. и, следовательно, обеспечивающие генетич. изоляцию между популяциями разных видов организмов. В практич. отношении С. играет отрицат. роль, снижая продуктивность сортов растений и пород животных. Однако нек-рые виды С. используют в генетич. экспериментах и в с.-х. практике. В частности, ЦМС применяют для облегчения получения гибридов с эффектом гетерозиса. См. также *Самостерильность*.

С. следует отличать от *генетической несовместимости*, к-рая также приводит к снижению плодовитости, и зиготической летальности, наблюдаемой при скрещивании гетерозигот с рецессивными мутациями, затрагивающими развитие зиготы (но не гамет).

В медицине и микробиологии С. наз. также отсутствие в среде, организме или к.-л. материале микроорганизмов или их спор.

СТЕРИ́НЫ, стеролы, тетрациклич. спирты из классов тритерпеноидов (содержат 30 атомов углерода) и стероидов (содержат 26—29 атомов углерода). Наиб. распространённые представители стероидов в живой природе. Синтезируются позвоночными и мн. моллюсками (C_{30}- и C_{27}- зоостерины, гл. представители — ланостерин и холестерин), растениями (C_{30}-, C_{29}- и C_{28}- фитостерины), дрожжами. Осн. биохимич. роль С. в природе состоит в их превращении в разл. стероидные биорегуляторы (половые и кортикоидные гормоны, витамины группы D, сапонины, экдизоны, антеридиол и т. п.) и в участии в образовании клеточных мембран. У высших животных С. содержатся в нервной ткани, печени (осн. орган синтеза С.), крови, клетках спермы, кожном жире и т. д. Образуя с высшими жирными к-тами сложные эфиры (стериды), С. действуют как их переносчики в организме. В растениях С. наиб. богаты пыльца и семена, особенно масличных культур. С. (холестерин, эргостерин, ситостерин) используют в химико-фармацевтич. пром-сти для получения стероидных гормонов и витамина D.

СТЕРКУ́ЛИЕВЫЕ (Sterculiaceae), семейство двудольных растений порядка мальвовых. Деревья, кустарники, иногда лианы, редко травы. Листья б. ч. цельные. Цветки часто мелкие, обоеполые или однополые, б. ч. в соцветиях. Плоды обычно распадаются на доли (мерикарпии). Семена с обильным эндоспермом. 60 родов, св. 700 видов, в тропиках и отчасти в субтропиках обоих полушарий. В СССР неск. видов в культуре как декоративные, на Черномор. побережье Кавказа и в Крыму. Самый крупный род С.— стеркулия (*Sterculia*), включающий ок. 300 видов; мн. виды его дают волокно



Стеркулиевые: *1* — шоколадное дерево: *а* — цветущая ветвь с листом, *б* — плоды, образующиеся на стволе, *в* — цветок, *г* — он же в разрезе, *д* — плод (в разрезе) с семенами; *2* — кола: *а* — цветущий побег, *б* — цветок, *в* — плод (в разрезе) с семенами.

и камедь. Важное практич. значение имеют виды родов теоброма (в т. ч. шоколадное дерево, или какао) и кола.

СТЕ́РЛЯДЬ (*Acipenser ruthenus*), пресноводная рыба рода осетров. Дл. до 120 (обычно 40—60) см, масса от 0,5 до 2 кг (как исключение — до 16 кг). Обитает в реках басс. Чёрного, Азовского и Каспийского морей, в Сев. Двине, Оби, Иртыше и Енисее. Вселена в Неман, Амур и нек-рые сев. реки, но не везде прижилась. В басс. Волги встречается крупная полупроходная форма С., нагуливающаяся в сев. части Каспийского м. Половая зрелость у самцов волжской С.— в 4—5 лет, у самок — в 7—9 лет; в водохранилищах рыбы созревают позднее. Нерест в мае — июне. Плодовитость волжской С. 4—140 тыс. икринок. Питается С. донными беспозвоночными. Живёт до 22 лет. В природе и экспериментально С. скрещивается с др. осетрами и белугой (см. *Бестер*). Ценный объект промысла и разведения. Зарегулирование стока рек и их загрязнение отрицательно сказываются на естеств. воспроизводстве С.

СТЕРНИ́Т (от греч. stérnon — грудь), брюшной щиток члеников, или зонитов, у киноринхов, а также брюшной склерит сегментов туловища у членистоногих. К каждому сегменту на границе С. и плейритов (сросшихся у насекомых) прикрепляется пара ног.

СТЕРО́ИДНЫЕ ГОРМО́НЫ, группа физиологически активных веществ стероидной природы (половые гормоны, прогестины, кортикостероиды, экдизоны), регулирующих процессы жизнедеятельности у животных и человека. У позвоночных С. г. синтезируются из холестерина в коре надпочечников, клетках Лейдига семенников, в фолликулах и жёлтом теле яичников, а также в плаценте. Гормональная форма витамина D_3 достраивается из экзогенного витамина в печени и почках. Характерная особенность синтеза С. г.— ряд последовательно протекающих процессов гидроксилирования молекул стероидов, происходящих в митохондриях и микросомах. Эти процессы осуществляются спец. ферментами клеток из класса гидролаз или оксидаз смешанного типа. С. г. содержатся в составе липидных капель в цитоплазме в свободном виде. В высокой липофильностью стероидов С. г. относительно свободно диффундируют через плазматич. мембраны в кровь (не накапливаясь в продуцирующих клетках), а затем проникают в клетки-мишени. О механизме действия С. г. см. *Гормоны*.

СТЕРО́ИДЫ, класс органич. полициклич. соединений, широко распространённых в живой природе; производные замещённого пергидроциклопентанофенантрена. Общий биогенетич. предшественник С.— сквален, превращающийся в С. через тритерпеноидные спирты ланостерин (у животных) или циклоартенол (у растений). Для С. характерно присутствие гидроксильной или кетогруппы в положении С-3 молекулы. По химич. признакам (заместителю при С-17, сочленению циклов А и В, размещению кислородных функций в молекуле, видоизменению углеродного скелета и др.) и по характеру биол. функции С. подразделяют на стерины, витамины группы D, жёлчные к-ты и спирты, стероидные сапогенины, сердечные генины, стероидные алкалоиды и стероидные гормоны. Близки к С. нек-рые тритерпеновые антибиотики (цефалоспорин P_1 и др.) и биоактивные вещества растений (кукурбитацины, витанолиды). Осн. направление биохимич. эволюции С.— их специализация в качестве биол. регуляторов. Способность к биосинтезу С. наиб. ярко выражена у высших позвоночных. Насекомые не вырабатывают С., а получают их с пищей, однако функция линьки контролируется особой разновидностью С.— *экдизонами*. Половое размножение нек-рых низщих грибов (*Achlya* и др.) индуцируется также С.— *антеридиолом*. Подавление биосинтеза С. нарушает цветение высших растений.

● Хефтман Э., Биохимия стероидов, пер. с англ., М., 1972.

СТЕРРОБЛА́СТУЛА (от греч. sterrós — твёрдый, плотный и *бластула*), тип бластулы, характерный для зародышевого развития нек-рых губок, кишечнополостных, червей, моллюсков, членистоногих. Характеризуется отсутствием полости. Обычно образуется в результате спирального дробления. См. рис. при ст. *Бластула*, *Гаструляция*.

СТЕРХ, белый журавль (*Grus leucogeranus*), птица сем. журавлиных. Дл. до 1,4 м. Оперение белое, у молодых птиц с рыжим налётом. Голые части головы, клюв и ноги красные. Эндемик СССР. Гнездится на кочках в тундре и лесотундре Якутии (от Яны до Колымы) и низовий Оби. Зимует в Индии, Китае и, возможно, Иране (миграционный путь св. 5 тыс. км). В кладке 1—2 яйца. Исчезающий вид (в нач. 80-х гг. 20 в. числ. 250—300 особей), в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 3 при ст. *Журавлиные*.

● Флинт В. Е., Операция «Стерх», М., 1981.

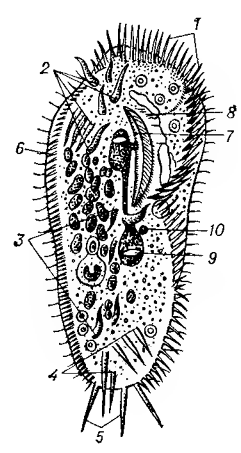
СТИ́ГМА (от греч. stígma — метка, пятно), глазное пятно, глазок, светочувствит. органелла у окрашенных представителей класса жгутиконосцев. С. состоит из скопления зёрен каротиноидного пигмента на переднем конце тела. Служит для восприятия световых раздражений. С. наз. также *дыхальца* у ряда членистоногих и жаберные отверстия в глотке асцидий.

СТИГМАСТЕРИ́Н, один из наиб. распространённых стеринов растений. В большом кол-ве (12—15%) содержится в масле соевых бобов и др. растит. маслах. Для морских свинок С. является витамином — противоанкилозным фактором. В химико-фармацевтич. пром-сти используется как исходное вещество для получения стероидных гормонов.

...СТИЛИЯ (от греч. stýlos — столб, опора), часть сложных слов, соответствующая по значению словам «столбиковый», «шиловидный».

СТИЛО́ДИЙ (stylodium), часть плодолистика (пестика) между завязью и рыльцем в цветке покрытосеменных растений. В апокарпном гинецее число С. соответствует числу плодолистиков (у лютика, пиона — много, у бобовых — один). В ценокарпном гинецее при срастании плодолистиков выше завязи неск. С. образуют один столбик.

СТИЛОНИ́ХИИ (*Stylonychia*), род брюхоресничных инфузорий. Дл. 50—300 мкм. В ядерном аппарате — 2 макронуклеуса, соединённые перемычкой, и неск. микронуклеусов. Св. 15 видов. Преим. пресноводные формы. Питаются мелкими простейшими. На дне пресных водоёмов, на водной растительности обычна *S. mytilus*, способная не только ползать и «бегать» по субстрату (с помощью крупных брюшных цирр), но и делать резкие скачки (с помощью трёх мощных хвостовых цирр), которые в обычном ползании участия не принимают; объект цитологич. и генетич. исследований.



Стилонихия *Stylonychia mytilus*: *1* — мембранеллы адоральной зоны; *2*—*5* — разные группы цирр; *6* — боковые ряды цирр; *7* — перистом; *8* — ундулирующая мембрана; *9* — макронуклеус; *10* — микронуклеус.

СТИ́РАКС (*Styrax*), род растений сем. стираксовых (Styracaceae) порядка эбеновых. Вечнозелёные или листопадные деревья и кустарники с очередными цельными листьями. Цветки обоеполые, белые, часто душистые, в кистях, пучках, иногда одиночные. Плод — костянка. Ок. 130 видов, в тропиках, субтропиках и теплоумеренных поясах Азии и Америки, 1 вид — С. лекарственный (*S. officinalis*) — в Зап. Европе; в СССР в культуре как декоративное, на Юж. берегу Крыма и на Черномор. побережье Кавказа. С. бензойный (*S. benzoin*) и С. тонкинский (*S. tonkinensis*), родом из Юго-Вост. Азии, и др. виды С. дают ценную душистую смолу — бензоин, к-рый используют в медицине, парфюмерии, а также как ладан при религиозных культах. С. бензойный культивируют в Юж. Азии, гл. обр. на о. Суматра. Нек-рые С. разводят в тёплых странах как декоративные. С. наз. также бальзам, получаемый из коры нек-рых видов ликвидамбара (сем. гамамелисовых).

СТОЛБНЯ́ЧНАЯ ПА́ЛОЧКА (*Clostridium tetani*), бактерия рода клостридий. Размер 0,5—1,1 × 2,4—5,0 мкм, подвижная, грамположительная, строгий анаэроб, гетеротроф, серологически неоднородна. Продуцирует экзотоксин, образует споры, весьма устойчивые к воздействиям внеш. среды. Обнаруживается в кишечнике человека и животных, в почве, пыли. Возбудитель столбняка.

СТОЛЕ́ТНИК, сочные, редко цветущие декор. растения преим. из родов алоэ и (иногда) агава.

СТОЛО́Н (от лат. stolo, род. падеж stolonis — корневой побег), видоизменённый побег с длинными тонкими междоузлиями и чешуевидными, бесцветными, реже зелёными листьями. В отличие от корневищ С. недолговечны и служат лишь для вегетативного размножения и расселения. Подземные С. (картофель, седмичник, адокса) обычно несут клубни или луковицы; надземные С. (земляника, костяника, лютик ползучий) — т. н. усы. К С. относятся и луковичные С. тюльпанов — трубковидные выросты луковичных чешуй (т. е. листьев), в полость к-рых смещены пазушные почки.

СТОМИЕВИ́ДНЫЕ (Stomiatoidei), подотряд мор. рыб отряда лососеобразных. Дл. от 2,5 до 40 см. Форма тела разнообразная, окраска серебристая или чёрная, у всех есть светящиеся органы.

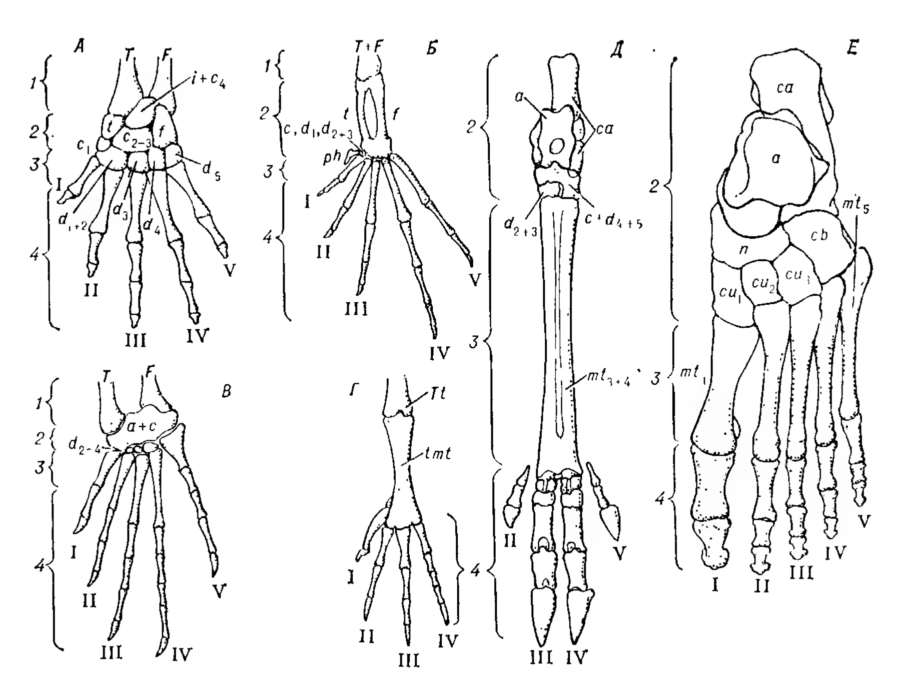
9 сем., в т. ч. гоностомовые (Gonostomatidae), рыбы-топорики (Sternoptychidae), идиакантовые (Idiacanthidae), меланостомиевые (Melanostomiatidae) — наиб. крупное сем. (ок. 300 видов); всего 54—55 родов, ок. 440 видов, в толще вод всех океанов до глуб. ок. 3000 м. В дальневост. морях СССР — ок. 10 видов. Немногие С. поднимаются ночью к поверхности. Нек-рые, напр. *Maurolicus muelleri* из сем. гоностомовых, образуют огромные стаи над континентальным склоном и подводными возвышенностями. Планктофаги и хищ-

Представитель стомиевидных-макростомия *Macrostomias longibarbatus*.

ники. Карликовые самцы идиакантовых во взрослом состоянии не питаются, кишечник у них дегенерирует. Дл. их 5—6 см, в 7 раз меньше, чем самок. Глаза личинок расположены на длинных (до 1/3 длины тела) тонких стебельках. Нек-рые С. — объект промысла (используются для произ-ва кормовой муки).

СТОМОБЛА́СТУЛА (от греч. stóma — рот и *бластула*), 1) тип бластулы, характерный для зародышевого развития известковых губок. Имеет полость в центре и отверстие (фиалопор) на анимальном полюсе. Жгутикообразующие полюсы клеток обращены внутрь. По окончании дробления С. выворачивается наизнанку через фиалопор (процесс экскурвации), в результате чего образуется покрытая жгутиками *амфибластула*. См. рис. при ст. *Бластула*. 2) Шаровидная стадия развития колоний жгутиковых простейших из отр. Phytomonadida при бесполом размножении. Формирующиеся при делении дочерние особи сохраняют связь друг с другом, образуя колонию.

СТОПА́, с т у п н я (pes), дистальный отдел задней конечности наземных позвоночных, сочленённый вверху с голенью и выполняющий роль опорного элемента. С. состоит из 3 отделов: предплюсны, плюсны и фаланг пальцев. У большинства животных опора производится на всю С. (с т о п о х о ж д е н и е). Однако нек-рые животные перешли к опоре только на пальцы (п а л ь ц е х о ж д е н и е нек-рых динозавров, птиц, хищных млекопитающих) или даже на их конечные фаланги (ф а л а н г о х о ж д е н и е копытных). Таким путём достигалось сокращение опорной поверхности конечности, что способствовало более быстрому отталкиванию от субстрата. В связи с п р я м о х о ж д е н и е м для С. человека характерны сильное развитие первого пальца (участвует в образовании опорной поверхности С.) и утрата им способности противопоставления остальным пальцам, укрепление предплюсны, а также сводчатое строение.



Левая стопа наземных позвоночных. *А* — саламандра; *Б* — лягушка; *В* — гаттерия; *Г* — голубь; *Д* — олень; *Е* — человек. *1* — кости голени: *T* — tibia (большая берцовая кость), *F* — fibula (малая берцовая кость); *2* — предплюсна: кости проксимального ряда — *t* — tibiale (большеберцовая кость предплюсны), *i* — intermedium (промежуточная кость предплюсны); *f* — fibulare (малоберцовая кость предплюсны); кости среднего ряда — c_{1-4} — tarsalia centralia (центральные кости предплюсны); кости дистального ряда — d_{1-5} — tarsalia distalia (дистальные кости предплюсны), *a* — astragalus (астрагал, или таранная кость,— элемент, образовавшийся в результате слияния $t+i+c_4$), *ca* — calea neus (пяточная кость, соответствует *cb* — cuboideum (кубовидная кость, результат слияния d_{4+5}), *n* — naviculare (ладьевидная кость, c_{1+2+3}), cu_{1-3} — cuneiformi (полулунные кости, d_{1-3}); *3* — плюсна: mt_{1-5} — metatarsalie distalia (плюсневые кости), *Tt* — tibiotarsus птиц (элемент, образовавшийся в результате слияния $T+a+ca$), *tmt* — tarso-metatarsus (цевка) птиц; *4* — фаланги пальцев; I—V — порядковый номер пальцев; *ph* — praehallux (рудимент пальца, предшествующего первому).

СТРА́НСТВУЮЩИЙ ГО́ЛУБЬ (*Ectopistes migratorius*), вымершая птица сем. голубиных. Последний раз большое гнездование С. г. наблюдалось в 1883, последние С. г. в природе были отмечены в 1899; в США в зоопарке последний С. г. погиб 1 сент. 1914. Дл. ок. 30 см. Голова и поясница сизые, грудь рыжеватая. До 80-х гг. 19 в. был многочислен в лесах на В. Сев. Америки (от Юж. Канады до Сев. Каролины). Зимовал на Ю. США. Совершал перелёты огромными стаями; массовое истребление (повреждали посевы) привело к вымиранию С. г. См. рис. 6 при ст. *Голубеобразные*.

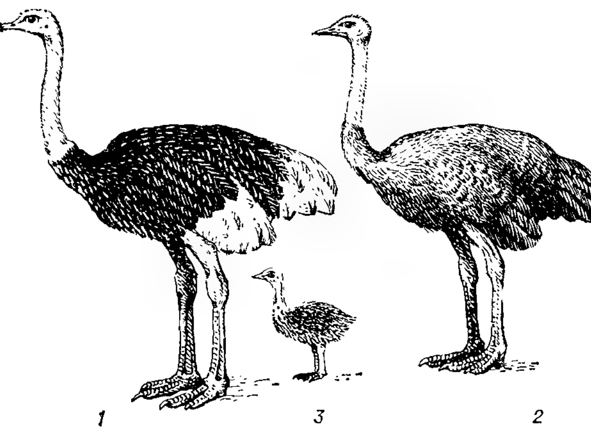
СТРАСТОЦВЕ́Т, п а с с и ф л о р а (*Passiflora*), род растений сем. страстоцветных (Passifloraceae) порядка фиалковых. Травянистые или древесные лианы. Цветки крупные, б. ч. яркие, одиночные или в соцветиях; между околоцветником и тычинками — корона из узких лепестковидных долей (особенность семейства). Опыление насекомыми, птицами, рукокрылыми, иногда самоопыление. Плод — ягода; семена с мясистым ариллусом; распространяются птицами, обезьянами, рукокрылыми (служат кормом). Св. 400 видов, гл. обр. в тропиках и субтропиках Америки, неск. видов в Азии, на Маскаренских о-вах, в Австралии, Полинезии и Нов. Зеландии. Растут б. ч. в тропич. лесах, нередко образуют непроходимые заросли. В тропич. странах ради съедобных плодов и клубней культивируют С. четырёхгранный, или гигантскую гранадиллу (*P. quadrangularis*), с плодами массой до 2,5 кг. С. съедобный, или гранадиллу (*P. edulis*), и др. С. краснобелый (*P. incarnata*) выращивают для получения лекарств. средств (в СССР — в Зап. Грузии). Мн. С. разводят как декоративные. В СССР на Черномор. побережье Кавказа, в Крыму и Ср. Азии выращивают С. голубой (*P. caerulea*) и др. виды.

Страстоцвет голубой: *а* — цветок в разрезе, *б* — плод в разрезе.

СТРА́УСНИК (*Matteuccia*), род папоротников сем. асплениевых (Aspleniaceae). Крупные растения с толстыми вертикальными корневищами и диморфными листьями. Стерильные листья дл. до 1,7 м, дваждыперисторазделъные, образуют воронку, в центре к-рой расположены более короткие перистые спороносные листья с цилиндрич. сегментами, внутри к-рых скрыты сорусы. Споры

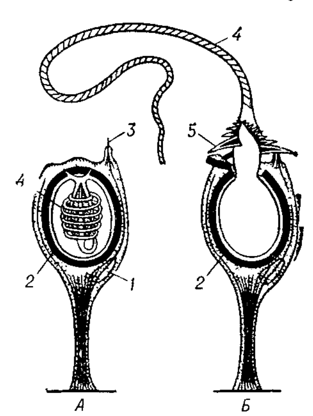
крупные, содержат хлоропласты, прорастают весной сразу после рассеивания. 3 вида, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР 1 вид — С. обыкновенный (*M. struthiopteris*), растёт в сырых лесах и поймах почти по всей лесной зоне. Декоративные, часто культивируются в открытом грунте. Молодые листья в нек-рых странах употребляют в пищу; корневища используют как лекарств. средство. Иногда С. вместе с близкими родами выделяют в сем. оноклеевых (Onocleaceae).

СТРАУСООБРА́ЗНЫЕ (Struthioniformes), отряд бескилевых птиц. Известны с миоцена Сев. Африки, Юж. Европы. Малой и Юго-Вост. Азии. 7 или 12 (по разным данным) видов, из них единств. совр. вид — страус (*Struthio camelus*). Самая крупная из ныне живущих птиц: выс. до 2,44 м, масса до 136 кг. Благодаря мощным двупалым ногам развивает скорость до 50 км/ч. Оперение мягкое, маховые и рулевые перья (т. н. страусовое перо) многочисленны (белые у самцов и коричневато-серые у самок). Голова и шея покрыты лишь коротким пухом. Распространён в Африке, ранее встречался в Сирии и на Аравийском п-ове (истреблён). Держится группами. Полигам. 3—6 самок откладывают по 6—8 яиц в общее гнездо, насиживают 5—6 нед. Птенцы выводкового типа. Растительноядные. Разводили на фермах (ради перьев).



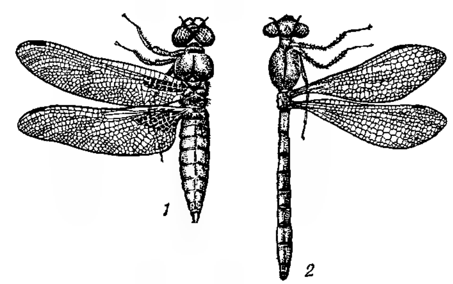
Страус: *1* — самец; *2* — самка; *3* – птенец.

СТРЕКА́ТЕЛЬНЫЕ КЛЕ́ТКИ, крапивные клетки, нематоциты, книдопиты, клетки в покровном эпителии, а также в энтодерме книдарий, выполняющие функции нападения на добычу, её удержания и защиты от врагов. В С. к. имеется заполненная б. ч. ядовитой жидкостью капсула (нематоциста, книдоциста) с плотной стенкой, к-рая в дистальной части образует тонкий, ввёрнутый внутрь вырост в виде спирально завитой стрекательной нити. Ядро С. к. лежит у её основания, а на наруж. поверхности имеется неподвижный чувствит. волосок — книдоциль. При химич. и механич. раздражениях его С. к. с силой выбрасывает выворачивающуюся распрямлённую стрекат. нить с шипами у основания, укол к-рой парализует и вызывает гибель мелкого животного, а иногда болезненный ожог крупного. Стрекат. нить нек-рых С. к. обвивается вокруг добычи или приклеивается к ней. После выбрасывания нити С. к. погибает и замещается новой.



Стрекательные клетки (схематично). *А* — в покое; *Б* — с выброшенной стрекательной нитью: *1* — ядро; *2* – стрекательная капсула; *3* — книдоциль; *4* – стрекательная нить; *5* — шипы.

СТРЕКО́ЗЫ (Odonata), отряд насекомых. Известны с карбона. Дл. совр. С. 1,4—120 мм, крыла до 90 мм. Глаза фасеточные, занимают большую часть подвижной головы. Усики короткие, малозаметные. Крылья с густой сетью жилок. Для С. в отличие от др. насекомых характерны дорсовентральные мышцы крыльев, а также вторичный копулятивный аппарат у самцов. Ок. 4500 (по др. данным, св. 3000) видов, гл. обр. в тропиках; в СССР — св. 160 видов, повсеместно, вблизи водоёмов, исключая засушливые и арктич. области. Взрослые С. хорошо летают; хищники, питаются насекомыми, к-рых ловят на лету; крупные С. могут нападать на головастиков и мальков рыб. Превращение неполное. Спариваются в воздухе. Яйца откладывают в воде — в грунт или на растения. Личинки (наяды) водные, хищные; ротовой аппарат превращён в спец. орган захвата пищи — маску с сильно вытянутой нижней губой; дышат наруж. жабрами (хвостовые жабры) или с помощью выростов задней кишки (ректальные жабры). 3 подотр.: равнокрылые (Zygoptera), разнокрылые (Anisoptera) и Anisozygoptera (1 род в Японии и Индии); последние совмещают признаки двух первых подотрядов. С. уничтожают кровососущих насекомых, развивающихся в воде; личинки — пища рыб. Обычны коромысла, стрелки и др. 11 видов С. в Красной книге СССР.

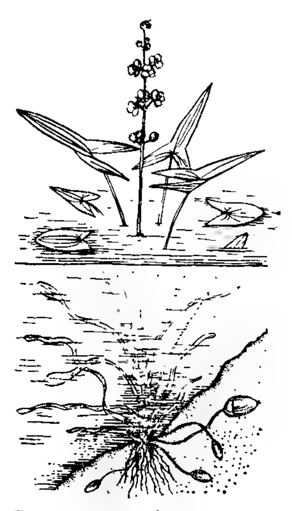


Стрекозы: *1* — плоская стрекоза (*Libellula depressa*) из подотряда разнокрылых (без правых крыльев); *2* — лютка-дриада (*Lestes dryas*) из подотряда равнокрылых (без левых крыльев).

СТРЕЛА́-ЗМЕЯ́ (*Psammophis lineolatus*), змея сем. ужовых. Тело тонкое, дл. до 90 см. На спинной стороне 4 продольные тёмные полосы на оливково-сером фоне, ограниченные чёрным. Чешуя гладкая. Ядопроводящие бороздчатые зубы на заднем конце верхнечелюстной кости. Распространена в Центр. и Зап. Азии, в СССР — в Казахстане, Ср. Азии, Вост. Закавказье. Обитает в пустынях и полупустынях, встречается в горах. Передвигается стремительно (отсюда назв.). Питается преим. ящерицами (жертвы гибнут через неск. секунд после укуса). Самка откладывает 2—6 яиц. Для человека укус не опасен, т. к. С.-з. не может использовать глубоко расположенные в пасти ядовитые зубы. См. рис. 6 в табл. 43.

СТРЕ́ЛКИ (Coenagrionidae), семейство мелких равнокрылых стрекоз. Ок. 700 видов, преим. в тропиках; в СССР — 39 видов. Обитают вблизи пресных водоёмов, питаются мелкими насекомыми, в т. ч. кровососущими двукрылыми. Личинки развиваются в зарослях прибрежной растительности. 4 вида в Красной книге СССР.

СТРЕЛОЛИ́СТ (*Sagittaria*), род многолетних водных или болотных трав сем. частуховых. Листья в прикорневой розетке, у водных растений б. ч. трёх типов (классич. пример *модификации*): подводные — лентовидные; плавающие — длинночерешчатые, овальные или яйцевидные; воздушные — стреловидные. Цветки однополые (растения однодомные, редко двудомные), опыляются насекомыми. Плодики распространяются водой. Ок. 20 видов, из них 4 вида в Старом Свете, остальные — в умеренном и тропич. поясах Америки. В СССР — 4 вида и 1 заносный. С. обыкновенный (*S. sagittifolia*) растёт почти повсеместно в водоёмах со стоячей и медленно текущей водой, по берегам; часто образует обширные заросли. В юж. р-нах встречается С. трёхлистный (*S. trifolia*). У обоих видов к осени обра-



Стрелолист обыкновенный.

зуются длинные побеги, несущие на концах клубневидные образования, из к-рых весной развиваются новые растения. В Японии и Китае ради богатых крахмалом съедобных клубней возделывают культурную форму С. трёхлистного. С. — ценный корм для уток, ондатры, бобра. Нек-рые С. разводят как декоративные.

СТРЕЛОУ́ХИ (*Otonycteris*), род гладконосых летучих мышей. Ушные раковины до 4 см. 1—2 вида, в засушливых областях Зап. Азии и Сев. Африки. В СССР — белобрюхий С. (*O. hemprichi*), в Ср. Азии и Юж. Казахстане (редок). Убежища в трещинах скал и в строениях. См. рис. 3 при ст. *Гладконосые летучие мыши*.

СТРЕ́МЕЧКО (stapes), одна из слуховых косточек среднего уха млекопитающих; передаёт звуковые колебания от наковальни во внутр. ухо. В филогенезе возникло из верх. элемента подъязычной дуги — подвеска рыб. У плацентарных имеет форму стремени (отсюда назв.). С., или с т о л б и к,— единств. слуховая косточка среднего уха у земноводных, пресмыкающихся и птиц. См. рис. при ст. *Ухо*.

СТРЕ́ПЕТ (*Otis tetrax*), птица сем. дрофиных. Длина ок. 40 см. Окраска спины песочно-крапчатая, хорошо скрывающая птицу в сухой траве. У самца весной шея чёрная с белым. С. распространён в Европе, Сев. Африке и Юго-Зап. Азии, в СССР — от Украины до зап. предгорий Алтая (ареал разорван); почти везде редок. Селится в степях, остепнённых полупустынях, на старых залежах. Площади природных местообитаний сокращаются в связи с распашкой целины. Зимует в Закавказье и на Ю. Ср. Азии. Самцы весной токуют поодиночке на открытых местах, то расхаживая развернув хвост, то подпрыгивая вверх. Гнездится отдельными парами, в кладке 3—4 яйца. В Красной книге СССР.

СТРЕПТОКО́ККИ (*Streptococcus*), род шаровидных бактерий сем. Streptococcaceae. Клетки стрептококков (диам. менее 2 мкм) расположены цепочками или парами, неподвижные, грамположительные; факультативные анаэробы; большинство — требовательные хемоорганогетеротрофы, серологически неоднородны. Представлены сапрофитными, условно патогенными и патогенными видами. Патогенные С. образуют экзо- и эндотоксины, аллергизирующие вещества. Возбудители скарлатины, рожи, ревматизма, вторичных смещанных инфекций (напр., пневмококки). *S. lactis*, вызывающий окисание молока, используют для получения кисломолочных продуктов. Ряд видов применяют для получения декстрана.

СТРЕПТОМИЦЕ́ТЫ (Streptomycetaceae), семейство актиномицетов. Вегетативные гифы (диам. 0,5—2,0 мкм) образуют хорошо развитый разветвлённый мицелий. Размножаются воздушными спорами. Грамположительные; аэробы. Клеточные стенки содержат L-диаминопимелиновую к-ту, глицин и небольшие кол-ва арабинозы. 4 рода: *Streptomyces* (наиб. многочисленный, ок. 400 видов), *Streptoverticillium*, *Sporichthya*, *Microellobosporia*. Обитают С. гл. обр. в почве; характерный запах сырой земли обусловлен летучим веществом, к-рое они выделяют. Мн. С. — продуценты ценных антибиотиков (стрептомицин, эритромицин и др.).

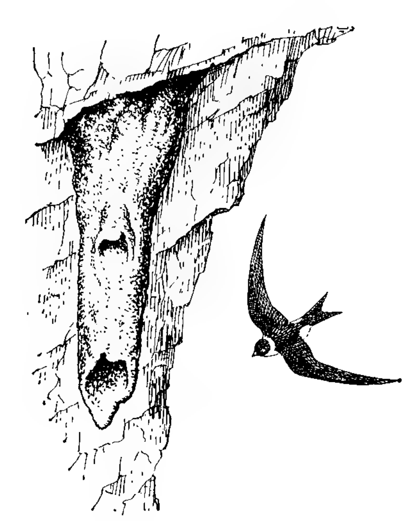
СТРЕПТОСТИЛИ́Я (от греч. streptós — цепочка и *...стилия*), подвижное прикрепление квадратной кости (заднее окостенение нёбноквадратного хряща) к черепу у нек-рых хвостатых земноводных, червяг, мн. пресмыкающихся, птиц. С. развивается как приспособление для схватывания живой добычи, обеспечивает дополнит. подвижность челюстей при открывании рта. Неподвижное прикрепление квадратной кости к черепу, характерное для гаттерии, черепах, крокодилов, наз. монимостилией.

СТРЕСС (англ. stress — напряжение), состояние напряжения, возникающее у человека и животных под влиянием сильных воздействий. Согласно автору концепции и термина «С.» Г. Селье (1936), С. — это общая неспецифическая нейрогормональная реакция организма на любое предъявленное ему требование. При любом воздействии разл. экстремальных факторов, как физических (жара, холод, травма и др.), так и психических (опасность, конфликт, радость), в организме возникают однотипные биохимич. изменения, направленные на преодоление действия этих факторов путём адаптации организма к предъявленным требованиям. Факторы, вызывающие состояние С., Г. Селье назвал стрессорами, а совокупность изменений, происходящих в организме под действием стрессоров, — *адаптационным синдромом*, к-рый часто трактуют как клинич. проявление С. Выраженность этих изменений зависит от интенсивности предъявляемых требований, от функц. состояния физиол. системы и от характера поведения человека или животного. У человека и животных с высокоразвитой нервной системой эмоц. факторы служат не только частыми стрессорами, но и опосредуют действие большинства физич. стрессоров. У человека одинаковый по интенсивности С. может быть вызван как серьёзной опасностью, так и творч. удачей. Без нек рого уровня С. никакая активная деятельность невозможна, и полная свобода от С., по утверждению Селье, равнозначна смерти. Т. о., С. может быть не только вреден, но и полезен для организма (т. н. эустресс), он мобилизует его возможности, повышает устойчивость к отрицат. воздействиям (инфекциям, кровопотере и др.), может приводить к облегчению течения и даже полному исчезновению мн. соматич. заболеваний (язвенная болезнь, аллергия, бронхиальная астма, ишемическая болезнь сердца и др.). Вредный С. (т. н. дистресс) снижает сопротивляемость организма, вызывает возникновение и ухудшение течения этих заболеваний. Селье полагал, что болезни, возникающие вследствие С., обусловлены либо его чрезмерной интенсивностью, либо неадекватной реакцией гормональной системы на действие стрессора. Иногда дистресс возникает даже при низком уровне воздействия стрессоров. Природа различий эустресса и дистресса во многом неясна. Важное значение для характера последствий (положит. или отрицат.) действия С. на организм имеют поведенч. реакции на стрессовую ситуацию. Активный поиск способов её изменения способствует устойчивости организма и не ведёт к развитию заболеваний. При отказе от активного поиска фаза сопротивления адаптационного синдрома переходит в фазу истощения и в тяжёлых случаях может привести организм к гибели. Индикатором этих типов поведения и важным механизмом их регуляции является уровень катехоламинов в мозге. Т. о., нервная система определяет характер реагирования организма на С. Термин «С.» получил очень широкое распространение. Он часто применяется ко всем организмам, когда речь идёт об экстремальных воздействиях. В этом смысле говорят о стрессовых реакциях у низших животных, вообще не имеющих нервной системы, и даже у растений (нарушение физиол. процессов при резком изменении водного или температурного режимов).

● Эмоциональный стресс, пер. с англ., Л., 1970; С е л ь е Г., Стресс без дистресса, пер. с англ., М., 1979; К о к с Т., Стресс, пер. с англ., М., 1981; Ш и л о в И. А., Стресс как экологическое явление, «Зоол. журнал», 1984, т. 63, в. 6.

СТРИЖЕОБРА́ЗНЫЕ, д л и н н о к р ы л ы е (Apodiformes), отряд птиц. Филогенетически относительно близки к козодоеобразным, птицам-мышам и трогонообразным. Крыло приспособлено к длит. активному полёту — очень длинное с укороченными второстепенными маховыми перьями и очень короткой плечевой костью. 2 резко разграниченных подотряда — стрижи и колибри.

СТРИЖИ́ (Apodes), подотряд стрижеобразных. Ноги короткие, пальцы у большинства не способны охватывать ветки; птицы цепляются когтями за скалы или карнизы домов. Крылья длинные, узкие. Полёт быстрый, стремительный.



Кайенский стриж (*Panyptila cayennensis*) **около гнезда.**

Ходить по земле и взлетать с неё С. не могут. Характерны сильно развитые слюнные железы (секрет их служит для гнездостроения). Моногамы. Птенцы птенцового типа. 2 семейства. Хохлатые, или древесные, С. (Hemiprocnidae), с 3 видами, распространены от Юж. Индии до Нов. Гвинеи; имеют на голове украшающие перья (у многих белые); гнездятся на деревьях. Собственно С. (Apodidae) включают 8 родов, в т. ч. салanганов, с 67 видами. Распространены широко, кроме полярных областей; в СССР — 5 видов: чёрный С. (*Apus apus*), колючехвост (*Hirundapus caudacutus*) и др. Перелётные. Гнездятся под крышами высоких строений, в расселинах скал, дуплах, дымовых трубах, пещерах. В кладке 1—6 яиц. Насиживают и выкармливают самка и самец. Питаются насекомыми, к-рых ловят на лету.

СТРИХНИ́Н, алкалоид, содержащийся в семенах тропич. растений из рода стрихнос; производное индола. Возбуждает дыхат. и сосудодвигат. центры продолговатого мозга, тонизирует скелетную мускулатуру (в больших дозах может вызвать тетанич. судороги), стимулирует процессы обмена, повышает рефлекторную возбудимость. Действие С. связано с облегчением проведения возбуждения в межнейронных синапсах и осуществляется в области вставочных нейронов. В виде азотнокислой соли С. применяют в медицине как стимулятор ЦНС.

СТРИ́ХНОС (*Strychnos*), род растений сем. логаниевых (Loganiaceae) порядка горечавковых. Деревья, кустарники, нередко лианы с улиткообразно свёрнутыми усиками; многие виды снабжены пазушными колючками. Плод ягодовидный. 150—200 видов, в тропич. лесах обоих полушарий. С. рвотный, или чилибуха (*S. nux-vomica*), — лекарств. растение. Нек-рые виды С. служат источником сильного яда — кураре. Местное население в леч. целях, а также при укусах змей, для очистки питьевой воды использует и др. виды.

СТРО́БИЛ (от греч. stróbilos — сосновая или еловая шишка), орган размножения нек-рых высших растений: плауновидных, хвощевидных, голосеменных. С. — видоизменённый укороченный побег, несущий специализир. листья — спорофиллы, на к-рых формируются спорообразующие органы — спорангии. У разноспоровых растений С. дифференцированы на микростробилы и мегастробилы. Видоизменённый чешуевидный мегастробил — семенная чешуя хвойных растений. См. также *Шишка.*

СТРОБИЛЯ́РНАЯ ТЕО́РИЯ, одна из гипотез о происхождении цветка, то же, что *эвантовая теория.*

СТРО́МА (от греч. strṓma — подстилка, ковёр), основа органов животных, состоящая из неоформленной соединит. ткани. В С. располагаются специфич. элементы органов, проходят кровеносные и лимфатич. сосуды, содержатся волокнистые структуры, обусловливающие её опорное значение. С. наз. также белковую основу эритроцитов и пластид, а также сплетение гиф, на к-ром расположены плодовые тела или конидиеносцы у сумчатых и несовершенных грибов.

СТРОМАТОЛИ́ТЫ (от греч. strṓma, род. падеж strṓmatos — подстилка и líthos — камень), карбонатные, иногда вторично окремнённые образования с разнообразной внутр. слоистостью, возникшие в результате жизнедеятельности низших организмов (гл. обр. цианобактерий и бактерий). Достигают длины неск. м, выс. 1—2 м. По форме и внутр. строению среди С. выделяют таксоны, обозначаемые бинарными лат. названиями по правилам, принятым в палеоботанике. Известны с глубокого докембрия. Местами образуются на мелководьях совр. тропич. морей, обычно в условиях часто меняющейся солёности воды. Сходные по происхождению, но округлые образования, иногда очень мелкие, наз. онколитами.

СТРОМАТОПОРОИДЕ́И (Stromatoporoidea), группа ископаемых колониальных беспозвоночных. Систематич. положение неясно: условно С. относят к губкам или кишечнополостным. Жили с раннего палеозоя до конца мезозоя. Скелет известковый, разл. формы (от пластинчатой до цилиндрической и сфероидальной) и размера (от неск. мм до неск. м в поперечнике). Ок. 70 родов. Обитали в мелководной зоне морей. Рифообразователи. Имеют значение для стратиграфии силурийских и девонских отложений.

СТРОНГИЛИ́ДЫ (Strongylida), отряд нематод подкл. сецернентов. Дл. от 4 мм до 7 см. Характерна мощная ротовая капсула, к-рой паразиты прикрепляются к тканям хозяина. 10 сем. Типичное сем. — Strongylidae, включает 22 рода, 8 родов — на терр. СССР. Паразиты кишечника и др. органов млекопитающих и птиц. Жизненный цикл без промежуточных хозяев. Возбудители заболеваний животных и человека. См. *Сингамы, Анкилостоматиды.*

СТРОФА́НТ (*Strophanthus*), род растений сем. кутровых. Деревянистые лианы, реже кустарники. 50—60 видов, в тропиках Африки, на о. Мадагаскар, в Юж. и Юго-Вост. Азии. Семена С. содержат ядовитые гликозиды (строфантины), применяемые в медицине. Яд нек-рых видов С. употреблялся для отравления стрел.

СТРОЧО́К (*Gyromitra*), род дискомицетов порядка пецицовых (Pezizales) сем. лопастниковых, или гельвелловых (Helvellaceae). Плодовые тела — апотеции, крупные, неправильных очертаний. Ножка выс. и шир. 10—12 см, неправильной формы, полая, белая или слегка сероватая, хрящеватой консистенции. Шляпка, частично сросшаяся с ножкой, чаще бесформенная или неправильно яйцевидная, шир. до 30 см, с сетью глубоких, неупорядоченных складок; снаружи покрыта слоем гимения. 3 вида, в лесах умеренного пояса Сев. полушария. Почвенные сапротрофы, обильно развиваются весной в лесах, преим. сосновых. В СССР 2 вида: С. обыкновенний (*G. esculenta*) и С. гигантский (*G. gigas*). Плодовые тела С. содержат ядовитый для человека токсин гиромитрин, к-рый по воздействию на организм подобен токсину бледной поганки. Содержание токсина, по-видимому, зависит от условий произрастания.

СТРУЧО́К (siliqua), сухой многосемянный паракарпный плод из двух плодолистиков с плёнчатой перегородкой между плацентами. Вскрывается двумя створками по продольно-кольцевым трещинам в стенке плода. Семена остаются на плаценте, окружающей перегородку. С. характерен для сем. крестоцветных. См. рис. при ст. *Крестоцветные.*

СТРУЧО́ЧЕК (silicula), укороченный стручок, вскрывающийся (лунник, пастушья сумка, рыжик, ярутка) или невскрывающийся, обычно односемянный (вайда). См. рис. 13 при ст. *Плод.*

СУБЛИТОРА́ЛЬ (от лат. sub — под и litoralis — береговой), зона мор. дна, соответствующая шельфу, или материковой отмели, до глубин 200—500 м. Наиб. богатая жизнью зона моря, в к-рой обитают представители всех крупных систематич. групп мор. организмов. Для верхней, хорошо освещённой части С. — фитали (глуб. до 30—50 м) умеренных и холодных вод, характерны заросли зелёных, бурых и красных водорослей — макрофитов. Мощные заросли (до 10 кг/м^2 и более) образуют бурые (ламинариевые, фукусовые), иногда красные (филлофора, литотамнион) водоросли, а также мор. травы (взморник, или зостера, и др.). Среди зарослей обитают многочисл. моллюски, ракообразные, иглокожие, многощетинковые черви и др. На скалистом субстрате развиваются обрастания — донные диатомовые водоросли, губки, гидроиды, мшанки, морские жёлуди и т. д. В тропиках для верх. С. характерен высокопродуктивный биоценоз коралловых рифов. С увеличением глубины растительность исчезает, снижается биомасса. В верх. С. общая биомасса бентоса может достигать 10—15 кг/м^2, в нижней — обычно составляет сотни г/м^2 или менее. В полярных р-нах в С. многочисленны губки, мшанки, асцидии. С. выделяют также в озёрах. См. *Экологическая зональность водоёмов.*

СУБСТИТУ́ЦИЯ О́РГАНОВ (позднелат. substitutio, от лат. substituo — ставлю вместо, назначаю взамен), гомотопная субституция, замещение в ходе эволюции одного органа другим, занимающим сходное положение в организме и выполняющим биологически равноценную функцию. В этом случае происходит редукция замещаемого органа и прогрессивное развитие замещающего. Так, у хордовых осевой скелет — хорда — замещается сначала хрящевым, затем костным позвоночником; у кактусоподобных растений листья (фотосинтезирующие органы) замещены стеблями. Термин «С. о.» введён Н. Клейненбергом (1886). Ср. *Субституция функций.*

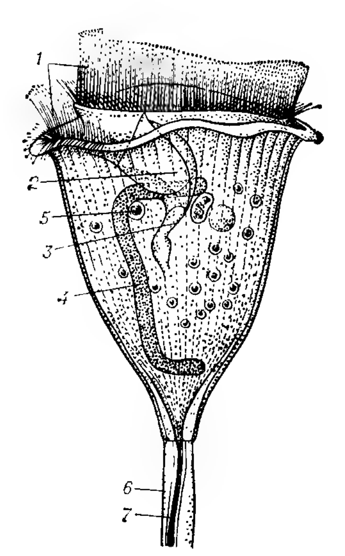
СУБСТИТУ́ЦИЯ ФУ́НКЦИЙ, гетеротопная субституция, утрата в ходе эволюции одной из функций (при этом выполнявший её орган редуцируется) и замещение её другой, биологически равноценной (выполняемой др. органом). Так, функция перемещения тела в пространстве при помощи ног (хождение) у змей замещена перемещением при помощи изгибаний позвоночника (ползание); дыхание с помощью жабр (извлечение кислорода из воды) у наземных позвоночных замещено газообменом в лёгких. Термин «С. ф.» введён А. Н. Северцовым (1931). Ср. *Субституция органов.*

СУБСТРА́Т (от позднелат. substratum — подстилка, основа), 1) основа, к к-рой прикреплены неподвижные организмы (для микроорганизмов и растений одновременно служит и питат. средой); опорный элемент внеш. среды, напр. грунт водоёма для организмов бентоса. 2) В биохимии — вещество, на к-рое действует фермент.

СУБТАЛА́МУС (от лат. sub — под и *таламус*), часть промежуточного мозга, включающая субталамич. ядро, или люисово тело, а также неск. др. ядерных областей и пучки волокон, идущих от базальных ядер в конечный мозг. Функционально связан с *красным ядром* и чёрным веществом среднего мозга.

СУВО́ЙКИ (*Vorticella*), род ресничных инфузорий. Тело колоколообразное, дл. ок. 150 мкм. Одиночные формы на сократимом спиральном стебельке. Св. 100 видов. При бесполом размножении в результате деления надвое образуют свободноплавающих «бродяжек», к-рые затем стебельком прикрепляются к субстрату. Половой процесс — по типу анизогамной конъюгации. Нек-рые С. — эктокомменсалы и паразиты рыб. Широко распространены в пресных и мор. водах. См. рис. на стр. 615.

СУДАКИ́ (*Stizostedion*, или *Lucioperca*), род рыб сем. окунёвых (Percidae) отр. окунеобразных. Дл. 60—70 (до 130) см, масса 2—4 (до 20) кг. На челюстных и нёбных костях обычно есть клыки. 5 видов; 2 вида в пресных водах Сев. Америки и 3 — в водоёмах Евразии:



Сувойка *Vorticella nebulifbera*: *1* — околоротовые ресничные ряды; *2* — ундулирующая мембрана; *3* — рот; *4* — макронуклеус; *5* — микронуклеус; *6* — стебелёк; *7* — мионема стебелька.

обыкновенный С. (*S. lucioperca*), морской С. (*S. marinum*) и берш. В СССР — в басс. Балтийского, Чёрного, Азовского, Аральского и Каспийского морей. Обыкновенный С. и берш образуют жилые и полупроходные формы, морской С. обитает в прибрежье морей. Нерест С. весной и в начале лета. Плодовитость жилой формы обыкновенного С. 100—500 тыс., полупроходной от 200 тыс. до 1 млн. икринок. Икру откладывают на растения, песок и камни. Самец охраняет кладку. Питаются рыбой. Объект промысла, разведения и интродукции (гл. обр. обыкновенный С.). См. рис. 3 в табл. 35.

СУККУЛЕ́НТЫ (от лат. succulentus — сочный), многолетние растения с сочными, мясистыми листьями (агавы, алоэ) или стеблями (кактусовые, нек-рые молочаи); тип ксерофитов. Произрастают в пустынях Центр., Сев. и Юж. Америки и Юж. Африки. Во флоре СССР их мало, гл. обр. из сем. толстянковых. В процессе эволюции у С. выработалось свойство накапливать воду в листьях или стеблях с сильно развитой водоносной паренхимой. Нек-рые кактусы способны концентрировать в стеблях 1000—3000 кг воды и экономно расходовать её благодаря толстой кутинизированной эпидерме, волоскам, малому числу устьиц и т. п. С. — светолюбивые растения.

СУКЦЕ́ССИЯ (от лат. successio — преемственность, наследование), последовательная смена во времени одних биоценозов другими на определённом участке земной поверхности. Различают п е р в и ч н ы е С., начинающиеся на субстратах, ие затронутых почвообразованием (скальные породы, вновь отложенные аллювии, водоёмы), в процессе к-рых формируются не только фитоценозы, но и почва, и в т о р и ч н ы е С., происходящие на месте сформировавщихся биоценозов после их нарушения (в результате эрозии, вулканич. извержений, засухи, пожара, вырубки леса и т. п.). С. происходят как в результате изменения условий произрастания растений под воздействием жизнедеятельности организмов, входящих в состав биоценозов (эндоэкогенетич. С.), так и под воздействием внеш. причин, включая деятельность человека (экзогенные С.). Смена одного фитоценоза другим в ходе С. представляет сукцессионный ряд. При отсутствии нарушений С. завершается возникновением сообщества, находящегося в относит. равновесии со средой, — *климакса*.

● А л е к с а н д р о в а В. Д., Изучение смен растительного покрова, в кн.: Полевая геоботаника, т. 3, М.—Л., 1964; Р а з у м о в с к и й С. М., Закономерности динамики биоценозов, М., 1981.

СУКЦИНА́Т, анион *янтарной кислоты* ($^{-}OOCCH_2CH_2COO^{-}$) или соль этой кислоты.

СУЛТА́Н (anthurus), соцветие мн. злаков, разновидность *метёлки*.

СУЛТА́НКА (*Porphyrio poliocephalus*, или *P. porphyrio*), птица сем. пастушковых. Дл. ок. 45 см. Оперение сине-фиолетовое. Голый лоб, клюв и ноги красные. Распространена на Ю. Европы, в Сев. Африке, Юж. Азии, Австралии, Н. Зеландии и Полинезии; в СССР — в Вост. Дагестане, на Ю.-В. Азербайджана и Ю.-З. Туркмении. Оседлая птица. Селится по берегам пресных и солоноватых водоёмов, заросших тростником. Пища растительная, нередко кормится на мелководьях и рисовых полях. Численность значительно колеблется (резко сокращается после особо суровых зим). В Красной книге СССР. См. рис. при ст. *Пастушковые*.

СУЛТА́НКОВЫЕ (Mullidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. 10—50 см. Позади челюсти пара длинных усиков, играющих осн. роль в поисках пищи. 5 родов, 50 видов, в тропич. и субтропич., реже умеренных водах всех океанов. Донные шельфовые, обычно стайные рыбы. Икрометание порционное (до 100 порций). Икра пелагическая. Гл. обр. бентофаги. Ряд видов — объект промысла. В СССР 1 вид — обыкновенная султанка, или барабулька (*Mullus barbatus*), в Чёрном и Азовском морях. Дл. до 30 см, обычно 10—15 см. Держится на песчаных и илистых грунтах. Нерест весной и в начале лета. Живёт 10—12 лет. Объект местного промысла.

СУ́МАХ (*Rhus*), род листопадных или вечнозелёных растений сем. анакардиевых. Однодомные или двудомные деревья (выс. до 12 м) или кустарники, реже древесные лианы. Цветки мелкие, однополые или обоеполые, многочисленные, в метёлках. Ок. 250 (по др. данным, ок. 150) видов, в Сев. Америке, Зап., Ср. и Вост. Азии, Африке, Европе. В СССР — 3 вида. С. дубильный (*R. coriaria*) растёт на сухих каменистых склонах в Крыму, на Кавказе, в Зап. части Копетдага и на Памире, дубильное и красильное растение; С. восточный (*R. orientalis*) и С. волосистоплодный (*R. trichocarpa*) — на Юж. Сахалине и Курильских о-вах. Сок нек-рых С. (гл. обр. восточноазиатского С. лаконосного — *R. verniciflua*) служит для изготовления лаков; ядовит, вызывает ожоги. Виды с ядовитым соком иногда выделяют в род *Toxicodendron*. Из плодов С. сочного (*R. succedanea*) в Японии получают воск. Лекарственные, ряд видов декоративные.

СУММА́ЦИЯ (от позднелат. summatio — сложение), взаимодействие синаптич. процессов (возбуждающих и тормозных) на мембране нейрона или мышечной клетки, характеризующееся усилением эффектов раздражения до рефлекторной реакции. Явление С. как характерное свойство нервных центров впервые описано И. М. Сеченовым в 1868. На системном уровне различают С. пространственную и временну́ю. П р о с т р а н с т в е н н а я С. обнаруживается в случае одновременного действия неск. пространственно разделённых афферентных раздражений, каждое из к-рых неэффективно для разных рецепторов одной и той же рецептивной зоны. В р е м е н н а́ я С. состоит во взаимодействии нервных влияний, приходящих с определ. интервалом к одним и тем же возбудимым структурам по одним и тем же нервным каналам. На клеточном уровне такое разграничение видов С. не оправдано, поэтому её наз. пространственно-временно́й. С. — один из механизмов осуществления координир. реакций организма.

Суммация возбуждения в центральных образованиях рефлекторной дуги. Два раздражения, раздельно приложенные к различным участкам кожи (опускание линий *1* и *2*), не вызывают рефлекторного ответа. При нанесении двух раздражений одновременно наступает сильный чесательный рефлекс (верхняя запись).

СУ́МЧАТЫЕ (Metatheria), инфракласс живородящих млекопитающих. Произошли, по-видимому, от пантотериев. Известны с нижнего мела Сев. Америки. В Европе существовали с эоцена до миоцена, вытеснены плацентарными. В Австралию проникли, вероятно, из Азии. Дл. тела от 4 до 160 см. Самки большинства совр. видов имеют выводковую сумку, в к-рую открываются соски млечных желёз. Зубная система гетеродонтная, смена зубов неполная (сменяется 1 предкоренной зуб). Головной мозг примитивный. Плацента (за исключением бандикут) не образуется. Беременность 12,5—42 сут; детёныши родятся слаборазвитыми (дл. 0,5—3 см) и у большинства С. развиваются в выводковой сумке (до 250 дней), где прикрепляются к соску. Молоко впрыскивается (спец. мышцей) в рот детёныша. 1 отряд Marsupialia, 9 (по др. данным, 15) совр. семейств: опоссумовые, хищные С., сумчатые муравьеды, сумчатые кроты, бандикуты, ценолестовые, кускусовые, вомбатовые и кенгуровые. Распространены в Австралии, Тасмании, Нов. Гвинее, на некоторых из Больших Зондских о-вов, в Юж., Центр. и Сев. Америке. Акклиматизированы в Нов. Зеландии. Благодаря отсутствию в Австралийской области плацентарных млекопитающих, С. образовали здесь ряд конвергентных с ними форм. Адаптивная радиация С. (составляющих лишь ок. 6% от числа видов всех млекопитающих) столь велика, что по разнообразию может быть сравнима с таковой всех остальных млекопитающих. Нек-рые С. наносят ущерб с. х-ву, другие — объект промысла (ради шкуры и мяса). 21 вид в Красной книге МСОП. См. табл. 49.

● С и м п с о н Д ж., История сумчатых, в кн.: Успехи совр. териологии, М., 1977.

СУ́МЧАТЫЕ КВА́КШИ, с у м ч а т ы е л я г у ш к и (*Gastrotheca*), род бесхвостых земноводных сем. квакш. Дл. 2—10 см. Ок. 20 видов, в тропических влажных лесах Центр. и Юж. Америки. Характеризуются своеобразной заботой о потомстве: самка вынашивает оплодотворённые яйца (от 4 до 200) в особой кожной карманообразной выводковой сумке на спине (отсюда назв.). У одних видов яйца развиваются в сумке лишь на начальных стадиях, у

Сумчатая квакша *Gastrotheca marsupiata* **с яйцами в выводковой сумке на спине (сумка вскрыта).**

других — сумку покидают головастики, готовые к метаморфозу в воде (к этому времени самка переходит с деревьев в воду), у нек-рых — весь метаморфоз проходит в сумке. Отд. С. к. вынашивают икру на спине между двумя простыми продольными складками.

СУМЧАТЫЕ КРОТЫ (Notoryctidae), семейство сумчатых. Предполагают, что по происхождению С. к. близки бандикутам. Тело дл. 9—18 см, вальковатое, морда оканчивается роговым щитком. Ушных раковин нет. Глаза недоразвитые и скрыты под кожей. Третий и четвёртый пальцы передних лап с мощными треугольными когтями; три средних пальца задних лап также имеют удлинённые когти. Выводковая сумка небольшая, открывается назад. 2 соска. Зубы простые, лишь коренные — трёхвершинные. 1 род, 1—2 вида, в Австралии (отсутствуют на В.). Населяют песчаные равнины и холмистые места. Обитают в верх. слое почвы, иногда выходят на поверхность. Питаются почвенными беспозвоночными. Размножаются 1 раз в год. См. рис. 4 в табл. 49.

СУМЧАТЫЕ КУНИЦЫ, пятнистые сумчатые куницы (*Dasyurus*), род хищных сумчатых. Дл. тела 25—75 см, хвоста, покрытого длинными волосами, 20—35 см. Выводковая сумка (развивается только в период размножения) открывается назад. 6—8 сосков. Клыки и коренные зубы сильно развиты. 5 видов, в Австралии, Тасмании, Нов. Гвинее, в лесах и на открытых равнинах. Наземные животные, хорошо лазают по деревьям. Численность сильно сократилась. См. рис. 3 в табл. 49.

СУМЧАТЫЕ ЛЕТЯГИ (*Petaurus*), род кускусовых. Иногда вместе с др. кускусовыми выделяют в сем. Petauridae. Дл. тела 12—32 см, хвоста 15—48 см. Передние и задние конечности соединены кожной перепонкой. 4 вида, в Австралии, Тасмании, Нов. Гвинее. Древесные животные, совершают планирующие прыжки (до 70 м). См. рис. 9 в табл. 49.

СУМЧАТЫЕ МУРАВЬЕДЫ, намбаты (Myrmecobiidae), семейство сумчатых. Филогенетически связаны с древними хищными сумчатыми. Дл. тела 17—27 см, хвоста 13—17 см. Морда удлинённая, язык цилиндрический (дл. более 10 см). Передние конечности пятипалые, задние — четырёхпалые. 4 соска. Выводковой сумки нет. Зубы мелкие (50—56), изменчивые по величине. 1 род с единств. видом *Myrmecobius fasciatus*, распространённым в Юго-Зап. Австралии. Обитает в эвкалиптовых лесах. Питается термитами и муравьями. Один раз в год рождает 4 детёнышей, к-рые сначала висят на сосках, прикрытые лишь шерстью; заканчивают развитие в норе. Численность и ареал С. м. сокращаются в связи с завозом в Австралию плацентарных хищных и с.-х. освоением новых территорий. См. рис. 5 в табл. 49.

СУМЧАТЫЕ ТУШКАНЧИКИ (*Antechinomys*), род хищных сумчатых. Иногда включается в род сумчатых мышей *Sminthopsis*. Дл. тела 8—11 см, хвоста (с кисточкой на конце) 11,5—14,5 см. Задние конечности удлинены. Выводковая сумка открывается назад. 2 вида, в Центр. и Вост. Австралии, иногда в песчаных пустынях и полупустынях. Передвигаются прыжками. Питаются насекомыми и мелкими позвоночными. Численность низка. Восточноавстралийский С. т. (*A. laniger*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 16 в табл. 49.

СУМЧАТЫЙ ВОЛК, тасманийский волк (*Thylacinus cynocephalus*), млекопитающее сем. хищных сумчатых. Иногда выделяется в самостоят. сем. Thylacinidae. Дл. тела 100—130 см, хвоста 50—65 см. Туловище удлинённое, конечности высокие, пальцеходящие, на задних — отсутствует первый палец. Выводковая сумка открывается назад. 4 соска. Клыки и коренные зубы сильно развиты. До вселения динго С. в. был распространён по всей Австралии. Ко времени открытия континента европейцами сохранился лишь в Тасмании. Обитатель лесистых местностей. В помёте 2—4 детёныша. Последние достоверные встречи с С. в. — в 40-х гг. 20 в. Вероятно, истреблён. В Красной книге МСОП. См. рис. 19 в табл. 49.

СУМЧАТЫЙ ДЬЯВОЛ, тасманийский дьявол, сумчатый чёрт (*Sarcophilus harrisi*), млекопитающее сем. хищных сумчатых. Единств. вид рода. Дл. тела ок. 50 см, хвоста 25 см. Тело массивное, конечности укороченные, сильные. Первый палец на задних лапах отсутствует. Выводковая сумка в виде кожной складки открывается назад. 4 соска. Клыки и коренные зубы мощные. Распространён в Тасмании. Обитает в густом подлеске и кустарниковых зарослях. Плотояден. Один раз в год рождает обычно 4 детёнышей. Наносит вред птицеводству, поэтому на него интенсивно охотились. Численность невысока. См. рис. 17 в табл. 49.

СУПРАЛИТОРАЛЬ (от лат. supra — над, выше и litoralis — береговой), зона заплеска, зона на границе моря и суши, лежащая выше литорали и не заливаемая во время прилива. Подвергается действию прибоя, покрывается водой при нагонных ветрах и сильных штормах, во время к-рых в С. могут скапливаться выбросы водорослей, образующие иногда сплошные валы. Животные, выброшенные с водорослями, могут длит. время существовать под ними. С. населена организмами как наземного, так и мор. происхождения. Из наземных организмов характерны лишайники, цветковые растения, напр. виды лебеды, солероса (*Salicornia*) и др. маревые; животные, напр. прибрежная уховёртка (*Labidura riparia*), жуки-стафилиниды, клещи-краснотелки, ложноскорпионы рода *Garypus*, нек-рые многоножки. Мор. организмы представлены нек-рыми зелёными и синезелёными водорослями, равноногими раками и бокоплавами, отд. брюхоногими моллюсками, в тропиках — нек-рыми крабами, сухопутными раками-отшельниками рода *Coenobita*, рыбами (илистые прыгуны рода *Periophthalmus*). См. также *Экологическая зональность водоёмов*.

СУПРЕССИЯ (от лат. suppressio — давление, подавление), полное или частичное подавление первой (прямой) мутации второй (супрессорной) мутацией, возникшей в том же геноме. Супрессорной мутацией наз. частичное или полное восстановление признака, изменённого в результате первичной мутации; может возникнуть в том же гене, в к-ром находится исходная мутация (внутригенная С.), или в генах, не затронутых прямой мутацией (межгенная С.). Внутригенная С. либо нормализует считывание информации с мутантного гена, либо восстанавливает нормальную (активную) вторичную, третичную или четвертичную структуру мутантного белка. Если прямая мутация представляет собой вставку лишнего нуклеотида в к.-л. сайте гена, то это приводит к сдвигу фазы считывания данного гена. Выпадение же нуклеотида в др. сайте этого же гена восстанавливает фазу считывания за пределами участка, ограниченного вставкой и выпадением нуклеотидов. Если этот участок небольшой, а изменение соответствующей ему части полипептида не влияет на функционирование белковой молекулы, то в результате взаимодействия прямой и супрессорной мутаций синтезируется активный фермент. Если прямая мутация приводит к замене аминокислотного остатка в белке и тем самым инактивирует его, то замена др. аминокислотного остатка вследствие супрессорной мутации в том же гене может нормализовать активность этого белка. Межгенная С. осуществляется за счёт неск. механизмов в зависимости от характера проявления прямой мутации. При блокировании синтеза к.-л. метаболита мутация в гене-супрессоре может приводить к новому пути биосинтеза недостающего вещества; при повышенной чувствительности соотв. белка к обычным концентрациям к.-л. нормальных метаболитов клетки супрессорная мутация может снизить концентрацию этих метаболитов и т. о. активировать мутантную молекулу. Межгенная С. возможна также за счёт изменения аппарата трансляции. Так, если в результате прямой мутации возникает изменённый или бессмысленный кодон, то нек-рые мутации в генах, контролирующих структуру транспортных РНК или рибосом, могут привести к тому, что изменённый кодон будет транслироваться как исходный или близкий к нему. С. используется при изучении генетич. кода и др. проблем мол. генетики.

СУРЕПИЦА (*Brassica campestris*), растение рода капуста. Произрастает в Евразии, Сев. Африке, Сев. и Юж. Америке (как заносное). Растение перекрёстноопыляющееся. В культуре — как масличное растение. Плод — стручок; шаровидные семена легко осыпаются, поэтому С.— злостный сорняк для последующих культур.

СУРЕПКА (*Barbarea*), род дву- или многолетних трав сем. крестоцветных. Нижние листья б. ч. лировидные, верхние — цельные. Цветки жёлтые. Плод — четырёхгранный стручок. Ок. 20 видов, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — 9 видов. С. обыкновенная (*B. vulgaris*) засоряет посевы, гл. обр. клевера, реже озимых. Размножается семенами (одно растение даёт их до 10 тыс.) и посредством образования почек на корневой шейке и придаточных корнях (при их подрезке или обнажении). Семена ядовиты для домашних животных и птиц. Медонос (как и др. виды С.); молодые листья используют в пищу. С. весеннюю, или зимний кресс (*B. verna*), культивируют в Зап. Европе как салатное растение.

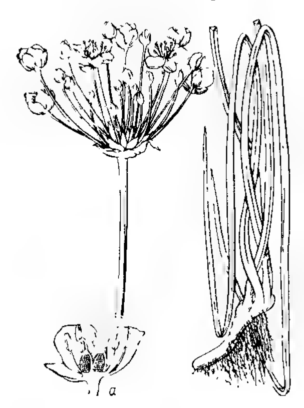
СУРИКАТА (*Suricata suricata*), млекопитающее сем. виверровых. Единств. вид рода. Дл. тела 25—35 см, хвоста 17—25 см. Конечности четырёхпалые. Шерсть редкая, длинная, серовато-бурая, с пят-

нами или полосами. В пустынях Юж. Африки. Живёт в норах, колониями. Подобно сусликам, часто стоит «столбиком». Питается насекомыми и мелкими позвоночными. См. рис. 4 при ст. *Виверровые*.

СУРКИ́ (*Marmota*), род беличьих. Дл. тела 30—60 см, хвоста 10—25 см. 13 видов, в Сев. полушарии, на открытых ландшафтах равнин и гор (на выс. до 4800 м), кроме пустынь и равнинных тундр. В СССР — 6 видов: байбак, тарбаган и др. Из-за промысла и распашки степей за историч. время исчезли в Юго-Зап. Европе; в Европ. части СССР и на С. Казахстана численность и ареал сильно сократились. Живут в глубоких (до 5 м) сложных норах. Селятся семьями (12—15 особей), образуя колонии. Активны утром и вечером. Зимой впадают в спячку. Раз в год рождают 2—10 (обычно 4—5) детёнышей. Осн. пища — зелёные части растений. Горно-азиатские виды имеют промысловое значение (мех, жир, мясо). С.— природные носители возбудителей нек-рых инфекций (чумы и др.). В Красных книгах МСОП (2 вида) и СССР (1 вид). См. рис. 6 при ст. *Грызуны*.

● Сурки. Распространение и экология, М., 1978; Сурки. Биоценотическое и практическое значение, М., 1980.

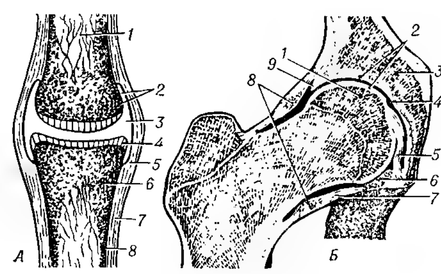
СУСА́К (*Butomus*), род растений сем. сусаковых (Butomaceae) порядка частуховых. 1 вид — С. зонтичный (*B. umbellatus*), травянистый многолетник выс. до 150 см, с ползучим корневищем и розеткой линейных листьев. Цветки обоеполые, бело-розовые, на длинных цветоножках. В умеренном поясе Евразии и как заносное в Сев. Америке. В СССР почти повсеместно, по мелководьям, берегам водоёмов, болотистым лугам и как сорняк на рисовых полях. Цветёт с начала лета до глубокой осени. Цветки протандричные, опыляются насекомыми. Размножается гл. обр. корневищами, богатыми крахмалом и пригодными в пищу. С.— ценный корм для ондатры, бобра, водоплавающих птиц, лося. Иногда разводят как декоративное.



Сусак зонтичный, *а* — цветок в разрезе.

СУ́СЛИКИ (*Citellus*), род беличьих. Дл. тела 14—40 см, хвоста 4—25 см. Св. 20 видов, в Евразии и Сев. Америке, в равнинных и горных степях, частично в пустынях и тундрах, в горах на выс. до 3500 м. В СССР — до 12 видов. Живут в норах, часто колониями. Осматриваясь, встают «столбиком» и издают свист. На зиму впадают в спячку. Питаются над- и подземными частями растений, многие делают запасы (есть защёчные мешки). Раз в год рождают 2—13 детёнышей. Численность резко колеблется. С. могут повреждать зерновые культуры. Многие С. — природные носители возбудителей ряда болезней. Крупные С.— жёлтый (*C. fulvus*) и др. — второстепенный объект пушного промысла. См. рис. 4 при ст. *Грызуны*.

СУСТА́В (articulatio), диартроз (diarthrosis), структура, обеспечивающая подвижное сочленение костей позвоночных. Простые С. образованы двумя костями, сложные С.— несколькими. Осн. элементы типичного С.: поверхности сочленяющихся костей, покрытые хрящевой тканью, полость, частично разделяющая кости и заполненная синовиальной жидкостью, суставная капсула (сумка), изолирующая полость и являющаяся продолжением надкостницы. В С. часто имеются дополнит. элементы: связки, хрящевые мениски и др. С эволюцией животных и совершенствованием локомоции менялась форма, характер С. и их разнообразие. С. различают по форме суставных поверхностей (шаровидный, эллипсовидный, седловидный и т. п.), степени и направлению смещений (подвижные, малоподвижные, одно-, двух- и многоосевые). Степени свободы С. ограничиваются его формой, выступами костей, натяжением связок, капсулы. Синовиальная жидкость обеспечивает скольжение суставных поверхностей, а также выполняет тормозную роль. С. обеспечивают как простые, так и сложные формы локомоций. С. наз. также состоящее из неск. члеников подвижное сочленение элементов скелета членистоногих, иногда и др. беспозвоночных.



А — схематическое изображение простого сустава: *1* — костномозговая полость; *2* — синовиальная мембрана; *3* — суставная полость; *4* — суставной хрящ; *5* — суставная капсула; *6* — губчатое костное вещество; *7* — надкостница; *8* — компактное костное вещество. *Б* — фронтальный распил тазобедренного сустава человека: *1* — головка берцовой кости; *2* — суставной хрящ; *3* — безымянная (тазовая) кость; *4* — суставная полость; *5* — связка головки бедренной кости; *6* — поперечная связка суставной впадины; *7* — суставная капсула; *8* — круговая зона (в толще суставной капсулы, охватывает шейку бедра); *9* — вертлужная губа (увеличивает глубину суставной впадины).

СУ́ТОЧНЫЕ РИ́ТМЫ, изменения интенсивности и характера биол. процессов и явлений, повторяющиеся с суточной периодичностью. С. р. свойственны большинству биохимич. и физиол. процессов (частота деления клеток, колебания темп-ры тела, интенсивность обмена веществ и т. д.), с ними связана суточная ритмичность активности животных, положение листьев и лепестков у растений и т. д. У человека отмечено ок. 100 физиол. функций, имеющих С. р. Они обнаружены и у отд. клеток многоклеточных организмов. Ядро, по-видимому, играет доминирующую роль в ритмич. активности клетки. У животных обнаружены центры в мозге, синхронизирующие С. р. органов и клеток друг с другом и с изменениями внеш. среды.

С. р. в природе складываются из эндогенного ритма и реакции на суточные изменения среды. При нарушении естеств. ритма среды С. р. разных физиол. функций теряют синхронность. Такая десинхронизация может иметь место при разведении животных и растений в искусств. условиях, при перелёте из одного часового пояса в другой, а также при изоляции человека от естественно меняющейся среды (напр., в космич. полёте) и может явиться причиной возникновения патологич. изменений в организме. Часто термин «С. р.» используют как синоним *циркадных ритмов*.

● См. лит. при ст. *Биологические ритмы*.

СУХОЖИ́ЛИЕ (tendo), соединительнотканная часть поперечнополосатых мышц позвоночных животных и человека, посредством к-рой мышцы прикрепляются к костям скелета или образуется внутр. остов сложноустроенных (перистых) мышц. Основу С. составляют пучки толстых, плотно упакованных параллельных коллагеновых волокон, к-рые на одном конце тесно переплетаются с мышечными волокнами, уходя в мышцу, а на другом — вплетены в надкостницу. Между пучками расположены образующие прослойку ряды фиброцитов (сухожильных клеток). Длинные мышцы часто кончаются цилиндрическими С., широкие — С. в виде пластин (апоневрозов). В тех случаях, когда при работе мышцы С. совершают скользящие движения по отношению к соседним частям, в их оболочках образуются синовиальные влагалища, выделяющие жидкость, уменьшающую трение. С. мало растяжимы, прочны на разрыв.

СУХОНО́С [*Cygnopsis* (*Anser*) *cygnoides*], птица сем. утиных. Дл. до 90 см, масса до 4,5 кг. Клюв довольно плоский, с небольшим вздутием у основания. Распространён С. в Монголии и на С. В. Китая. Селится отд. парами по берегам рек и озёр. Гнёзда в зарослях кустарников, на степных озёрах, часто открыто вблизи колоний чаек и крачек; в кладке 5—6 яиц. Родоначальник китайской породы домашних гусей. В СССР населял почти всю Юж. Сибирь (от оз. Зайсан до Сев. Сахалина), сохранилось неск. гнездовий (Читинская обл., Хабаровский кр.). Находится под угрозой исчезновения, в Красной книге СССР.

СУХОПУ́ТНЫЕ ЧЕРЕПА́ХИ (Testudinidae), семейство черепах. Панцирь высокий и прочный, дл. от 10 см до 1 м и более (у слоновых черепах). Голова покрыта крупными щитками. Задние ноги толстые, столбообразные. Более 10 родов, ок. 40 видов, в субтропич. и тропич. областях (степи, саванны, пустыни) Африки, Азии, Юж. Европы, Сев. и Юж. Америки. В СССР — 2 вида: средиземноморская черепаха (*Testudo graeca*), обитающая в Дагестане и Закавказье, и среднеазиатская черепаха (*Agrionemys horsfieldi*), с панцирем дл. до 30 см, в пустынях Юж. Казахстана и Ср. Азии. С. ч.— медлительные, выносливые животные; в осн. растительноядные. Откладывают от 2 до 30 яиц. Продолжительность жизни 50—100 (реже до 150) лет. 10 видов и 13 подвидов этого сем. в Красной книге МСОП, средиземноморская черепаха в Красной книге СССР. См. рис. 6, 8, 9 в табл. 44.

СУХОЦВЕ́Т, сухоцветник (*Xeranthemum*), род однолетних травянистых растений сем. сложноцветных. 6 видов, от Средиземноморья до Юго-Зап. Азии; в

СССР — 5 видов. Листочки обёртки соцветий-корзинок, расположенных на концах длинных безлистных ветвей, сухоплёнчатые, часто ярко окрашенные. При высыхании они сохраняют форму и окраску, вследствие чего С. относят к числу т. н. бессмертников, или иммортелей. На Ю. СССР выращивают С. однолетний (*X. annuum*), С. растопыренный (*X. squarrosum*) и др., к-рые используют для сухих зимних букетов, гирлянд.

СУ́ШЕНИЦА, растения из неск. родов сем. сложноцветных, гл. обр. из обширного и малоизученного рода гнафалиум (*Gnaphalium*). Наиб. широко распространена С. топяная (*G. uliginosum*) с 5—6 подвидами — яровой однолетник, растущий в осн. на влажных местах как сорняк. Семянки с хохолком, разносятся ветром. Используется как лекарств. растение. С. топяную и близкие к ней виды часто относят к роду филагинелла (*Filaginella*). Многолетняя С. приземистая (*G. supinum*), покрытая войлочным опушением, часто образует дерновинки в высокогорном поясе и в тундре. Этот вид и корневищные многолетники — С. лесную (*G. sylvaticum*), С. норвежскую (*G. norvegicum*) и С. кавказскую (*G. caucasicum*) — часто относят к роду омалотека (*Omalotheca*).

СФА́ГНОВЫЕ МХИ (Sphagnidae), подкласс листостебельных мхов. Стебли без ризоидов, прямостоячие, с пучковидно расположенными ветвями, на верхушке собранными в головку. Листочки однослойные, веточные и стеблевые, из чередующихся хлорофиллоносных и водоносных клеток. Желтовато-зелёные, жёлтые, бурые или красноватые растения. Спорогон состоит из шаровидной коробочки с крышечкой, со стопой, вросшей в безлистную удлинённую архегониальную веточку (ложноножку). Двудомные или однодомные; муж. и жен. гаметангии всегда на разных побегах. Одно сем. сфагновых (Sphagnaceae) с единств. родом сфагнум (*Sphagnum*), объединяющим св. 300 видов; в СССР — 42 вида. Распространены широко, преобладают на болотах, в тундре, во влажных лесах. Нарастая ежегодно верхушкой, снизу отмирают, превращаясь в торф. Сфагнум магелланский (*S. magellanicum*) и сфагнум бурый (*S. fuscum*) — осн. торфообразователи на верховых болотах умеренного пояса Сев. полушария. Обладают бактерицидными свойствами. См. рис. 5 и 6 в табл. 11.

● Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н., Определитель сфагновых мхов СССР, Л., 1968.

СФЕ́КСЫ (*Sphex*), род роющих ос. Дл. до 40 мм. 275 видов, распространены широко; в СССР — ок. 30 видов. Гнездятся в земле, личинок выкармливают прямокрылыми.

СФЕРОПЛА́СТ (от греч. sphaíra — шар и plastós — вылепленный), бактериальная клетка, к-рая в результате действия литических агентов (лизоцима и др.), ингибиторов метаболизма или недостатка факторов роста утратила полностью или частично ригидный слой клеточной стенки. В гипертонич. среде С. обычно принимают сферич. форму. В изотонич. средах могут размножаться и осуществлять мн. метаболич. реакции, характерные для интактного организма. Образование С. свойственно грамотрицательным бактериям. Ср. *Протопласт*.

СФЕРОПСИДА́ЛЬНЫЕ ГРИБЫ́ (Sphaeropsidales), порядок несовершенных грибов. Конидиеносцы простые или разветвлённые, бесцветные или окрашенные, расположены на внутр. стенках пикнид, одиночных или сгруппированных в стромы. Пикниды обычно с отверстием на вершине. Конидии (пикноспоры), одно-, дву- или многоклеточные, обычно выходят наружу склеенными слизью в виде жгута или ленточки. Многие С. г.— несовершенные стадии аскомицетов. Ок. 750 родов (в т. ч. аскохита, диплодия, септория, фома), 6000 видов. Сапротрофы на растит. остатках или паразиты растений и грибов.

СФЕРОТЕ́КА (*Sphaerotheca*), род мучнисторосяных грибов. Клейстотеции тёмно-коричневые, диам. 50—120 мкм, с простыми, извилистыми придатками. В клейстотециях развивается один аск с 6—8 спорами. Опасные широко распространённые паразиты культурных и дикорастущих растений. На крыжовнике паразитирует С. крыжовниковая — *S. mors-uvae* (родом из Сев. Америки, в Россию завезена в 1901), на хмеле — хмелевая форма С. пятнистой (*S. macularis* f. *humuli*), на розах — С. плотновойлочная (*S. pannosa* f. *rosae*), на персиках — персиковая форма С. плотновойлочной (*S. pannosa* f. *persicae*).

СФЕРОФО́РУС (*Sphaerophorus*), род лишайников сем. сферофоровых (Sphaerophoraceae) порядка калициевых (Caliciales). Таллом в виде прямостоячих, коричневых, сильно разветвлённых кустиков выс. до 10 см, образующих густые дернинки. Плодоношения — апотеции, глубоко погружённые в булавовидно вздутые концы веточек; споры тёмные, шарообразные, одноклеточные. 8 видов, широко распространены в Арктике, Антарктике и высокогорьях; в СССР — 2 вида, типичные представители растительности арктич. и горных тундр. Растут на земле среди мхов, на мшистых скалах.

СФИНГОЗИ́Н, высший алифатический ненасыщенный аминоспирт. Наряду с многочисл. аналогами и гомологами (св. 60), различающимися числом гидроксильных групп, степенью ненасыщенности, длиной углеводородной цепи и её разветвлённостью,— осн. структурный компонент сфинголипидов. N-ацильные производные С. (церамиды) — важные промежуточные соединения в биосинтезе сфинголипидов. Осуществлён химич. синтез С. и нек-рых его аналогов.

СФИНГОЛИПИ́ДЫ, класс сложных липидов, структурные компоненты к-рых — сфингозиновые основания (сфингозин, его аналоги и гомологи). Широко распространены в растит. и животных тканях, особенно в нервной (накопление С. в мозге, напр., связано с процессом миелинизации, без к-рого невозможен переход от рефлекторных реакций к высшим формам нервной деятельности). С. содержатся в миелиновой оболочке мякотных нервов, мембранах, эритроцитов, а также клеток печени, селезёнки и др. органов. Во всех природных С. сфингозиновое основание ацилировано по аминогруппе остатком высшей жирной к-ты (стеариновой, лигноцериновой, нервоновой, оксинервоновой и цереброновой). У фосфорсодержащих С. (сфингомиелины, сфингоэтаноламины, церамидфосфоглицерины и др.) первичный гидроксил замещён остатком фосфорной к-ты; у гликосфинголипидов (цереброзиды, сульфатиды, глобозиды, ганглиозиды) первичная гидроксильная группа замещена углеводом. Нарушение обмена С. в организме человека приводит к тяжёлым заболеваниям — сфинголипидозам. См. формулы при ст. *Липиды*.

● Handbook of lipid research, v. 3—Sphingolipid biochemistry, N. Y., 1983.

СФИНГОМИЕЛИ́НЫ, природные соединения из группы сфинголипидов. Молекулы С. состоят из сфингозина или дигидросфингозина (очень редко из др. сфингозиновых оснований), холина, высших жирных к-т (стеариновой, лигноцериновой, нервоновой) и фосфорной к-ты. Богаты С. серое и белое вещество мозга, оболочки аксонов периферич. нервной системы, встречаются также в печени, почках, лёгких и др. органах. У беспозвоночных С. отсутствуют, в ЦНС низших позвоночных содержание С. 1—4% от суммы липидов, у высших позвоночных — 10—12%. Биосинтез С. осуществляется из N-ацилсфингозина (церамида) и цитидиндифосфатхолина в присутствии церамидфосфохолинтрансферазы или из сфингозинфосфохолина и ацилкофермента А. Нарушение обмена С. в результате падения ферментативной активности сфингомиелиназы сопровождается накоплением С. в разл. органах и приводит к болезни Ниманна-Пика. Осуществлён химич. синтез нек-рых С.

СФИ́НКТЕР (греч. sphinktḗr, от sphíngō — сжимаю), жом, кольцевая мышца у позвоночных, суживающая, замыкающая или расширяющая отверстие перехода из одного трубчатого полого органа в другой. Так, кардиальный С. круглоротых регулирует поступление химуса из глоточной части пищеварит. трубки в брюшную, пилорич. С.— из желудка в двенадцатиперстную кишку; илеоцекальный С. выполняет роль клапана, пропускающего содержимое тонких кишок в толстые, а не наоборот, и т. д. С. наз. также мышцы, сжимающие часть тела (напр., общий сжиматель шеи у пресмыкающихся и млекопитающих) или органа (круговая мышца радужной оболочки глаза). С. состоят из поперечнополосатых или гладких мышц.

СЦЕНЕДЕ́СМУС (*Scenedesmus*), род хлорококковых водорослей. Колонии из 4—16 клеток, соединённых боковыми стенками. Поверхность клеток гладкая или с шипами. Размножение автоспорами, образующимися в материнской клетке по 4—16 и там же соединяющимися в новую колонию. Ок. 100 видов, в пресных водах и в почве. Во мн. странах С. культивируют в качестве источника пищи и корма. См. рис. 1 при ст. *Хлорококковые водоросли*.

СЦЕПЛЕ́НИЕ ГЕ́НОВ, явление, в основе к-рого лежит локализация генов в одной хромосоме. С. г. впервые обнаружено в 1906 У. Бэтсоном и Р. Пеннетом в опытах по скрещиванию душистого горошка. Позднее С. г. было детально исследовано Т. Морганом с сотрудниками в экспериментах с дрозофилой. С. г. выражается в том, что аллели сцепленных генов, находящиеся в одной группе сцепления, имеют тенденцию наследоваться совместно. Это приводит к образованию у гибрида гамет преим. с «родительскими» сочетаниями аллелей. Для обозначения С. г. используют символы АВ/ав или $\frac{AB}{ab}$. Сцепление доминантных (или рецессивных) аллелей друг с другом АВ/ав наз. фазой сцепления, а сцепление доминантных аллелей с рецессивными Ав/аВ — фазой отталкивания. В обоих случаях С. г. приводит к более низкой частоте особей с «неродительскими», рекомбинантными сочетаниями признаков, чем ожидается при независимом наследовании признаков (см. *Менделя законы*). При полном С. г. образуются только два типа гамет (с

исходными сочетаниями сцепленных генов), при неполном — и новые комбинации аллелей сцепленных генов. Неполное С. г.— результат *кроссинговера* между сцепленными генами, поэтому полное С. г. возможно у организмов, в клетках к-рых кроссинговер в норме не происходит (напр., половые клетки самцов дрозофилы). Т. о., полное С. г. является скорее исключением из правила неполного С. г. Кроме того, полное С. г. может имитироваться явлением *плейотропии*. В нек-рых случаях в мейозе регулярно происходит неслучайное расхождение негомологичных хромосом к одному полюсу, что приводит к образованию гамет преим. с определ. сочетаниями аллелей несцепленных между собой генов. Разные пары генов в пределах одной группы сцепления характеризуются разл. степенью сцепления в зависимости от расстояния между ними. Чем больше расстояние между генами в хромосоме, тем меньше сила сцепления между ними и чаще образуются рекомбинантные типы гамет. Изучение С. г. и сцепленного наследования признаков послужило одним из подтверждений хромосомной теории наследственности и исходным толчком анализа и разработки теории кроссинговера.

СЦИ́НКОВЫЕ (Scincidae), семейство ящериц. Тело удлинённое, до змеевидного, покрыто гладкой или ребристой налегающей чешуёй, под к-рой расположены костные пластинки (остеодермы). Дл. от неск. см до 65 см. Конечности бывают частично или полностью утрачены; у роющих форм обычно отсутствуют глаза. Более 90 родов, св. 1200 видов, распространены широко. Ведут наземный, роющий и полудревесный образ жизни. Питаются беспозвоночными (гл. обр. насекомыми), крупные С.— и позвоночными; нек-рые растительноядные. Большинство яйцекладущие, но есть яйцеживородящие и живородящие. В СССР — 4 рода: гологлазы, мабуи, змееящерицы и длинноногие сцинки (род *Eumeces*, 3 вида); всего ок. 10 видов. 3 вида в Красной книге МСОП, 4 вида в Красной книге СССР. См. рис. 17, 18 в табл. 42.

СЦИФИСТО́МА (от греч. skýphos — чаша, бокал и stóma — рот), особь полипоидного (бесполого) поколения большинства сцифоидных. Тело конусовидное, выс. 1—3 мм, прикреплено к субстрату короткой ножкой (стебельком). Ротовое отверстие окружено 4—32 щупальцами. Гастральная полость разделена септами на 4 кармана. Каждая септа образована эктодермальной воронкой, сужающейся к основанию и содержащей продольный мускул ретрактор. Размножаясь поперечным делением (стробиляцией), С. даёт начало эфирам — личинкам медуз, т. е. половому поколению. Путём бокового почкования С. может производить себе подобных. См. рис. 5 при ст. *Личинка*.

СЦИФО́ИДНЫЕ (Scyphozoa), класс книдарий. В ископаемом состоянии известны с нижнего кембрия. Кишечная полость разделена на центр. часть, боковые карманы и сеть каналов. Жизненный цикл большинства С. состоит в правильном чередовании медузы и полипа. Как правило, более развито медузоидное поколение, полипоидное подавлено, иногда совершенно утрачено. Сцифомедузы крупные (диам. зонтика от неск. см до 2 м), их полипы мелкие (выс. 1—3 мм), одиночные, реже образуют небольшие колонии. От верх. части полипа в результате многократного поперечного деления (стробиляции) отделяются личинки сцифомедуз — эфиры. Медузы раздельнополые. Вымётывают яйца (через рот), из к-рых развиваются планулы, превращающиеся в полипов. Широко распространены в Мировом ок., встречаются от поверхности до абиссали. 5 отрядов (коронаты, дискомедузы, кубомедузы, ставромедузы, корнеротые медузы), ок. 200 видов. В морях СССР — 25 видов. См. рис. при ст. *Жизненный цикл*.

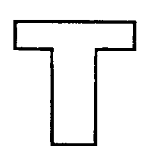
СЫ́ВОРОТКА КРО́ВИ, жидкая часть крови, отделяемая от кровяного сгустка после свёртывания крови вне организма. По составу почти тождественна плазме крови, но в отличие от неё не содержит фибриноген. Из С. к. иммунизированных определ. антигенами животных и людей (доноров) или переболевших получают путём её очистки и концентрирования иммунные сыворотки, применяемые для серодиагностики, серопрофилактики и серотерапии.

СЫРОЕ́ЖКА (*Russula*), род грибов сем. сыроежковых (Russulaceae) порядка агариковых. Покрывало отсутствует. Окраска у большинства С. яркая. Шляпка диам. 2—20 см, кутикула, легко отделяющаяся от мякоти. Мякоть белая, рыхлая или плотная, ломкая. Пластинки свободные, приросшие или нисходящие. Ножка цилиндрическая, губчатая, полая или с камерами. Ок. 275 видов, распространены широко; в СССР — ок. 80 видов (в т. ч. подгруздок белый, валуй и др.). Растут в лесах, тундре, на болотах с июля по сентябрь. Микоризообразователи. Все виды С. съедобны (нек-рые — валуй, горькушка, подгруздок — только после засола). Едкий вкус нек-рых С. исчезает при вымачивании или кипячении перед посолом. С. едкая (*R. emetina*) несъедобна.

СЫТЬ (*Cyperus*), род трав сем. осоковых. Цветки обоеполые, в плосковатых колосках, собранных в зонтиковидное или головчатое соцветие. Св. 300 видов, в тропич., субтропич., редко умеренных поясах. В СССР — 14 видов, преим. на юге. С. круглая (*C. rotundus*), произрастающая на Кавказе и в Ср. Азии,— карантинный сорняк хлопчатника и др. поливных культур. В комнатах и оранжереях разводят С. очереднолистную (*C. alternifolius*). К роду С. относятся чуфа, папирус.

СЫЧИ́, мелкие птицы сем. совиных. Дл. 12—25 см. Многие не имеют лицевого диска, перьевые «ушки» отсутствуют. Глаза относительно большие, с жёлтой радужиной. 5 родов, 25 видов, в Евразии, Африке и Америке. В СССР — 3 вида: мохноногий С. (*Aegolius funereus*), в лесной зоне и горных лесах Крыма, Кавказа и Ср. Азии; воробьиный С. (*Glaucidium passerinum*), в лесной зоне; домовый С. (*Athene noctua*), в степях и пустынях, а также в лесостепи. Самые мелкие С.— крошечный сыч (*Glaucidium minutissimum*), дл. 12—14 см, обитает в Мексике, Центр. и Юж. Америке, и сычик-эльф (*Micrathene whitneyi*), дл. 13—14 см, населяет Ю.-З. США и В. Мексики, часто гнездится в дуплах кактусов сагуаро. Питаются С. мелкими позвоночными, насекомыми. См. рис. 8 при ст. *Совообразные*.

СЫЧУ́Г (abomasum), последний (4-й) отдел сложного желудка жвачных, соответствующий простому однокамерному желудку большинства млекопитающих. С. соединяется с книжкой и двенадцатиперстной кишкой, содержит фундальные, пилорические и кардиальные железы; у молодых животных вырабатывает реннин, или сычужный фермент. Пища в С. переваривается под действием желудочного сока. См. рис. при ст. *Желудок*.



ТАБА́К (*Nicotiana*), род однолетних или многолетних трав, редко кустарников сем. паслёновых. Листья очередные, цельные, нередко железистоопушённые. Цветки обоеполые, 5-членные, в метёлках; опыление насекомыми, иногда колибри. Плод — коробочка с многочисл. мелкими семенами. 66 видов, в умеренных и субтропич. поясах Америки, Австралии и Полинезии. Многие виды содержат (гл. обр. в листьях) ядовитый алкалоид никотин. Для получения курительного Т. возделывают гл. обр. Т. настоящий, или курительный (*N. tabacum*), и махорку (*N. rustica*), родом из Юж. Америки (в диком виде неизвестны). Т. широко культивируют во мн. странах мира (особенно первый вид), в СССР — гл. обр. в юж. р-нах. Из листьев махорки в СССР получали также никотиновую (витамин PP) и лимонную к-ты, инсектицид никотин-сульфат. Т. крылатый, или душистый (*N. alata*), — декор. растение.

ТА́ВОЛГА, лабазник (*Filipendula*), род многолетних трав сем. розовых. Листья перистые или перистораздельные; цветки желтовато-белые, розовые или красные, в метельчатом соцветии, плод — многоорешек. Ок. 20 видов, в умеренном и субарктич. поясах Сев. полушария, в СССР — 10 видов. Опыляются осами, шмелями и пчёлами, возможно самоопыление; размножаются семенами и корневищами. Т. вязолистная (*F. ulmaria*) обычна на заливных лугах и в заболоченных светлых лесах. Т. обыкновенная (*F. vulgaris*), с клубневидными утолщениями на корнях, встречается в юж. р-нах в степях и на сухих лугах. Неск. видов на Д. Востоке. Т. хорошие медоносы; содержат дубильные вещества, используются как лекарственные. Т. пурпурная (*F. purpurea*) и нек-рые др. виды декоративны. Т. наз. также виды рода спирея. См. рис. 14 в табл. 23.

ТА́ЗИК (coxa), первый членик ноги большинства членистоногих, к-рым она соединяется с телом. У трилобитов и мечехвостов Т.— второй членик, ему предшествует предтазик (praecoxa).

ТА́ЗОВЫЙ ПО́ЯС, пояс задних конечностей (cingulum membri posterioris), часть скелета, осуществляющая связь брюшных плавников рыб или задних (у человека — нижних) конечностей наземных позвоночных с туловищем. Т. п. рыб — парная хрящевая или костная пластинка, погружённая в туловищную мускулатуру. У наземных позвоночных устанавливается связь Т. п. с осевым скелетом через неподвижное соединение одного или неск. крестцовых позвонков с особым окостенением в дорсальном отделе Т. п. — подвздошной костью (ilium). В вентральном отделе Т. п. развиваются два окостенения: переднее (лобковая кость — pubis) и заднее (седалищная кость — ischium), к-рые соединены с костями противоположной стороны в широком симфизе. Т. о., крестец дорсально замыкает обе половины (правую и левую) в единое костное кольцо, наз. тазом (pelvis). У вторично потерявших конечности нек-рых ящериц, змей, китообразных, сирен Т. п. иногда редуцирован. У архозавров вентральная связь между лобковой и седалищной костями исчезает и Т. п. приобретает характерное трёхлучевое строение. У птицетазовых динозавров и у всех птиц лобковая кость направлена не вперёд, а назад и вниз вдоль седалищной кости; у птиц исчезает симфиз, что облегчает откладывание крупных яиц в твёрдой скорлупе. У взрослых особей млекопитающих все кости одной стороны срастаются в единую безымянную кость (innominatum). Т. п. человека видоизменён в связи с прямохождением, служит опорой конечностей и поддерживает внутр. органы. Ниж. часть внутр. полости таза человека (т. н. малый таз) в отличие от др. приматов имеет более широкий просвет.

ТАЙГА́ (тюрк.), хвойные бореальные леса, биом, распространённый в лесной зоне Сев. полушария. Сложился в условиях относительно короткого безморозного периода (ок. 4 мес), холодных зим с устойчивым снежным покровом, при кол-ве осадков, превышающем испарение. На Земле ок. 10% суши занято Т.; занимает обширные пространства Евразии (в СССР — почти $^1/_3$ терр.) и Сев. Америки, по горам внетропич. областей спускается далеко к Ю. Наиб. типичные таёжные леса (средняя Т.) по мере продвижения на С. становятся всё более разрежёнными (северная Т.), переходя в редколесья; к Ю., где под пологом хвойных появляются широколиств. породы (напр., липа, вяз), выделяют подзону южной Т. Таёжные леса по сравнению с тропич. лесами бедны видами и жизненными формами и относительно малопродуктивны. Биомасса (от 50 до 300 т/га) и годичная продукция (от 4 до 10 т/га) увеличиваются в Т. с севера на юг.

Различают темнохвойную Т. (доминируют ель, пихта, сосна кедровая сибирская) и светлохвойную Т. (преобладают сосна обыкновенная и лиственницы). Под полог темнохвойного леса (наиб. распространённого и характерного для Т.) проникает мало света, подлесок редок (жимолость, крушина, рябина и др.), широко распространены кустарнички (черника, брусника, линнея и др.), в травяном покрове преобладают кислица, грушанка, папоротники, почва обычно покрыта мхами и подстилкой из опавшей хвои. Светлохвойная Т. — с лучшим освещением под пологом леса, часто имеет развитый кустарничково-травяной покров. В Сев. Европе и Зауралье преобладают сосновые леса, на огромных просторах Сибири и Д. Востока — лиственничные. Из-за вырубок и пожаров во мн. местах Т. заменена производными листв. лесами, гл. обр. берёзовыми и осиновыми. Для фауны Т. характерны общие для всей лесной зоны виды лесных млекопитающих — медведь, рысь, росомаха, соболь, выдра, барсук, белка, летяга, бурундук, лось и др. Из птиц для Т. типичны глухарь, рябчик, кедровка, клесты, неск. видов дятлов, совы и пр.; из насекомых — сосновый шелкопряд (эндемичен), таёжные виды муравьёв, жуков-усачей и короедов. Обилен гнус. В Т. сосредоточены значит. ресурсы пром. древесины, пищ. и лекарств. сырья; она является базой охотничьего промысла и отчасти оленеводства. См. табл. 16.

● Толмачев А. И., К истории возникновения и развития темнохвойной тайги, М. — Л., 1954; Эталонные участки природы тайги, Иркутск, 1973; Сочава В. Б., Географические аспекты сибирской тайги, Новосиб., 1980; Растительность Европейской части СССР, Л., 1980; Пармузин Ю. П., Тайга СССР, М., 1985.

ТАЙМЕ́НИ (*Hucho*), род рыб сем. лососёвых. Сходны с гольцами. В отличие от них зубы у Т. на сошнике и нёбных костях в виде сплошной дуговидной полосы. Чешуя мелкая. Крупные хищные рыбы. Обитают в реках и озёрах Евразии (от басс. Дуная до Сахалина и Кореи). 3 вида: дунайский лосось (*H. hucho*), дл. до 1 м, масса 10—12 кг (изредка до 53 кг), обитает в басс. Дуная; обыкновенный Т. (*H. taimen*), дл. до 1,5 м, масса до 60 кг, от верховьев Волги и Печоры до Амура; чевица, или сахалинский Т. (*H. perryi*), — проходной вид, дл. ок. 1 м, масса до 30 кг, живёт в реках Сахалина и Юж. Приморья. Биология размножения сходна с тихоокеанскими и настоящими лососями. Нерест неоднократный. Объект местного промысла и спортивного лова. См. рис. 23 в табл. 34.

ТАКИ́Н (*Budorcas taxicolor*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела до 220 см, выс. в холке до 130 см. Туловище массивное, ноги короткие, толстые. Рога у самцов и у самок своеобразно изогнуты, направлены концами назад, дл. до 50 см. Окраска рыжевато-серая. Волосяной покров густой, длинный, косматый. В Центр. Азии, в высокогорьях у верх. границы леса. Редок, в Красной книге МСОП. См. рис. 18 при ст. *Полорогие*.

ТА́КСИСЫ (от греч. táxis — расположение), двигат. реакции в ответ на односторонне действующий стимул, свойственные свободно передвигающимся организмам (бактерии, нек-рые грибы и водоросли, животные), нек-рым клеткам и органоидам (споры и гаметы, обладающие жгутиками, лейкоциты, хлоропласты). Источниками раздражения могут быть свет (фототаксис), темп-ра (термотаксис), влага (гидротаксис), хим. в-ва (хемотаксис) и др. Движение может быть направлено к источнику стимуляции (положительный Т.) или от него (отрицательный Т.). В микробиологии и ботанике по характеру реагирования на раздражитель различают фоботаксисы — ненаправленные изменения курса движения (бактерии, зооспоры нек-рых фикомицетов) и топотаксисы — направленные перемещения по отношению к источнику раздражения (сперматозоиды мхов, папоротников). Жгутиковым водорослям свойственны оба типа Т. У животных Т. наз. только направленные по отношению к стимулу перемещения (ненаправленные движения наз. кинезами), напр. реакция личинок мясной мухи на свет, бросок богомола на жертву, ориентация по солнцу у пчёл, муравьёв, перелётных птиц, мигрирующих бабочек, рыб. Ср. *Тропизмы*.

ТАКСО́ДИУМ, болотный кипарис (*Taxodium*), род хвойных растений сем. таксодиевых (Taxodiaceae). Крупные деревья. Кора с трещинами. 2—3 вида, в Сев. Америке (на Ю. и Ю.-В. США и в Мексике). Наиб. распространён Т. обыкновенный (*T. distichum*), растущий по болотам и берегам рек. Переносит длит. затопление. В Европе культивируется как декор. растение с 17 в. Древесина обладает высокими механич. качествами, стойка к гниению. В СССР разводят в юго-зап. части Украины, на Кавказе и в Ср. Азии. В верхнем мелу и палеогене виды Т. были распространены по всему Сев. полушарию.

ТАКСО́Н, группа организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить определённую таксономич. категорию того или иного ранга — вид, род, семейство и т. д. В отличие от таксономич. категории Т. всегда подразумевает конкретные биол. объекты. Напр., понятия «папоротники», «китообразные» или «позвоночные» обозначают группы организмов, к-рые служат объектами классификации. Таким образом, понятия «вид», «семейство» и т. д. не являются Т., но конкретный вид сосна обыкновенная представляет собой Т. Определению терминов «Т.» и «таксономическая категория» и их разграничению в совр. систематике придаётся большое значение. См. также *Биологическая номенклатура*.

ТАКСОНОМИ́ЧЕСКИЕ КАТЕГО́РИИ, или ранги, систематические категории, понятия, применяемые в систематике для обозначения соподчинённых групп растений и животных, отличающихся разл. степенью родства. Т. к. разного уровня, или ранга (вид, род, семейство и т. д.), присваиваются конкретным обособленным группам организмов — таксонам. В отличие от таксонов Т. к. подразумевают не реальные организмы, а определённый ранг или уровень классификации, т. е. ступени определённой иерархии.

ТАКСОНО́МИЯ (от греч. táxis — расположение, строй и nómos — закон), раздел систематики, теория и практика классификации организмов. Термин предложен в 1813 О. Декандолем. Иногда его употребляют как синоним систематики и классификации, однако обычно систематику понимают как науку о разнообразии организмов и взаимоотношениях между ними, а Т. — как раздел этой науки, посвящённый принципам, методам и правилам классификации. Традиц. методы классификации основаны на выяснении сходства организмов, определении гомологичности их признаков и общности происхождения. Однако возрастающее число признаков, имеющих значение в Т., невозможно иногда учесть прежними методами. В дополнение к ним используют метод т. н. нумерической, или числовой, Т., позволяющей одновременно учитывать большое число разл. признаков. Осн. задача Т. — создание рационального учения о таксономич. категориях (рангах) и их соподчинении (иерархии), к-рое позволит построить естественную классификацию организмов. Т., систематика и классифика-

ция неразрывно связаны между собой, поэтому значение этих терминов часто перекрывается.

● См. лит. при ст. *Систематика*.

ТАКТИ́ЛЬНАЯ ЧУВСТВИ́ТЕЛЬНОСТЬ (от лат. tactilis — осязаемый, от tango — трогаю, касаюсь), ощущение, возникающее при действии на кожную поверхность разл. механич. раздражителей; разновидность осязания. Тактильные рецепторы расположены на поверхности кожи и нек-рых слизистых оболочек (полости рта, носа). Они представлены свободными нервными окончаниями, нервными сплетениями вокруг волосяных фолликулов, а также специализир. структурами типа телец Пачини, Мейснера, дисков Меркеля и др., к-рые являются быстро адаптирующимися рецепторами и возбуждаются при прикосновении и вибрации. Ощущение давления возникает при возбуждении медленно адаптирующихся рецепторов (типа свободных нервных окончаний). У человека наиб. высока Т. ч. кончиков пальцев, губ, носа, языка; наименьшая Т. ч. характерна для спины, подошвы стопы, живота.

ТАЛА́МУС (от греч. thálamos — комната, покой, опочивальня), зрительные бугры, наиб. молодая центр. часть промежуточного мозга, развитие к-рой тесно связано с формированием коры больших полушарий головного мозга. Расположен между средним мозгом и корой больших полушарий (прикрыт ими). Впервые появляется у костистых рыб. В составе Т. выделяют специфич., ассоциативные и неспецифич. ядра. Специфич. ядра — важнейшие переключат. структуры соматич. и висцеральных систем, ассоциативные — проецируются на эволюционно самые молодые корковые формации (лобные и теменные), неспецифич. ядра — диффузно на обширные корковые зоны, повышают возбудимость корковых нейронов и способность к ответам на поступающие импульсы. У низших позвоночных Т. обеспечивает осуществление всех рефлексов.

ТАЛАССОФИ́Т (от греч. thálassa — море и *...фит*), древнейший этап эволюции растит. покрова Земли, характеризуемый господством водорослей; о наземном растит. мире этого времени сведений нет. Включает докембрий, кембрий и ордовик. В силуре появляются высшие растения и, видимо, начинается заселение ими суши, а с ним переход к след. этапу — палеофиту.

ТАЛЛО́М (от греч. thallós — молодая ветка, росток, побег), слоевище, вегетативное тело водорослей, слизевиков, грибов, лишайников, нек-рых моховидных, не дифференцированное на органы (стебель, лист, корень) и не имеющее настоящих тканей. Т. у низших растений может быть в виде подвижной или неподвижной клетки, одетой оболочкой (водоросли), колонии из 4 и более (до 60 000) клеток простых или разветвлённых нитей, пластинок или сложно устроенных и морфологически дифференцир. образований, напоминающих высшие растения (бурые, красные, харовые водоросли). У слизевиков имеет вид слизистой, не одетой оболочкой плазмодиальной массы или одиночных миксамёб. У грибов варьируют от одноклеточного до хорошо развитого септированного мицелия, у лишайников — от мало развитых корковых до листоватых и кустистых форм, часто сложно морфологически дифференцированных. У высших споровых растений в виде типичных Т. развиваются заростки. Эволюция Т. шла от форм простых — одноклеточных жгутиковых или амёбоидальных клеток — через нитчатые, пластинчатые формы к сложно дифференцированным.

ТАНА́ГРОВЫЕ (Thraupidae), семейство певчих воробьиных. Иногда Т. как подсемейство включают в сем. овсянковых. Дл. 7,5—30 см. Клюв конический. Оперение обычно очень яркое. 73 рода, 236 видов, в Сев. Америке (кроме Крайнего С.) и в Юж. Америке (исключая юж. безлесную часть), большинство в тропиках. Древесные птицы, обитают в лесах и зарослях кустарников. Многие поют, имитируя голоса др. птиц. Гнёзда на деревьях, кустах, в полудуплах или береговых обрывах, обычно открытые, реже крытые с боковым входом. В кладке 1—5 яиц. Насиживает только самка. Питаются насекомыми, цветами, плодами. 3 вида в Красной книге МСОП.

ТАНАИДА́ЦЕИ, клешненосные ослики (Tanaidacea), отряд высших раков. Дл. обычно от 1,5 до 5 мм, иногда до 37 мм. Конечности 2-го грудного сегмента самые крупные, снабжены клешнями (отсюда второе назв.). 6 свободных грудных сегментов обычно с одноветвистыми ходильными ногами, 5 (реже 2—4) свободных брюшных сегментов несут обычно двуветвистые ножки, служащие для плавания, а 6-й сливается с тельсоном, образуя т. н. плеотельсон. Св. 500 видов, большинство морские, встречаются от приливно-отливной зоны до предельных океанич. глубин. Есть гермафродитные виды. Яйца развиваются в выводковой сумке. Развитие прямое. Питаются детритом, мелкими животными, нек-рые — фильтраторы. Т.— пища мн. животных.

ТАННИ́НЫ, танниды, группа фенольных соединений растений. По хим. строению — сложные эфиры фенолкарбоновых к-т (напр., галловой) с многоатомными спиртами (напр., глюкозой), конденсированные фенолы и др.; обычно к Т. относят все встречающиеся в растениях фенольные соединения с мол. массой примерно от 500 до 3000, способные образовывать прочные связи с белками, полисахаридами и др. макромолекулами. Содержатся в коре, древесине, листьях и (или) плодах мн. видов растений (у однодомных отсутствуют), в галлах; более характерны для древесных. Накапливаются также в вакуолях растений, способных к тигмонастиям (мимоза). Подавляют рост мн. патогенных для растений микроорганизмов, защищают растения от поедания животными (антифиданты). Свойства Т. осаждать (свёртывать) белки лежит в основе их дубящего действия (франц. tanner — дубить кожу, отсюда назв.).

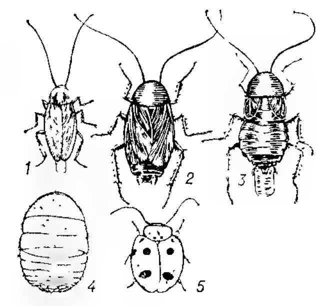
ТАПЕ́ТУМ (новолат. tapetum, от греч. tápēs — ковёр, покрывало), у высших растений — внутренний, выстилающий слой клеток в спорангиях и пыльниках. Клетки Т. одно-, дву- и многоядерные, содержат вещества, необходимые для развивающихся спороцитов и спор, а у семенных растений — для пыльцевых зёрен. Вырабатывают также мономеры спорополленина, идущего на построение спородермы.

У животных Т., или зеркальце,— блестящий слой, позади сетчатки глаза (в пигментном слое или в сосудистой оболочке). Отражает на фоторецепторы сетчатки непоглощённые световые лучи, поддерживая тем самым её в состоянии возбуждения и повышая чувствительность при слабой освещённости. Т. из пигментного эпителия присущ нек-рым моллюскам, кольчатым червям и членистоногим. Т. из кристаллов гуанина развит у мн. рыб и у нек-рых пресмыкающихся (крокодилы). Т. из эластичных волокон или эндотелиальных клеток свойствен мн. млекопитающим, особенно хищным (обусловливает т. н. свечение глаз в почти полной темноте, напр. у кошки), и нек-рым приматам; у человека встречается как атавизм.

ТАПИ́РОВЫЕ (Tapiridae), семейство непарнокопытных. Дл. тела 180—200 см, выс. 75—120 см, масса 180—300 кг. Внешне неуклюжие, но подвижные животные. Туловище массивное. Ноги короткие; на передних ногах по 4, на задних — по 3 пальца; средний, третий палец самый большой. Морда заканчивается небольшим хоботком. Кожа толстая, с короткими тёмно-бурыми волосами. 5 вымерших и 1 совр. род с 4 видами, обитающими в Центр. и Юж. Америке и в Юго-Вост. Азии (Бирма, Таиланд, п-ов Малакка, о. Суматра). Населяют сырые болотистые леса, лишь горный тапир (*Tapirus pinchaque*) распространён в Андах на выс. до 4000 м. Ведут одиночный образ жизни. Беременность 390—400 сут; детёнышей 1, редко 2. Продолжительность жизни ок. 30 лет. Объект охоты; используется мясо и шкура. В неволе легко приручаются. Горный тапир, центральноамериканский (*T. bairdi*) и чепрачный (*T. indicus*) тапиры под угрозой исчезновения, в Красной книге МСОП. См. рис. 6 при ст. *Непарнокопытные*.

ТАР (*Hemitragus jemlachicus*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела до 170 см, выс. в холке до 100 см. Сочетает признаки козлов и баранов. Рога у самцов и самок серповидные, дл. до 43 см. Шерсть густая, на шее и груди подвес из длинных волос. На Ю.-В. Аравийского п-ова, в Гималаях, на Ю.-З. п-ова Индостан. Типично скальное животное. Аравийский и индийский Т., иногда выделяемые в самостоят. виды,— в Красной книге МСОП.

ТАРАКА́НОВЫЕ (Blattoptera, или Blattodea), отряд насекомых. Известны с карбона. Дл. от 4 до 95 мм. Голова частично скрыта под переднеспинкой. Усики длинные, щетинковидные, многочлениковые. Ротовой аппарат грызущий. Надкрылья более плотные, чем крылья, с явственным жилкованием; крылья перепончатые. У ряда видов надкрылья и крылья отсутствуют. Ноги бегательные. У самцов брюшко часто с пахучими железами. Превращение неполное. Ок. 3600 (по др. данным, св. 4000) видов, преимущественно в тропиках и субтропиках.



Таракановые: *1* — прусак (самка с оотекой); *2*, *3* — чёрный таракан (соответственно самец и самка с оотекой); *4* — техасский муравьелюб (*Attaphila fungicola*), живущий в гнёздах муравьёв-листорезов; *5* — филиппинский таракан (*Prosoplecta semperi*).

В СССР — 55 видов, в т. ч. широко распространённый лапландский таракан (*Ectobius lapponicus*). Т. преим. ночные, скрытоживущие насекомые. Обитают в растит. подстилке, под камнями, в трещинах почв. Яйца откладывают в особых капсулах — оотеках. Развиваются от 3—4 мес до 3—4 лет. Всеядные. Синантропные виды развезены по всему миру, живут в жилищах человека, напр. рыжий таракан, или прусак (*Blattella germanica*), и чёрный таракан (*Blatta orientalis*). Могут повреждать пищ. запасы, кожаные изделия, переплёты книг, комнатные и тепличные растения; нек-рые — переносчики возбудителей ряда заболеваний (напр., дизентерии) и яиц гельминтов. Реликтовый лесной таракан (*Cryptocercus relictus*), обитающий на Ю. Приморского кр., в Красной книге СССР.

● Бей-Биенко Г. Я., Насекомые тараканoвые, М.—Л., 1950 (Фауна СССР. Нов. сер., № 40).

ТАРА́НТУЛЫ, несколько видов крупных ядовитых пауков рода *Lycosa* сем. пауков-волков (Lycosidae). Распространены в пустынях, полупустынях и степях юга Европ. части СССР, Кавказа, Казахстана и Ср. Азии, по долинам рек, местами проникают в лесную зону. Наиб. известен южнорусский Т. (*L. singoriensis*), дл. до 35 мм; живёт в вертикальных норах глуб. до 60 см. Ночью вылезает для охоты за насекомыми. Размножение в конце лета; яйца откладывает в паутинный кокон, охраняемый самкой. Молодые Т. нек-рое время после вылупления находятся на спине матери. Укус Т. по болезненности напоминает ужаление осы; в отд. случаях наблюдаются тяжёлые симптомы отравления. См. рис. 11 при ст. *Паукообразные*.

ТАРА́НЬ (*Rutilus rutilus heckeli*), подвид обыкновенной плотвы. Дл. до 50 см (обычно меньше), масса до 1 кг. Полупроходная стайная рыба. Обитает в опреснённых участках Чёрного и Азовского морей. На нерест и на зимовку идёт в низовья рек. Половая зрелость на 4-м году жизни. Нерест с конца марта по май. Клейкую икру откладывает на растения. Плодовитость 6—200 тыс. икринок. После нереста скатывается в море, где питается моллюсками и ракообразными. Объект промысла. Численность сократилась вследствие перелова.

ТАРБАГА́Н, монгольский сурок (*Marmota sibirica*), млекопитающее рода сурков. Дл. тела до 60 см, хвоста до 11 см. Обитают в горных и равнинных степях Забайкалья, Тувы, МНР (кроме юж. р-нов), а также в Сев.-Вост. Китае; в горах — до выс. 3800 м. В зимнюю спячку залегают иногда более 10 зверьков в одной камере. Раз в год рождают обычно 4—5 детёнышей. Важный объект пушного промысла в МНР. Осн. носитель возбудителя чумы. В СССР численность низкая.

ТАРБАГА́НЧИК, земляной зайчик (*Alactagulus pygmaeus*), млекопитающее сем. тушканчиковых. Единств. вид рода. Дл. тела до 12 см, хвоста до 18 см. В глинистых и щебнистых пустынях и полупустынях Вост. Предкавказья, Ниж. Поволжья, Казахстана, Ср. Азии, в сев. части Центр. Азии. Роет неглубокие, но длинные норы, забивая начало осн. хода и оставляя запасной выход, почти доведённый до поверхности. 2 раза в год рождает 2—6 детёнышей. Второстепенный носитель возбудителя чумы.

ТА́РО (*Colocasia esculenta*), многолетнее (в культуре однолетнее) травянистое растение сем. аронниковых. На концах корневищ образуются клубни весом до 4 кг. Выращивают как пищ. и технич. растение, преим. во влажных тропиках и субтропиках Вост. полушария. Т.— популярный пищ. продукт Океании. Культивировалось в Др. Египте и Индии.

ТАРПА́Н, дикая лошадь (*Equus gmelini*), млекопитающее рода лошадей. Выс. в холке до 136 см. Окраска тела серая, с тёмной полосой вдоль хребта; грива чёрная стоячая. В историч. время был распространён в степи и лесостепи Европы (примерно до 55° с. ш.) и в Зап. Казахстане. В природе последняя особь южнорусского степного Т. (*E. g. gmelini*) убита недалеко от Аскании-Нова в 1879, в неволе жеребец дожил до 1918. Лесной Т. (*E. g. silvaticus*) населял Центр. Европу, Польшу, в СССР — Белоруссию и Литву; был истреблён в Центр. Европе в средневековье, а на В. ареала— в 16—18 вв.; последний убит в 1814 на терр. совр. Калининградской обл. Т.— родоначальник домашней лошади; одомашнен 5—6 тыс. лет назад. См. рис. 4 при ст. *Непарнокопытные*.

ТАРПОНООБРА́ЗНЫЕ (Elopiformes), отряд костистых рыб. Известны с юры, достигли расцвета в мелу, ныне немногочисленны. Дл. от 40 до 2,4 м, масса до 150 кг. Сохраняют мн. архаичные особенности морфологии: артериальный конус, на голове снизу югулярные (подбородочные) пластинки, много (до 36) лучей жаберной перепонки. Открытопузырные. Плавники без колючек. Спинной плавник один. Чешуя циклоидная, иногда очень крупная. 4 сем., 5 родов, 12 видов. Мн. обитают в прибрежных мор. водах тропич. зоны. Атлантический тарпон (*Megalops atlanticus*) заходит в реки. Живёт до 9—15 лет. Плодовитость до 12 млн. икринок. Крупные Т.— объект спортивного лова.

ТАРТАРИ́ДЫ, схизопельтидии (Tartarides, Schizopeltidia), отряд паукообразных. Дл. 2—7 мм. Тело удлинённое. От головогрудного щита отделены 5-й и 6-й тергиты. Брюшко веретеновидное. Хелицеры клешневидные. Педипальпы с когтевидно изогнутым последним члеником. Передние ноги выполняют функцию органа обоняния. Дыхание лёгочное. Осеменение сперматофорами, наружно-внутреннее. Ок. 35 видов. Тропич. влаголюбивые формы, обитают в почве, растит. остатках, под камнями. Питаются мелкими насекомыми и др. беспозвоночными. Самка откладывает яйца в земляной камере и находится там до вылупления молоди. См. рис. 4 при ст. *Паукообразные*.

ТАУРИ́Н, $H_2NCH_2CH_2SO_3H$, аминосульфоновая кислота. В свободном состоянии содержится в разл. тканях нек-рых животных. Высокая концентрация Т. отмечается в сердце, мышцах и сетчатке вследствие способностей этих тканей к эндогенному синтезу Т. или его накоплению в результате активности специфич. транспортной системы. Производные Т., напр. таурохолевая к-та, входят в состав жёлчи млекопитающих. Т. в организме образуется из цистеина; выводится с мочой.

ТАУРОХО́ЛЕВАЯ КИСЛОТА́, продукт соединения холевой к-ты с таурином. Образуется в печени и выделяется с жёлчью в кишечник. Способствует эмульгированию, всасыванию и перевариванию жиров.

ТАУ-САГЫ́З (*Scorzonera tau-saghyz*), вид полукустарников из рода козелец. Эндемик Ср. Азии, где растёт на Зап. Тянь-Шане и на Памиро-Алае. В подземных стеблях и корнях содержится каучук. В Красной книге СССР.

ТА́ФА (*Phascogale tapotafa*), млекопитающее сем. хищных сумчатых. Дл. тела 16—22 см, хвоста 16—23 см. Морда удлинённая, заострённая. Уши крупные, голые. Выводковая сумка почти не развита. Распространена в лесах Австралии. В осн. древесное животное. Питается преим. мелкими позвоночными.

ТАФОНО́МИЯ (от греч. táphos — могила и nómos — закон), раздел палеонтологии, исследующий закономерности процесса захоронения организмов и образования местонахождений их ископаемых остатков. Тафономич. исследования важны для реконструкции образа жизни вымерших организмов, экосистем и ландшафтов геол. прошлого. Основы Т. разработаны в трудах И. А. Ефремова.

● Ефремов И. А., Тафономия и геологическая летопись, кн. 1, М.—Л., 1950 (Тр. Палеонтологического института АН СССР, т. 24); Янин Б. Т., Основы тафономии, М., 1983.

ТАХИ́НЫ (Tachinidae), семейство круглошовных короткоусых. Дл. 3—20 мм. Св. 5000 видов, распространены широко. В СССР — ок. 1000 видов. Мухи питаются нектаром цветков, медвяной росой. Личинки — внутр. паразиты др. насекомых и многоножек. Самки одних Т. (роды *Exorista*, *Phryxe*, *Phasia* и др.) откладывают яйцо на тело хозяина, а других (роды *Dexia*, *Tachina* и др.) — вблизи хозяина, и личинка активно находит хозяина или насекомое-хозяин заглатывает яйцо вместе с пищей (*Gonia* и др.). Личинки развиваются у разных видов от 3 сут до 3 нед, куколки — от 8 сут до 6 нед. Окукливание — в пустой личиночной шкурке, коконе хозяина или в почве. Зимуют личинки, куколки в пупариях или готовые к вылуплению из них мухи. Большинство Т. полезны как первичные паразиты насекомых, повреждающих с.-х. и лесные культуры.

● Зимин Л. С., Коломиец Н. Г., Паразитические двукрылые фауны СССР (Diptera, Tachinidae). Определитель, Новосиб., 1984.

ТАХИТЕЛИ́Я (от греч. tachýs — быстрый и télos — завершение, результат, цель), ускоренный темп эволюции, обычно характерный для сравнительно короткого периода эволюции той или иной группы организмов. В среднем формирование нового семейства, напр. в классе млекопитающих, осуществлялось в течение десятков млн. лет, однако в нек-рых группах (напр., грызуны, копытные) этот процесс мог протекать за неск. млн. лет. Т. часто связана с переходом группы в новую адаптивную зону и обычно быстро сменяется *брадителией* или *горотелией*. Термин «Т.» введён в 1944 Дж. Г. Симпсоном.

ТЕ́ЙИДЫ (Teiidae), семейство ящериц. Дл. обычно 30—35 см, у нек-рых до 1,2 м. Форма и окраска тела разнообразные. Голова покрыта крупными, симметрично расположенными роговыми щитками. Конечности у большинства хорошо развиты, у нек-рых в той или иной степени редуцированы. Ок. 40 родов, ок. 230 видов, в Юж. Америке, нек-рые — на юге Сев. Америки. Ведут наземный, полудревесный или роющий образ жизни. Питаются мелкими млекопитающими, птицами и их яйцами, земноводными, беспозвоночными, плодами растений. Яйцекладущие. В кладке от 4—6 до 20—30 яиц. Мясо крупных Т. употребляется в пищу (по вкусу напоминает куриное).

ТЕЙЛЕРИ́ИДЫ (Theileriidae), семейство пироплазмид. Размеры 2—4 мкм. 1 род: тейлерии (*Theileria*), ок. 40 видов.

Кровепаразиты лошадей, кр. рог. скота, овец, коз, оленей. Распространены во мн. странах Зап. Европы, Азии, Африки; в СССР — в республиках Ср. Азии, в Казахстане и на Кавказе. Стадии множественного деления развиваются в клетках ретикулоэндотелиальной системы, в эритроцитах позвоночного хозяина Т. размножаются бинарным делением. От поколения к поколению переносчиков — иксодовых клещей — передаются трансфазно. Вызывают тяжёлые заболевания — тейлериозы.

ТЕ́КА (от греч. thḗkē — ящик, хранилище, вместилище), оболочка разл. природы у растений и животных: 1) створка панциря диатомовых водорослей; 2) покров у динофитовых водорослей, состоящий из пластинок; 3) вместилище спор (у моховидных); 4) половина пыльника (у покрытосеменных); 5) раковина у нек-рых амёб (отсюда назв. отр. Thecamoebina); 6) хитиноидная оболочка у гидроидных полипов (отсюда деление на подотряды Thecaphora — Athecata); 7) известковый валик вокруг ниж. части тела кораллового полипа; 8) соединительнотканная оболочка яйцевых фолликулов (граафовых пузырьков) у позвоночных животных (theca folliculi); 9) ячейка для зуба (альвеола).

ТЕКАФО́РЫ (Thecaphora), подотряд лептолид (по др. системе, отряд гидроидных). Морские гидроидные полипы и медузы. Полипы размножаются почкованием, образуя кустистые или древовидные колонии, на к-рых выпочковываются отрывающиеся или остающиеся прикреплёнными раздельнополые медузы. Эктодермальный эпителий колонии выделяет хитиноидную оболочку — т е к у, к-рая в виде воротничка или чехлика (гидротеки) защищает каждого гидранта.

ТЕКОДО́НТЫ (Thecodontia), отряд вымерших пресмыкающихся подкласса архозавров. Известны из поздней перми — триаса Евразии, Африки, Сев. и Юж. Америки, Австралии. Дл. от 15 см до 6 м. Объединяет наиб. примитивных ящерице- и крокодилообразных архозавров. Для них характерны текодонтные (расположенные в альвеолах зубы, отсюда назв. Т. я ч е и с т о з у б ы е). Конечности пятипалые, нек-рые Т. передвигались на 2 ногах. Наземные и водные хищники. 2 подотр.: псевдозухии и фитозавры (Phytosauria), ок. 200 видов. От псевдозухий произошли остальные архозавры — наземные (динозавры), воздушные (птерозавры), водные (крокодилы).

ТЕЛЕЙТОСПО́РЫ (от греч. teleutḗ — конец и *споры*), один из видов спор (б. ч. зимующих) у ржавчинных грибов. Могут быть одно- и многоклеточные, одиночные, свободные и сросшиеся. После периода покоя прорастают, образуя фрагмобазидию (см. *Базидии*) с базидиоспорами. Строение Т.— систематич. признак ржавчинных грибов. Т. иногда наз. также споры головнёвых грибов.

ТЕЛЕНО́МУСЫ (*Telenomus*), род насекомых из надсем. проктотрупоидных наездников. Паразиты яиц (яйцееды), обычно бабочек, в т. ч. сибирского и кольчатого коконопрядов; хорошо известен, напр., стройный Т. (*T. gracilis*). Характерно поведение самки (форезия): прикрепившись к бабочке, она переносится ею к месту откладки яиц. Известны яйцееды клопов, в т. ч. вредной черепашки (большинство этих яйцеедов выделяют в род *Asolcus*). См. рис. 4 в табл. 25.

ТЕЛЕОЛО́ГИЯ (от греч. télos, род. падеж téleos — цель, результат, завершение и . . . *логия*), идеалистич. учение об изначальной целесообразности в природе, приписывание внутр. цели развитию живой природы. Телеологич. представления впервые высказаны Аристотелем, к-рый носителем изначальной целесообразности считал особую нематериальную субстанцию — энтелехию. Впоследствии присутствием подобной субстанции (жизненная сила, целенаправленность) объясняли качеств. специфику живого, органич. целесообразность, направленность эволюц. преобразований (витализм, ламаркизм и др. идеалистич. концепции эволюции). Учение Ч. Дарвина объяснило происхождение органич. целесообразности, являющейся результатом эволюции под контролем естеств. отбора. К. Маркс отмечал антителеологич. направленность осн. труда Дарвина, к-рым был нанесён смертельный удар «„телеологии" в естествознании» (Маркс и Энгельс, т. 29, с. 475).

Совр. биология, опираясь на материалистич. дарвиновское понимание целесообразности, однонременно подчёркивает её относительность, а также сложный характер законов, к-рыми определяется соотношение случайного и необходимого в явлениях индивидуальной изменчивости и эволюции организмов.

● Ф р о л о в И. Т., Проблема целесообразности в свете современной науки, М., 1971.

ТЕЛЕРГО́НЫ (от греч. tḗle — вдаль, далеко и érgon — работа, воздействие), вещества, выделяемые животными во внеш. среду и воздействующие на животных того же (феромоны) или другого вида (кайромоны, алломоны).

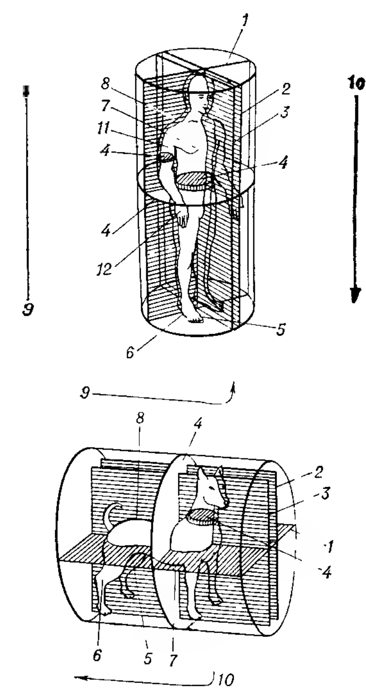
● К и р ш е н б л а т Я. Д., Телергоны — химические средства взаимодействия животных, М., 1974.

ТЕЛИФО́НЫ, с к о р п и о н о п а у к и (Thelyphones, или Uropygi), отряд паукообразных. Дл. до 75 мм. Головогрудь удлинённая, с 8—12 глазами. Полностью расчленённое брюшко заканчивается длинной членистой хвостовой нитью. Хелицеры без клешней. Массивные педипальпы клешневидные. В анальных железах вырабатывается едкая жидкость, выпрыскиваемая в случае опасности. Осеменение сперматофорами, наружно-внутреннее. Яйцекладущие. Ок. 85 видов. Обитатели тропиков и субтропиков. Ночные хищники, поедающие насекомых и др. беспозвоночных. В СССР 1 вид — *Thelyphonus amurensis*, в Приморском кр. См. рис. 2 при ст. *Паукообразные*.

ТЕ́ЛО (corpus). Форма Т. у разных групп организмов весьма разнообразна и характеризуется осями Т., типами его симметрии, метамерии, псевдометамерии и т. д. В основном понятие «Т.» употребляется по отношению к позвоночным, реже к беспозвоночным, растениям, грибам и микроорганизмам. Т. животных обычно свойственны полярность — устойчивое различие между передним (головным) концом и задним (хвостовым), а также градиент, т. е. закономерное количеств. изменение морфологич. или физиол. свойств вдоль продольной его оси от головного конца к хвостовому.

У п о з в о н о ч н ы х Т. подразделяют на стволовую (осевую) и периферич. части. У рыб стволовая часть представлена головой, туловищем и хвостом. У наземных позвоночных дифференцируется также шея (у земноводных внешне не выражена). Периферич. часть Т. включает конечности. Более или менее обособленные части Т., несущие определ. функции, наз. органами. Сложные комплексы координированно работающих органов, совместно выполняющих общую функцию, рассматривают как системы органов.

Положение тех или иных частей Т. принято определять относительно ряда плоскостей. Выделяют п р о д о л ь н ы е плоскости (п а р а с а г и т т а л ь н ы е, в т. ч. среднюю, или медианную, собственно сагиттальную, делящую Т. на правую и левую половины, и ф р о н т а л ь н ы е, расположенные горизонтально) и п о п е р е ч н ы е, разбивающие Т. или его части на ряд поперечных сегментов. Относительно сагиттальных плоскостей принято говорить о л а т е-



Плоскости тела и определяемые ими направления у человека и собаки (схема). *1* - *4* — плоскости: *1* — фронтальная; *2* — сагиттальная; *3* — средняя сагиттальная (медианная); *4* — поперечные. *5—12* — направления: *5* — медиальное; *6* — латеральное; *7* — вентральное; *8* — дорсальное; *9* - краниальное; *10* — каудальное; *11* — проксимальное; *12* — дистальное.

р а л ь н о м (боковом) и м е д и а л ь н о м (ближе к середине) направлениях, относительно фронтальных — о дорсальном (спинном) и в е н т р а л ь н о м (брюшном), относительно поперечных — о к р а н и а л ь н о м (черепном) и к а у д а л ь н о м (хвостовом). Направления по длинным осям свободных конечностей определяются как п р о к с и м а л ь н о е (в сторону туловища) и д и с т а л ь н о е (от туловища). Определённые трудности при создании этой системы терминов вызываются различием в положении Т. животных и человека в пространстве, что не позволяет без оговорок принимать такие термины, как «верхний» и «нижний», «передний» и «задний».

Т. наз. также гл. часть органа, напр. Т. матки.

ТЕЛОБЛА́СТЫ (от греч. télos — конец и . . . *бласт*), две или неск. клеток зародыша у первичноротых животных, расположенные между эктодермой и энтодермой по бокам бластопора. В результате делений Т., оставаясь на заднем конце тела зародыша, отделяют от себя

мелкие клетки, образующие мезодерму. Отсюда назв. одного из способов образования мезодермы — телобластический. См. *Гаструляция*.

ТЕЛОДО́НТЫ (Thelodonti, или Coelolepides), подкласс вымерших парноноздревых бесчелюстных. Известны из ордовика — раннего девона Великобритании, Шотландии, Швеции, в СССР — Эстонии (о. Сааремаа), Литвы, сев. части Тиманского кряжа. Т.— первые по времени появления позвоночные; вероятно, исходная группа для всех бесчелюстных. Дл. до 25 см. Тело с расширенной и уплощённой передней частью. Наруж. скелет из отд. кожных зубов; глаза у переднего края головы. Парных плавников нет, есть анальный или спинной; хвост гетероцеркальный. Придонные животные. 3 отряда. Изучение Т. позволяет уточнить филогенетич. связи древнейших групп позвоночных и эволюцию их кожного экзоскелета.

ТЕ́ЛОЛЕЦИТАЛЬНЫЕ Я́ЙЦА (от греч. télos — конец и lékithos — желток), яйца с неравномерным распределением желтка (осн. масса его сконцентрирована в вегетативном полушарии, а ядро располагается ближе к анимальному полюсу). К Т. я. относятся мезо- и полилецитальные яйца. В первом случае дробление полное (голобластич. яйца), во втором — частичное (меробластич. яйца). Т. я. имеют головоногие моллюски, круглоротые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, низшие млекопитающие. См. рис. при ст. *Дробление*.

ТЕЛО́М (от греч. télos — конец), концевой цилиндрич. участок тела первых высших растений (риниофитов). Иногда Т. считают все участки тела, включающие как концевые, так и соединяющие (иначе наз. мезомы). Т. обладали проводящей системой (гаплостелой), подразделялись на спороносные (спорангии) и вегетативные (филлоиды) (однако нек-рые авторы считают их первично спороносными). На стелющихся подземных корневищеподобных Т. (А. Л. Тахтаджян наз. их ризомоидами) развивались ризоиды. См. также *Теломная теория*.

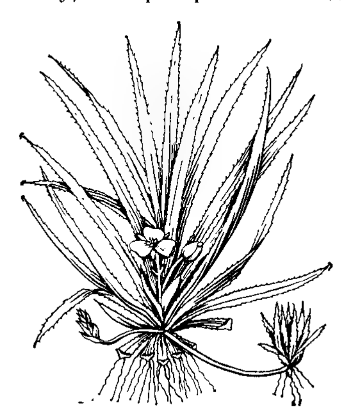
ТЕЛОМЕ́РА (от греч. télos — конец и méros — часть, доля), концевой участок хромосомы, нередко обогащённый структурным гетерохроматином. Предохраняет концы хромосом от слипания и тем самым способствует сохранению целостности хромосом.

ТЕЛО́МНАЯ ТЕО́РИЯ, учение об общем происхождении и независимом развитии всех органов высших растений из теломов. Согласно Т. т. (создана В. Циммерманом, 1930, 1965), к-рой придерживается большинство совр. ботаников, высшие растения с наст. корнями и побегами происходят от риниофитов, тело к-рых было представлено системой дихотомич. ветвящихся простых цилиндрич. осевых органов — теломов и мезомов. В ходе эволюции в результате перевершинивания, уплощения, срастания и редукции теломов возникли все органы высших растений. Листья папоротниковидных (вайи) и семенных растений (макрофильная линия эволюции) возникли из уплощённых и сросшихся между собой систем теломов («плосковетки»); стебли — благодаря боковому срастанию теломов; корни — из систем подземных теломов (ризомоидов). Осн. части цветка — тычинки и пестики — возникли из спороносных теломов и эволюционировали независимо от вегетативных листьев.

● Тахтаджян А. Л., Теломная теория и «новая морфология», «Бот. журн.», 1952, т. 37, № 5; Первухина Н. В., Теломная теория и ее роль в развитии взглядов на цветок покрытосеменных, «Бот. журнал», 1955, т. 40, № 6.

ТЕЛОМОРФО́З (от греч. télos — конец и morphé — форма, вид), направление эволюции в сторону узкой («конечной») специализации. Т. связан с развитием у организмов приспособлений к существованию в узкой адаптивной зоне, напр. мн. паразитич. организмы, двоякодышащие рыбы в периодически высыхающих водоёмах, кроты в земле. Автор термина «Т.»— И. И. Шмальгаузен (1939).

ТЕЛОРЕ́З (*Stratiotes*), род многолетних трав сем. водокрасовых. 1 вид — Т. алоэвидный, или обыкновенный (*S. aloides*), двудомное водное растение с наполовину погружёнными розетками жёстких линейно-ланцетных листьев с пильчатыми краями, о к рые легко порезаться (отсюда назв.). Цветки однополые, белые, довольно крупные. Опыляется насекомыми. Цветёт в середине лета. Размножается преим. вегетативно многочисл. длинными побегами, несущими на конце крупную почку, из к-рой развивается дочерняя особь. Распространён в Евразии, в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Зап. Сибири и Ср. Азии (оз. Зайсан). Растёт в пресных стоячих и медленно текущих водах; нередко образует заросли, приводящие к обмелению водоёмов.

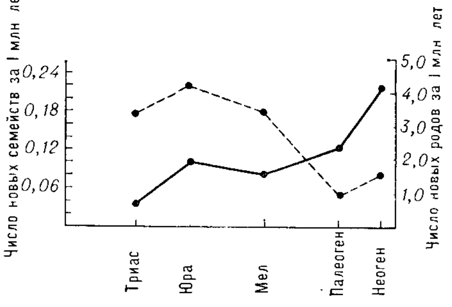


Телорез алоэвидный.

ТЕМНОЦЕФА́ЛЫ (Temnocephalida), отряд ресничных червей (по др. системе, класс плоских червей). Дл. от 0,8 до 14 мм. Тело слегка уплощённое, с неск. парными щупальцами и задней прикрепит. присоской с клейкими железами. Покровы без ресничек. Наруж. комменсалы тропич. пресноводных ракообразных, моллюсков, водных черепах. Яйца откладывают на поверхность тела хозяина. Ок. 50 видов, преим. в Юж. полушарии.

ТЕМПЕРАТУ́РА ТЕ́ЛА, интегральный показатель теплового баланса организма, отражающий соотношение его теплопродукции и теплообмена с окружающей средой. У пойкилотермных животных Т. т. меняется в зависимости от темп-ры среды обитания. У гомойотермных животных Т. т. поддерживается на относительно постоянном уровне (ок. 38 °С у плацентарных млекопитающих и в пределах 40—42°С у птиц) механизмами терморегуляции, определяющими интенсивность теплопродукции и теплоотдачи. Суточные колебания Т. т. (в пределах 0,5—2 °С) зависят от образа жизни (при покое и сне Т. т. понижается, при мышечной активности — повышается).

ТЕ́МПЫ ЭВОЛЮ́ЦИИ, скорость эволюц. процесса. Т. э. можно определять либо по скорости изменения отд. органов или структур у представителей данного таксона в ряду поколений, либо по частоте возникновения новых видов, родов, семейств и др. систематич. групп. В первом случае Т. э. измеряются изменением средних характеристик признаков за единицу времени (один дарвин — изменение среднего значения признака на 1% за 1 тысячу лет); во втором — числом поколений, необходимым для возникновения новой формы, или числом лет (обычно в млн.), или числом новых систематич. групп, возникших за единицу времени. Большее значение в эволюции имеет не абс. астрономич. время, а число поколений. Т. э. могут варьировать в разных группах организмов в широких пределах (см. *Брадителия*, *Горотелия*, *Тахителия*). С 60—70-х гг. 20 в. для изучения Т. э. используют биохимич. методы, основанные, напр., на сравнении наборов аминокислотных остатков в молекулах важнейших белков (цитохромов, гемоглобинов и др.) у совр. форм организмов и позволяющие оценить их биохимич. дивергенцию.



Темпы эволюции новых семейств (пунктирная линия) и родов (сплошная линия) шестилучевых кораллов (Scleractinia).

● Симпсон Дж. Г., Темпы и формы эволюции, пер. с англ., М., 1948; Буко А., Эволюция и темпы вымирания, пер. с англ., М., 1979.

ТЕНЕВЫНО́СЛИВЫЕ РАСТЕ́НИЯ, сциофиты, растения, выносящие нек-рое затенение, но хорошо развивающиеся и на прямом солнечном свету. Листья Т. р.— со слабо дифференцированной столбчатой и губчатой паренхимой; клетки с небольшим числом хлоропластов и относительно невысокой интенсивностью фотосинтеза. К Т. р. относятся гл. обр. древесные, многие травянистые, тепличные и др. Ср. *Светолюбивые растения*.

ТЕНЕЛЮ́БЫ (Melandryidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. до 20 мм. Голова втянута в грудь. Ок. 500 видов, преим. в Сев. полушарии, в СССР — до 80 видов. Жуки обитают в мёртвой древесине, грибах. Наиб. обычны чёрный Т. (*Melandrya dubia*) и бородатый Т. (*Serropalpus barbatus*), дл. 3—18 мм, в лесной полосе. См. рис. 55 в табл. 28.

ТЕНРЕ́КОВЫЕ, щетинистые ежи (Tenrecidae), семейство насекомоядных. Известны с миоцена (Африка) и плейстоцена (о. Мадагаскар). Большинство представителей, по-видимому, с мела — островные формы и весьма специализированы. Дл. тела 4—39 см, хвоста 1—22 см. На передних конечностях 4 или 5, на задних 5 пальцев. Волосяной покров мягкий, грубый, щетинистый или состоит из игол. Мочеполовое и анальное отверстия открываются в клоаку. 11 совр.

родов, 31 вид; иногда выдровых землероек выделяют в отд. семейство. Распространены на Мадагаскаре, Коморских о-вах, в Зап. и Центр. Африке. Акклиматизированы на нек-рых о-вах Индийского ок. Образ жизни нек-рых видов полуводный. В засушливый сезон часть Т.

Полосатый тенрек *(Hemicentetes semispinosus)*.

впадает в спячку. В помёте до 16 детёнышей. Мясо крупных Т. местные жители употребляют в пищу.

ТЕНТАКУЛИ́ТЫ (Tentaculita), класс вымерших моллюсков. 4 отряда. Были широко распространены в силурийском и девонском периодах. Дл. до 70 мм. Раковина коническая, открытая на широком конце, гладкая или кольчатая; у нек-рых групп разделена поперечными перегородками на камеры, из к-рых передняя — жилая — самая большая. Жили в море, по-видимому, придонные и пелагич. формы. Руководящие ископаемые. См. рис. 2 при ст. *Моллюски*, рис. 11 в табл. 3А.

ТЕОБРО́МА (*Theobroma*), род растений сем. стеркулиевых. Небольшие вечнозелёные деревья с цельными листьями. Цветки мелкие, 5-членные, обоеполые, в соцветиях, расположенных на поверхности ствола и крупных ветвей (каулифлория). Плоды с многочисл. семенами, погружёнными в мякоть. Св. 20 видов, во влажнотропич. лесах Центр. и Юж. Америки. У мн. видов мякоть плодов съедобна, из семян получают масло, жмых идёт на приготовление какао и шоколада. Наиб. известно какао, или шоколадное дерево (*T. cacao*), выс. 4—8 м, с жёлтыми или оранжевыми плодами (дл. до 30 см, масса 300—600 г), с 25—50 крупными семенами, содержащими теобромин; культура ацтеков, первыми начавших употреблять напитки какао и шоколад. Этот, а также др. виды (значительно меньше) выращивают в тропиках, гл. обр. в Гане и др. странах Зап. Африки и в Бразилии. См. рис. 1 при ст. *Стеркулиевые*.

ТЕОБРОМИ́Н, алкалоид, содержащийся в бобах какао; производное пурина. Стимулирует сердечную деятельность, расширяет коронарные сосуды, расслабляет мускулатуру бронхов. Оказывает диуретич. действие. В отличие от близкого по строению кофеина вызывает значительно менее выраженное действие на ЦНС. Используется в медицине.

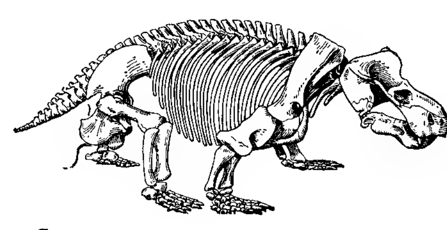
ТЕОФИЛЛИ́Н, алкалоид, содержащийся в листьях чайного куста; производное пурина. По физиол. действию близок к теобромину, отличается от него более сильным мочегонным действием.

ТЕПЛОВА́Я ОДЫ́ШКА, полипноэ, реакция пресмыкающихся и непотеющих гомойотермных животных на перегревание, проявляющаяся в виде учащённого дыхания и направленная на увеличение теплоотдачи за счёт испарения воды с поверхности верх. дыхат. путей и ротовой полости. Отчётливо выражена у наземных хищников, отсутствует у приматов (в т. ч. у человека) и непарнокопытных.

ТЕПЛООТДА́ЧА, переход образующейся в процессе тканевого энергообмена теплоты из организма животных в окружающую среду. Т. осуществляется путём излучения (радиационная Т.), конвекции, проведения и испарения воды. У гомойотермных животных Т. регулируется механизмами физич. терморегуляции: ограничение Т. достигается уменьшением кожного кровотока и пилоэрекцией (поднятие волос и перьев), увеличение — усилением кровотока в коже и потоотделением или тепловой одышкой у непотеющих животных. Т. контролируется ЦНС. Центр Т. находится в переднем отделе гипоталамуса. Пойкилотермные животные регулируют Т. гл. обр. изменением поведения. См. также *Терморегуляция*.

ТЕПЛОПРОДУ́КЦИЯ, образование теплоты в животном организме вследствие тканевого энергообмена. Т. происходит гл. обр. в результате процессов, связанных с дыханием, пищеварением, работой мышц. Изменение интенсивности метаболич. процессов, идущих с выделением тепла, лежит в основе механизма химич. терморегуляции. У гомойотермных животных в покое ок. 50% всей теплоты образуется в органах брюшной полости (гл. обр. в печени), 20% — в скелетных мышцах, столько же — в ЦНС и ок. 10% — при работе органов дыхания и кровообращения. Т. мелких организмов (на единицу массы тела) выше, чем крупных, что зависит от относительной поверхности тела. При напряжённой мышечной работе Т. может возрастать в 10 раз по сравнению с состоянием покоя. При понижении темп-ры окружающей среды Т. усиливается; образование дополнит. теплоты при этом обеспечивается активностью скелетных мышц в виде терморегуляц. мышечного тонуса и холодовой дрожи. У мелких млекопитающих, зимнеспящих и новорождённых важным источником дополнит. Т. является термогенез в бурой жировой ткани. Т. контролируется ЦНС. Центр Т. расположен в заднем отделе гипоталамуса. См. также *Терморегуляция*.

ТЕРАПСИ́ДЫ (Therapsida), отряд вымерших пресмыкающихся подкласса зверообразных. Известны с поздней перми до средней юры всех материков. Произошли от пеликозавров. Дл. от 10 см до 6 м.



Скелет триасового аномодонта *Kannemeyeria wilsoni* (реконструкция).

Морфологически и экологически разнообразны, обладали нек-рыми признаками млекопитающих. Конечности начали принимать выпрямленное, вертикальное положение. Растительноядные, всеядные и хищники. Подотряды: дейноцефалы, териодонты и аномодонты (Anomodontia); дицинодонтов рассматривают как подотр. или как надсем. аномодонтов. Ок. 450 видов.

ТЕРАТОГЕНЕ́З (от греч. téras, род. падеж tératos — чудовище, урод и ...*генез*), возникновение уродств (уродов) в результате как ненаследств. изменений (разл. нарушения зародышевого развития, вызванные повреждающим действием внеш. факторов — тератогенов), так и наследств. (генетич.) изменений — *мутаций*. Изучение Т. важно для медицины, систематики, селекции, биологии развития. Подробнее см. *Уродства*.

ТЕРАТОЛО́ГИЯ (от греч. téras, род. падеж tératos — чудовище, урод и ...*логия*), наука, изучающая уродства и аномалии развития у растений, животных и человека.

ТЕРАТО́МЫ (от греч. téras, род. падеж tératos — чудовище, урод, уродство и -ōma — окончание в названиях опухолей), в широком смысле то же, что *уродства*, однако Т. принято называть лишь опухолевидные врождённые пороки развития у животных и человека, локализованные преим. в яичниках, семенниках, реже в др. органах. Т. похожи на остатки уродливого плода, состоят обычно из всех типов тканей. Источник Т.— дезорганизованная популяция недифференцированных эмбриональных клеток (в т. ч. возникших из первичных половых клеток), вышедших из-под контроля индукторов, определяющих нормальный ход эмбриогенеза. Доброкачественные Т. подразделяют на незрелые, или эмбриоиды, напоминающие ранние постимплантационные зародыши, и зрелые, или тератоиды, формирующиеся в результате активных гисто- и органогенеза у дезорганизующего эмбриоида и состоящие из дефинитивных тканей и остатков органов. Злокачественные Т., или тератокарциномы, сходны с истинными опухолями и содержат эмбриокарциномные клетки, к-рые будучи источником перевиваемых Т., могут оставаться стволовыми клетками, а также вступать в дифференцировку, формируя разл. дефинитивные клеточные типы. Анализ экспрессии генов полипотентных стволовых клеток тератокарциномы используют при изучении механизмов клеточной дифференцировки как в норме, так и при патологии.

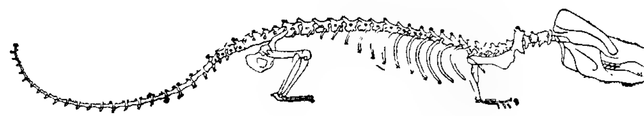
● Опухолевый рост как проблема биологии развития, М., 1979.

ТЕРГИ́Т (от лат. tergum — спина), спинка, спинной щиток члеников (зонитов), у киноринхов, а также спинной склерит сегментов тела у членистоногих. У ракообразных все Т. переднего отдела (просомы) сливаются в один щит — *карапакс*. У крылатых насекомых боковые края Т. изрезаны и образуют неск. выступов, сочленяющих крыло с телом (на границе Т. и *плейритов*). Если Т. опускаются (под действием сокращающихся мышц грудных сегментов), то крылья поднимаются и наоборот.

ТЕРЕСКЕ́Н, терскен (*Ceratoides*), род однодомных невысоких (0,4—1 м) кустарников или полукустарников сем. маревых. Листья, как и однолетние побеги, покрыты звездчатыми волосками. Цветки мелкие, 4-членные, тычиночные, в коротких колосовидных соцветиях, пестичные — в пазухах листьев. 7—8 видов, в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария. В СССР — 3 вида. Т. серый (*C. papposa*) и Т. Эверсмана (*C. ewersmanniana*) характерны для полупустынь и пустынь Ср. Азии. Их корневая система уходит в почву на глуб. св. 1 м. Репродуктивные побеги Т. развиваются на третий год жизни. Иногда наблюдается партикуляция. Т. служит кормом гл. обр. для овец и верблюдов. Т. ленский (*C. lenen-*

sis) — эндемичное, реликтовое растение Юж. Якутии.

ТЕРИОДО́НТЫ, зверозубые (Theriodontia), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. терапсид. Известны с поздней перми до средней юры всех континентов, кроме Австралии. Дл. от 10 см до 3—3,5 м. Как правило, подвижные хищные животные, с сильными челюстями и хорошо развитыми клыками (типичный представитель — иностранцевия). У высших Т. заклыковые зубы становились трёхзубчатыми или многобугорчатыми. Полагают, что в конце перми у Т. наметился переход к теплокровности, а прогрессивные триасовые Т. имели характерные для млекопитающих особенности (вторичное нёбо, диафрагму, возможно, зачаточный волосяной покров); среди них были всеядные и растительноядные формы. 3—6 инфраотрядов (надсемейств), в т. ч. тероцефалы и цинодонты. Цинодонты, являясь соединит. звеном между низшими Т. и млекопитающими, сыграли важную роль в эволюции наземных позвоночных в конце перми и в триасе.



Скелет териодонта *Oligokyphus* (реконструкция).

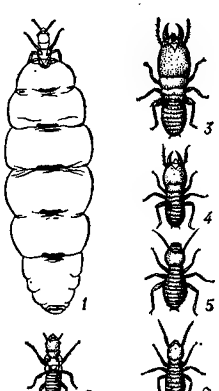
● Татаринов Л. П., Териодонты СССР, М., 1974; его же, Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики, М., 1976.

ТЕРИОЛО́ГИЯ (от греч. thēríon — зверь и ...*логия*), маммалиология, маммалогия, раздел зоологии, изучающий млекопитающих.

● Новиков Г. А., Современное состояние териологии, в кн.: Успехи современной териологии, М., 1977; Териология в СССР, М., 1984.

ТЕРМИНА́ЛЬНЫЙ (от лат. terminalis— заключительный, конечный), пограничный, концевой. Напр., Т. полоска — пограничная полоска зрит. бугра на границе с хвостатым телом; Т. разветвления нерва, или терминали,— конечные разветвления; Т. группа в молекуле биополимера — концевая группа.

ТЕРМИ́ТЫ (Isoptera), отряд насекомых. Близки к таракановым и богомоловым; наиб. примитивная группа среди общественных насекомых. У крылатых особей 2 пары одинаковых перепончатых крыльев, к-рые после роения и спаривания обламываются. Бескрылые особи светлые (отсюда старое неправильное назв. Т.— белые муравьи). Живут семьями в гнёздах, в почве или древесине. Нек-рые виды сооружают надземные гнёзда — термитники. Семья Т. состоит из неск. каст: способные к размножению самка («царица», с гипертрофированными яичниками, дл. до 140 мм) и самец (значительно меньше), бескрылые стерильные, внешне похожие на личинок, рабочие (дл. 2—15 мм, основная наиб. многочисл. часть семьи, заботятся о яйцах и личинках, заготовляют пищу и кормят самку) и солдаты (дл. до 20 мм, наиб. специализир. каста, защищают семью от врагов— муравьёв, др. видов Т.). Ротовые части грызущие, мандибулы крупные, особенно у солдат, к-рые имеют также сложный набор химич. средств защиты. Ок. 2600 видов, преим. в тропиках. В СССР 7 видов, на Ю. Украины, Молдавии, в Закавказье, Ср. Азии, на Д. Востоке. Превращение неполное. Питаются растит. остатками, нек-рые определ. грибами, к-рые культивируют в «грибных садах». В переваривании пищи (клетчатки) большую роль играет кишечная микрофлора. Роющая деятельность Т.— важный фактор почвообразования. Нек-рые виды повреждают деревья, виноградную лозу, разрушают деревянные постройки, ограды и т. д. Особенно опасен южноафриканский всеразрушающий Т. (*Bellicositermes natalensis*). В СССР ощутимый вред наносит туркестанский Т. (*Anacanthotermes turkestanicus*).



Касты термита *Bellicositermes bellicosus*: *1* — матка (самка с гипертрофированным яичником); *2* — самец; *3* — крупный солдат; *4* — мелкий солдат; *5* — крупный рабочий; *6* — мелкий рабочий.

● Жужиков Д. П., Термиты СССР, М., 1979; Прествич Г. Д., Химические средства защиты у термитов, «В мире науки», 1983, № 10.

ТЕРМОДИНА́МИКА БИОЛОГИ́ЧЕСКИХ СИСТЕ́М, раздел биофизики, рассматривающий общие закономерности превращений энергии, их связь с обменом и транспортом веществ, а также проблемы устойчивости и эволюции биол. систем. Положение о том, что биол. системы (БС) должны подчиняться законам термодинамики, было выдвинуто основателями классич. термодинамики в сер. 19 в. Позднее экспериментальное подтверждение применимости 1-го закона термодинамики (закона сохранения энергии) к живым организмам послужило основой для разработки представлений об источниках энергии процессов жизнедеятельности (*Окисление биологическое*, *Фотосинтез*), о взаимосвязи теплообмена с обменом веществ (осн. обмен, расчёты калорийности пищи, энергетич. потребностей организма и т. п.). Использование 2-го закона термодинамики и вытекающих из него следствий, к-рые определяют возможность протекания и направление процессов (в сторону уменьшения свободной энергии и возрастания энтропии системы), оказались весьма плодотворными для понимания и количеств. анализа мн. физико-химич. и биохимич. сторон жизнедеятельности: осмотич. явлений, генерации биопотенциалов и их связи с ионными градиентами, механохимич. процесса (мышечное сокращение), конформационных изменений биополимеров (в т. ч. термодинамика переходов спираль — клубок), биоэнергетич. процессов и т. д. Термодинамич. подход лежал и в основе *хемиосмотической теории*. Уже в рамках классич. термодинамики стало ясно, что фундаментальным свойством БС следует считать сопряжение эндергонических (потребляющих свободную энергию) процессов, к-рые обеспечивают выполнение внеш. и внутр. работы и биосинтез веществ, с экзергоническими, ведущими к освобождению свободной энергии (напр., биол. окисление). Использованное Э. Шрёдингером статистич. истолкование понятия энтропии как меры упорядоченности системы показало, что существование неравновесных БС, поддержание высокого уровня их упорядоченности (низкого уровня энтропии) обеспечивается обменом с внеш. средой, при к-ром происходит понижение энтропии системы за счёт повышения энтропии среды (потребление отрицат. энтропии — «негэнтропии»). Углубление этих представлений обусловлено развитием термодинамики необратимых процессов, идущих в открытых системах, обменивающихся со средой не только энергией, но и веществом. Именно к таким системам принадлежат БС с протекающими в них быстрыми, необратимыми процессами. Доказано существование определённых соотношений между разл. потоками вещества, зарядов, тепла, энтропии и т. п. и движущими их «силами» (такие «обобщённые силы», как химич. и электрохимич. потенциалы, электрич. потенциал, разность осмотич. и гидростатич. давлений). При этом скорость продукции энтропии в открытой системе (вблизи равновесия) минимальна, когда устанавливается стационарное состояние, характеризующееся постоянством скоростей реакций, переноса веществ и энергии. Такие состояния можно рассматривать как первое приближение к описанию гомеостаза БС, хотя оно поддерживается сложной биол. регуляцией. Ещё больший интерес представляет распространение термодинамич. анализа открытых систем на мн. биол. процессы, далёкие от равновесия (нелинейная термодинамика). В модельных физико-химич. системах вдали от равновесия в результате случайных отклонений могут осуществляться переходы системы на новый стационарный уровень с появлением упорядоченных неравновесных динамич. структур, наз. диссипативными (в к-рых происходит рассеивание энергии), в отличие от неравновесных упорядоченных структур типа кристаллов. Анализ таких систем важен для понимания возможных путей возникновения живого из неживого и усложнения биол. организации на первых стадиях биохимич. эволюции. Несмотря на прогресс Т. б. с. в этой области, проблема специфики термодинамич. свойств БС и проблема их эволюции выходят за рамки чистой термодинамики и должны решаться с использованием др. подходов (теория информации и информац. ценности, заключённой в БС, теория автоматов, кинетич. анализ) и опираться на совр. достижения эволюц. теории и физико-химич. биологии.

● Гленсдорф П., Пригожин И., Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуации, пер. с англ., М., 1973; Термодинамика и регуляция биологических процессов. Теория информации, управление в живых системах, проблемы самоорганизации, эволюции и онтогенез, М., 1984.

ТЕРМО́ПСИС (*Thermopsis*), род растений сем. бобовых. Многолетние травы с ползучим корневищем и тройчатыми листьями с крупными прилистниками. Цветки обычно жёлтые, в верхушечных кистях. Ок. 30 видов, на Ю.-В. Европы, в умеренном поясе Азии, на Ю. Сев. Америки. В СССР — св. 10 видов, преим. в степной и полупустынной зонах и в горах. Наиб. распространён Т. ланцетный (*T. lanceolata*) — на Ю.-В. Европ. части, в Ка-

захстане, Зап. и Вост. Сибири. Трудноискоренимый сорняк в посевах пшеницы и др. культур; ядовитое (особенно семена и листья) и лекарств. растение. Как лекарств. растение используют также близкий вид Т. туркестанский (*T. turkestanica*), произрастающий в Тянь-Шане и на Алтае. См. рис. 7 в табл. 20.

ТЕРМОРЕГУЛЯ́ЦИЯ (от греч. thérmē — тепло и лат. regulo — упорядочиваю, регулирую), физиол. функция, обеспечивающая поддержание оптимальной для данного вида темп-ры глубоких областей тела в условиях меняющейся темп-ры окружающей среды. Способность к Т. в значит. мере определяет границы расселения и выживания животных в разл. климатич. условиях и является одним из важнейших механизмов их гомеостаза. Пойкилотермным животным свойственна гл. обр. поведенческая форма Т., или Т., осуществляемая с помощью изменения состояния (спячка, оцепенение, изменение суточной активности и др.). Однако многим из них присуща также способность контролировать и изменять темп-ру тела при постоянных условиях. Напр., благодаря одышке нек-рые ящерицы и крокодилы длит. время сохраняют темп-ру тела на 2—5 °С ниже темп-ры окружающей среды. Нек-рые насекомые (шмели, мн. ночные бабочки и др.) — эндотермы, они способны за счёт предполётной работы летат. мышц повышать темп-ру тела и поддерживать её в полёте. Обществ. насекомые эффективно используют метаболич. тепло для поддержания не только собств. темп-ры, но и темп-ры всего гнезда (групповая Т.). Нек-рые птицы (колибри) и мн. млекопитающие (летучие мыши, мелкие грызуны, сумчатые, однопроходные) — гетеротермы, темп-ра тела у них колеблется в широких пределах на фоне изменений темп-ры окружающей среды. Гомойотермные животные имеют более высокий уровень энергообмена (тахиметаболизм) и наряду с поведенч. Т. используют прежде всего спец. механизм регуляции уровня *теплопродукции* (химич. Т.) и *теплоотдачи* (физич. Т.). Баланс между уровнем теплопродукции и теплоотдачи контролирует центр Т., к-рый является частью системы центров гипоталамуса, интегрирующей вегетативные, эмоциональные и моторные компоненты адаптивного поведения. Центр Т. воспринимает сигналы терморецепторов кожи и подкожных тканей и термочувствит. нейронов гипоталамуса и осуществляет коррекцию темп-ры тела. Раздражение периферич. холодовых терморецепторов сопровождается увеличением теплопродукции, гл. обр. благодаря интенсификации обмена веществ, появлению холодовой дрожи и уменьшению теплоотдачи за счёт сужения кожных и подкожных кровеносных сосудов. У млекопитающих с развитым шёрстным покровом и у птиц в уменьшении теплоотдачи участвует также пилоэрекция (поднятие волос или перьев). Активирование теплочувствит. нейронов гипоталамуса при перегревании организма приводит к уменьшению теплопродукции вследствие угнетения мышечного тонуса и к увеличению теплоотдачи вследствие расширения периферич. кровеносных сосудов и увеличения потоотделения (или тепловой одышки у непотеющих животных). В осуществлении гипоталамич. Т. участвуют железы внутр. секреции, гл. об. щитовидная железа и надпочечники. Т. находится под контролем коры больших полушарий, что позволяет организму на основе общей температурной чувствительности выбрать определённую поведенческую реакцию (напр., активное избегание высокой или низкой темп-ры, постройка убежищ).

● Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 2, М., 1977, с. 84—191; Шмидт-Ниельсен К., Физиология животных. Приспособление и среда, пер. с англ., т. 1, М., 1982, с. 297—412; Физиология терморегуляции, Л., 1984 (Руководство по физиологии); Слоним А. Д., Эволюция терморегуляции, Л., 1986.

ТЕРМОРЕЦЕ́ПЦИЯ (от греч. thérmē — тепло и *рецепция*), восприятие изменений темп-ры нервной тканью, сопровождающееся возникновением нервных импульсов, с последующей передачей сигнала в ЦНС. Доказано наличие терморецепторов у пойкилотермных животных, включая беспозвоночных. У гомойотермных животных и человека терморецепторы распределены как по поверхности тела (кожа, подкожные сосуды), так и во внутр. органах (верх. дыхат. пути, пищеварит. тракт). Терморецепторы (центральные, термосенсоры) обнаружены в разных отделах мозга (гл. обр. в гипоталамусе, ретикулярной формации, спинном мозге). Изменение темп-ры окружающей среды воспринимается как изменение активности терморецепторов разных типов: механохолодовых, холодовых, тепловых. Температурные ощущения возникают вследствие интеграции в ЦНС импульсов от терморецепторов разных типов.

ТЕРМОСБЕ́НОВЫЕ (Thermosbaenacea), отряд высших раков. Дл. до 3,5 мм. Глаза и пигментация отсутствуют. Карапакс срастается с головой и слившимся с ней 1-м грудным сегментом. Яйца вынашивают в выводковой камере. 9 видов. Питаются органич. веществом грунта. Впервые обнаружены в горячем солоноватом ключе (45 °С) в Тунисе, затем в пещерах Юж. Италии и США, в грунтовых минерализованных водах Израиля и Вест-Индии, на Ю. Франции, на о. Мадейра и Багамских о-вах, в солоноватых водах Югославии и Кубы. По-видимому, исходной средой их обитания был мор. грунт. Широкое и разорванное распространение Т. свидетельствует о том, что совр. Т.— остаток древней, когда-то более разнообразной и многочисл. группы. Ископаемые Т. неизвестны.

ТЕРМОФИ́ЛЬНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ, термофилы (от греч. thérmē — тепло и *...фил*), организмы приспособленные к обитанию в условиях постоянно высоких темп-р. Термофильные микроорганизмы широко распространены в природе (горячие источники, саморазогревающиеся субстраты — кучи влажного сена и зерна, навоз и др., верх. слои сильно разогреваемой солнцем почвы); растут и размножаются при темп-рах св. 45 °С. Макс. темп-ры роста бактерий 70—90 °С и выше, микроскопич. грибов и водорослей 55—60 °С, простейших 45—50 °С. Облигатные Т. о., не развивающиеся при темп-ре ниже 40—45 °С, представлены бактериями разл. групп (напр., роды *Bacillus*, *Desulfotomaculum*, *Thermoplasma*). К Т. о. в широком смысле слова относятся сапрофиты и паразиты, обитающие в теле гомойотермных (теплокровных) животных при 35—40 °С, а также обитатели тропиков (исключая мор. глубины и высокогорья), среди к-рых много папоротниковидных и цветковых растений (их чаще относят к теплолюбивым растениям). Животные-термофилы не могут существовать ниже определённого температурного уровня. Напр., мадрепоровые кораллы встречаются лишь в р-не, где темп-ра воды не опускается ниже 20 °С, а рачок *Thermosbaena mirabilis*, обитающий в горячих источниках (40—45 °С), погибает при темп-ре ниже 30 °С. Много термофилов среди насекомых аридных зон (ряд жуков чернотелок и др.). К числу Т. о. относят и мн. гомойотермных животных, обладающих слабовыраженной способностью терморегуляции при низкой темп-ре (мн. тропич. птицы, антилопы и др.).

● Биология термофильных микроорганизмов, М., 1986.

ТЁРН (*Prunus spinosa*), растение рода слива. Колючий кустарник, реже деревце выс. 4—8 м. Листья обратнояйцевидные, городчато-пильчатые; цветки одиночные, белые; плод — чёрная с синеватым налётом сочная костянка с кисло-сладкой мякотью. Цветёт до распускания листьев, опыляется гл. обр. пчёлами; размножается корневыми отпрысками и семенами (разносятся птицами). Распространён в Европе, Зап. Азии и Сев. Африке; в СССР — на Кавказе, Украине, в Молдавии, Поволжье. Растёт куртинами на опушках леса, по оврагам. Медонос. Плоды употреблялись в пищу ещё в каменном веке; используют (как и корни) для получения краски. Морозостоек, в селекции нередко служит подвоем.

ТЕРНО́ВЫЙ ВЕНЕ́Ц (*Acanthaster planci*), многолучевая (до 20 лучей) морская звезда сем. Acanthasteridae отр. игольчатых звёзд (Valvatida). Диам. до 50 см. Обитает на коралловых рифах Тихого и Индийского океанов. Тело покрыто многочисл. иглами дл. до 3 см (отсюда назв.), уколы к-рых болезненны для человека и могут вызывать сильное отравление. Питается коралловыми полипами. Ползущая по рифу звезда оставляет за собой белую полосу начисто объеденных скелетов кораллов. Массовые вспышки численности Т. в. в 60-х гг. 20 в. привели к частичной гибели коралловых рифов на нек-рых о-вах Тихого и Индийского океанов и на части Большого Барьерного рифа Австралии. Для защиты рифов от разрушения разработаны меры борьбы с Т. в. См. рис. 4 в ст. *Иглокожие*.

ТЕРОПО́ДЫ, звероногие, хищные динозавры (Theropoda), подотряд вымерших пресмыкающихся отр. ящеротазовых динозавров. Известны от среднего триаса до мела на всех материках, кроме Антарктиды; в СССР — в Казахстане, Ср. Азии и Забайкалье. Дл. от 25 см до 15 м. Передвигались на задних ногах. Стопа четырёхпалая (вопреки назв. подотряда, не звериного, а птичьего типа), обычно с резко укороченным и обращённым назад первым пальцем. Зубы почти всегда конические, в отд. случаях замещаются роговым клювом. Т.— осн. группа наземных хищных позвоночных мезозоя. Обычно Т. делят на 2 инфраотряда: более крупных и массивных карнозавров и сравнительно лёгких целурозавров; иногда выделяют 7 инфраотрядов. Ок. 20 сем., более 100 родов, ок. 160 видов.

ТЕРОФИ́ТЫ (от греч. théros — лето и *...фит*), жизненная форма растений, переживающих неблагоприятный период года (зиму, засуху) в виде семян. Преим. однолетние травы средиземномор. происхождения, характерные для пустынь, полупустынь, юж. степей Сев. полушария (мн. крестоцветные, маковые и др.); в лесной зоне — гл. обр. сорняки полей (василёк, ярутка, аистник).

ТЕРОЦЕФА́ЛЫ (Therocephalia), инфраотряд вымерших пресмыкающихся подотр. териодонтов. Известны из поздней перми Юж. Африки (большинство

находок), Вост. Африки, Зап. Китая и Европ. части СССР. Дл. от 1 до 2 м. Череп массивный, уплощённый, с теменным гребнем, височные ямы большие, теменное отверстие маленькое, вторичное нёбо отсутствует или зачаточное, задние кости ниж. челюсти хорошо развиты, щёчные зубы без дополнит. бугорков. Мн. Т.— хищники, нек-рые были, возможно, некрофагами. Предполагают, что *Euchambersia mirabilis* имел ядовитые железы. 10 сем.

ТЕРПЕНО́ИДЫ, то же, что *изопреноиды*. По традиции в биохимич. лит-ре в категорию Т. обычно не включают тетратерпеноиды (каротиноиды, ксантофиллы) и политерпены (каучук, гуттаперча), а также стероиды. К Т. в узком значении этого термина относят терпены (монотерпены), сесквитерпены, дитерпены и тритерпены, построенные соответственно из 2, 3, 4 и 6 остатков мевалоновой к-ты, а также их производные.

ТЕРПЕ́НЫ, м о н о т е р п е н ы, подкласс изопреноидов, содержащих 10 атомов углерода и построенных из двух остатков мевалоновой к-ты. Общий биогенетич. предшественник Т.— пирофосфат гераниола (геранилпирофосфат), разл. ферментативные превращения к-рого приводят к образованию ациклич. (напр., цитраль), моноциклич. (напр., лимонен и ментол) и бициклич. (напр., пинен и борнеол) Т. Широко распространены среди растений как компоненты эфирных масел, а также у нек-рых насекомых как компоненты защитных веществ и феромонов тревоги, следа и агрегации. Иногда под Т. подразумевают только соответствующие углеводороды, а их окисленные производные наз. монотерпеноидами.

ТЕРПУГО́ВЫЕ (Hexagrammidae), семейство рыб отр. скорпенообразных. Дл. обычно от 20 см до 1,1 м, масса до 18 кг. Изредка достигают дл. 1,5 м и массы 32 кг. Спинной плавник длинный, сплошной или разделён выемкой на 2 части. За глазами бахромчатые кожистые мочки. У нек-рых (род *Hexagrammos*) по 5 боковых линий на каждом боку. У многих хорошо выражен половой диморфизм. Окраска обычно яркая. 7 родов, 13 видов, в сев. части Тихого ок.; в СССР — 2 рода, 7 видов, в Беринговом, Охотском и Японском морях. Нерест с конца лета до зимы, у берегов. Икру откладывают на камни и растения. Плодовитость разл. Т. от 1,6 до 518 тыс. икринок. Питаются беспозвоночными и рыбой. Объект промысла и спортивного лова. См. рис. 2, 3 в табл. 36.

ТЕРРИТОРИА́ЛЬНОЕ ПОВЕДЕ́НИЕ ж и в о т н ы х, в широком смысле — всё многообразие способов активного рассредоточения в пространстве особей или их группировок, слагающих данную локальную популяцию вида. В основе активного рассредоточения (т е р р и т о р и а л ь н о с т и) лежит конкуренция из-за пространства со всеми его ресурсами (убежища, пища, особи противоположного пола и т. д.). Конкуренция порождает взаимный антагонизм, к-рый проявляется во взаимном избегании — путём сохранения между особями индивидуальных дистанций (напр., в колониях сидячих усоногих ракообразных) или за счёт деления местности на индивидуальные, семейные или групповые участки. В нек-рых случаях антагонизм приводит к уничтожению себе подобных и уменьшению плотности популяции. Групповую территорию (Т) охраняют от соседей либо нек-рые члены группы (доминирующие самцы у горилл), либо большинство членов (рабочие-фуражиры у муравьёв). Для мн. ракообразных, насекомых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и нек-рых млекопитающих характерны с е з о н н ы е Т, удерживаемые только в период размножения. Особенности Т. п. являются важным фактором, определяющим специфичную для вида пространств. структуру популяции и её динамику во времени. Особи, не способные удержать Т, исключаются из размножения, они в большей степени подвержены смертности. Таким образом, Т. п. ограничивает число реальных производителей, снижая плотность популяции и уровень её самовоспроизведения, и тем самым сдерживает чрезмерный рост её численности. Возможно, Т. п. возникло в ходе филогенеза как механизм оптимизации пищ. потребностей популяции. Др. гипотезы подчёркивают важность Т. п. в эволюции специфичных для видов стратегий размножения.

В узком смысле под Т. п. понимают набор сигнальных средств, обеспечивающих рассредоточение и регулирующих отношения владельцев соседних или частично перекрывающихся участков обитания. Эти сигналы, различные у разных видов, могут быть дистантными и контактными. К числу дистантных относится оповещение соседей о занятости участка звуками (стрекотание сверчков, песня птиц, вой волков). Набор зрит. и осязат. угрожающих сигналов (вплоть до открытой агрессии и драки) используется при столкновении соседей на общей границе их Т. Рассредоточение часто обеспечивается путём хемокоммуникации. Для маркирования границ используются также кучи помёта у копытных, поскрёбы на почве в местах уринации у кошачьих и т. д.

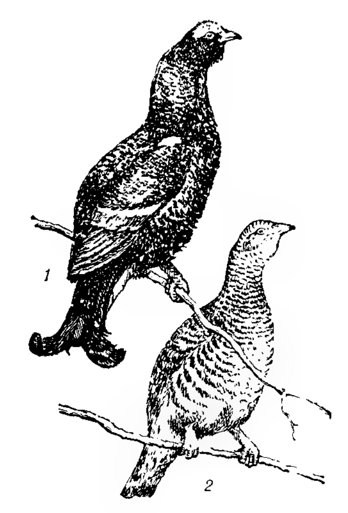
● См. лит. при ст. *Поведение*.

ТЕСТОСТЕРО́Н, основной муж. половой гормон позвоночных, вырабатываемый гл. обр. семенниками, а также надпочечниками, яичниками, плацентой и печенью. Т. секретируется активно в пренатальном периоде, определяя половую дифференциацию как репродуктивных органов, так и всего организма по муж. типу. В ходе онтогенеза участвует в развитии муж. половых органов, вторичных половых признаков (особенно у видов, характеризующихся половым диморфизмом), регулирует сперматогенез и половое поведение. У жен. особей Т., вырабатываемый яичниками, способствует развитию молочных желёз (концентрация его во время беременности увеличивается). Т. оказывает анаболич. действие на разл. ткани и органы (мышцы, почки, печень, матку). По химич. природе Т. — стероид. Синтез и секреция Т. регулируются лютеинизирующим и фолликулостимулирующим гормонами. Секреция Т. подвержена сезонным (особенно интенсивно в брачный период) и возрастным изменениям. Концентрация в плазме крови мужчин 0,5—0,9 мкг/100 мл (наиб. высокий уровень секреции в предутренние и утренние часы), у женщин — 0,12 мкг/100 мл. За сутки в организме взрослого мужчины образуется ок. 15 мг Т. В крови Т. связан с белком, к-рый осуществляет транспорт его к органам-мишеням. В организме не накапливается, метаболизируется в андростерон и др. 17-кетостероиды, к-рые выделяются с мочой. Часть Т. превращается в эстрогены. Т. и его синтетич. аналоги (напр., метилтестостерон) применяются в медицине.

ТЕ́ТАНУС (лат. tetanus — столбняк, от греч. tétanos — напряжение, оцепенение, судорога), состояние длит. сокращения и макс. напряжения мышцы; вызывается поступлением нервных импульсов к мышце с такой частотой, что их эффекты суммируются, т. к. каждое последующее раздражение попадает в фазу следовой деполяризации (повышенной возбудимости) мышечного волокна. Т. лежит в основе динамич. и статич. деятельности организма. Чем быстрее сокращается и расслабляется мышца, тем большая частота импульсации вызывает Т. Так, быстро сокращающиеся мышцы достигают состояния Т. при стимуляции с частотой 100 имп/с, а медленно сокращающиеся — до 30—50 имп/с. Зависимость Т. от уровня возбудимости мышцы и частоты импульсов в нерве впервые установил Н. Е. Введенский.

Для тетанически сократившихся мышечных волокон характерна относительно быстрая утомляемость, т. к. Т. сопровождается значит. расходом энергии. Ср. *Тонус*.

ТЕТЕРЕВА́ (*Lyrurus*), род тетеревиных. Самцы (косачи) чёрные, самки пёстрые. 2 вида, в умеренном поясе Евразии. Тетерев (*L. tetrix*), имеющий лировидный хвост, распространён в СССР на В. до Приморья. Дл. 53—57 см, масса 1,2—1,8 кг. Обитает в смешанных и листв. лесах с полянами; с вырубкой сплошных лесов продвигается на С. Полигам. Ток весной, группами. Кормится на опушках или на полях, зимой — почками и серёжками берёзы. На ночёвку зимой зарывается в снег. Объект охоты. Кавказский Т. (*L. mlokosiewiczi*) — эндемик Кавказа (кроме СССР встречается на крайнем С.-В. Турции). Рулевые перья самца загнуты книзу. Самки и первогодки пёстрые. Держится в субальпийском поясе гор у границы леса; зимой откочёвывает ниже. Всюду становится редок. В Красной книге СССР. В природе встречаются гибриды тетерева с глухарём (межняк) и фазаном.



Тетерев: *1* — самец; *2* — самка.

ТЕТЕРЕВИ́НЫЕ (Tetraonidae), семейство курообразных. Наиб. молодая ветвь отряда, обособившаяся, видимо, на терр. Вост. Палеарктики. Совр. роды Т. известны с плейстоцена. Ноздри прикрыты перьями; ноги оперённые, у нек-рых видов зимой на пальцах развивается густое оперение, облегчающее ходьбу по снегу. Взлетают тяжело. Летают быстро, но на небольшие расстояния. 9 родов, 18 видов, в Евразии и Сев. Америке. В СССР 5 родов, 8 видов: белая и тундряная куропатки, по 2 вида тетеревов и глухарей, рябчик, дикуша. Преим. лесные птицы, кормящиеся на земле или деревьях, есть обитатели степей и тундры. Нек-рые полигамные виды имеют сложный токовой ритуал. В кладке 6—12 яиц. Растительноядные (но птенцы питаются насекомыми). Ценные промысловые птицы. Численность ряда видов невелика. В Красных книгах МСОП (2 подвида) и СССР (2 вида).

● Тетеревиные птицы. Размещение запасов, экология, использование и охрана, (Tetraonidae), М., 1975; Потапов Р. Л., Семейство тетеревиные, Л., 1985 (Фауна СССР. Птицы, т. 3, ч. 2, Нов. сер., № 133).

ТЕТЕРЕВЯ́ТНИК, большой ястреб (*Accipiter gentilis*), птица рода ястребов. Дл. до 70 см. Полёт манёвренный. Распространён в лесных зонах Евразии, Сев. Америки и в горах Сев.-Зап. Африки. Обитает в лесах, во время зимних кочёвок встречается и в тундре. Гнёзда на деревьях, используются неск. лет подряд; в кладке 3—4 яйца. Питается птица-

ми и млекопитающими (величиной не более зайца). Везде становится редок. Т. использовали как ловчую птицу.

ТЕТРА́ДА (от греч. tetrás, род. падеж tetrádos — четвёрка), 1) характерная для растений группа из четырёх гаплоидных клеток, образующихся в результате мейоза из одной материнской диплоидной клетки (микроспороцита или мегаспоры). У мхов, грибов, водорослей такие четвёрки клеток (спор, гамет) продолжит. время остаются внутри оболочки родительской клетки, что даёт возможность проанализировать их расщепление в пределах отдельной Т., получив вегетативное потомство каждой из клеток (тетрадный анализ). 2) Четыре хроматиды, объединённые попарно ещё неразделившимися центромерами в каждом из двух конъюгирующих гомологов и наблюдаемые в профазе мейоза. Такая Т. составляет *бивалент* (*мультивалент*).

ТЕТРА́ДНЫЙ АНА́ЛИЗ, метод гибридологич. анализа, позволяющий изучать результаты мейоза индивидуальных клеток. Осн. область применения Т. а.— генетика аскомицетов и нек-рых одноклеточных водорослей. Т. а. основан на использовании техники микроманипуляции, позволяющей изолировать под контролем микроскопа каждую из четырёх спор аска (тетрады). После проращивания в подходящих условиях споры образуют клоны, что позволяет определить их фенотип и, соответственно, генотип. Т. к. гаплоидные споры представляют собой по сути гаметы, то расщепление в тетрадах соответствует гаметическому. Так, в тетрадах моногетерозиготы А/а наблюдается расщепление 2А:2а, а в расщеплении дигетерозиготы АВ/ав образуется 3 типа тетрад: родительский дитип — Р (родительское сочетание признаков 2АВ:2ав), неродительский дитип — N (неродительское сочетание признаков 2Ав:2аВ) и тетратип — Т (1АВ:1Ав:1аВ:1ав). По частоте появления разл. типов тетрад судят о наличии или отсутствии сцепления между генами и центромерами. При обнаружении сцепления можно рассчитать расстояние между генами или между генами и центромерами.

ТЕТРАПО́ДЫ, четвероногие (Tetrapoda), группа наземных позвоночных, иногда выделяемая в надкласс; объединяет земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Известны с кон. девона. Для Т. характерны парные конечности пятипалого типа (ноги), лёгочное дыхание, обособление шеи и крестца, внутр. ноздри (хоаны), среднее ухо и хорошо развитый язык. Отд. диагностич. признаки Т. могут вторично утрачиваться (напр., парные конечности у змей, нек-рых ящериц и червяг, лёгкие — у безлёгочных саламандр; среднее ухо отсутствует у червяг и саламандр). Земноводные, в отличие от прочих Т., почти всегда имеют водную жабродышащую личинку; у неотенических саламандр жабры (наряду с лёгкими) сохраняются пожизненно. Земноводных вместе с рыбами относят к анамниям, ост. Т. — к амниотам.

ТЕТРИГИ́ДОВЫЕ (Tetrigoidea), надсемейство прямокрылых. Известны с нижнего мела. Надкрылья редуцированы, развитая переднеспинка длинная, закрывает всё тело, органов слуха и стрекотания нет. 1 сем., ок. 1000 видов, преим. в тропиках, в сырых местах; в СССР — ок. 30 видов. Наиб. распространён тонкоусый тетрикс (*Tetrix tenuicornis*). См. рис. при ст. *Прямокрылые*.

ТЕТРОДОТОКСИ́Н, небелковый токсин, обнаруженный у нек-рых рыб — иглобрюховых, бычков (напр., *Gobius crinigor*), а также у нек-рых тритонов (напр., *Taricha torosa*). У иглобрюхов содержится в осн. в яичниках и печени, в небольших кол-вах в кишечнике и коже, у нек-рых видов — в мышцах, у тритонов — гл. обр. в коже, мышцах и крови. Представляет собой производное гуанидина, встречается в двух гаутомерных формах. Обладает паралитич. действием. Антагонист батрахотоксина, специфически блокирует натриевые каналы в постсинаптических мембранах и тем самым нервную передачу у позвоночных и нек-рых беспозвоночных. Т. вызывает также расширение сосудов, очевидно, в результате непосредственного расслабляющего действия на гладкую мускулатуру артериол. Используется для изучения механизмов нервного проведения.

ТЕТРО́ЗЫ, моносахариды с 4 углеродными атомами в молекуле — эритроза, треоза, тетрулоза. Фосфоэритроза — важный промежуточный продукт при фосфопентозном пути превращения углеводов и при фотосинтезе.

ТЕ́ТРЫ, группа видов рыб сем. харациновых (Characidae) отр. карпообразных. Дл. до 3—8 см. Ярко и разнообразно окрашены. В естеств. условиях обитают в реках Юж. Америки. Половой диморфизм выражен хорошо только у королевской Т. (*Nematobrycon palmeri*), средние лучи хвостового плавника у самцов вытянуты в длинную чёрную косицу. Стайные рыбы, планктофаги. Икру откладывают на водные растения. Плодовитость от одной до неск. сотен икринок. Объект аквариумного разведения.

ТЕ́ЧКА, эструс (от греч. óistros — страсть, бешенство, ярость), психофизиол. состояние самок млекопитающих животных, предшествующее спариванию. Т. соответствует периоду половой активности самок и совпадает по времени с созреванием фолликулов в яичниках (фолликулярная фаза *полового цикла*). Так называют также одну из стадий вагинального цикла животных (соответствует концу полового цикла). При Т. происходит выделение отторгающихся клеток эпителия влагалища, иногда сопровождающееся кровотечением (напр., у собак).

ТИАМИ́Н, витамин B_1, гетероциклич. водорастворимое соединение, производное пиримидина и тиазола. Синтезируется растениями и нек-рыми микроорганизмами. Человек и животные получают Т. с пищей. Играет важную роль в

H_3C — пиримидиновое кольцо (N, N, NH_2) — CH_2 — $\overset{+}{N}$ (тиазоловое кольцо, S) — CH_3; CH_2—CH_2—OR

Витамин: R = H

Кофермент: $R = -\underset{OH}{\overset{O}{\overset{\|}{P}}}-O-\underset{OH}{\overset{O}{\overset{\|}{P}}}-OH$

углеводном обмене: в форме кофермента тиаминдифосфата (тиаминпирофсфата, или кокарбоксилазы) входит в состав ферментов, катализирующих декарбоксилирование α-кетокислот, напр. пировиноградной к-ты. Недостаток Т. приводит к нарушениям углеводного обмена и патологич. изменениям в пищеварит., нервной и сердечно-сосудистой системах, развитию заболевания бери-бери. Богаты Т. дрожжи, эндосперм пшеницы. Суточная потребность взрослого человека — 1,5—2,5, детей — 0,5—2,0 мг. Т., его фосфорные эфиры и дисульфидные производные применяют в медицине.

● Тиамин. Обмен, механизм действия, М., 1978.

ТИГМОНА́СТИЯ (от греч. thígma — прикосновение и *настии*), движение органа растения в ответ на прикосновение или трение. Особенно хорошо Т. выражена у усиков лазящих растений. См. *Настии*.

ТИГМОТРОПИ́ЗМ (от греч. thígma — прикосновение и *тропизмы*), гаптотропизм, ростовые изгибы растений в ответ на раздражение прикосновением или трением.

ТИГР (*Panthera tigris*), млекопитающее рода больших кошек. Самый крупный представитель сем. кошачьих — дл. тела 160—290 см (иногда св. 3 м), хвоста до 114 см, масса до 390 кг. Голова округлая. Окраска рыжая, с чёрными поперечными полосами на спине и боках. 7 подвидов, в Передней и Юго-Вост. Азии, на п-ове Индостан. В СССР — в Приморье (к нач. 80-х гг. 20 в. св. 200 особей амурского Т.—

P. t. altaica), до 30-х гг. 20 в. встречался в Закавказье, до 50-х гг.— в низовьях Амударьи (туранский Т.— *P. t. virgata*). Обитает в тугаях, тростниках и горных лесах. Охотится на диких копытных, в т. ч. кабанов; тигры-людоеды крайне редки. Детёнышей рождает раз в 2—3 года. Беременность 98—112 сут, лактация 5—6 мес. В неволе хорошо размножается. Всюду малочислен. Вид и все подвиды в Красных книгах МСОП и СССР.

● Кучеренко С. П., Тигр, М., 1985.

ТИЛАКО́ИД, осн. элемент мембранной фотосинтезирующей системы *хлоропластов*.

ТИЛА́ПИИ (*Tilapia*), род рыб сем. цихловых (Cichlidae) отр. окунеобразных. Тело высокое, сжатое с боков, дл. 15—40 см. Спинной плавник длинный, хвостовой — без выемки. Окраска неяркая; в брачный период самцы мозамбикской Т. (*T. mossambica*) становятся чёрно-синими. Ок. 20 видов, в пресных и солоноватых водоёмах Африки и вост. Средиземноморья. Питаются водными растениями и мелкими беспозвоночными. Икру откладывают в углубление в грунте, кладку и молодь охраняют. Нек-рые Т. (у одних видов — самки, у других — самцы) инкубируют икру во рту. Мальки нек-рое время прячутся во рту родителей. Плодовитость мозамбикской Т. ок. 300 икринок. 6 видов Т.— объекты прудового рыбоводства. Мозамбикская Т. акклиматизирована и разводится в сев. части Юж. Америки, во мн. странах Юго-Вост. Азии, в Океании. В СССР Т. разводят в юж. р-нах. Мелкие виды содержат в аквариумах. См. рис. 5 в табл. 35.

ТИЛЕНХИ́ДЫ (Tylenchida), отряд нематод подкласса сецернентов. Дл. 1—3 см, есть колюще-сосущий орган — выдвижной стилет (стоматостиль), дл. до 11 мм. 8 сем., ок. 1000 видов, большинство — фитогельминты, но есть паразиты насекомых и хищники. Опасные вредители с.-х. культур принадлежат к сем. Tylenchidae, включающему 16 родов. Корневые галловые нематоды рода *Meloidogyne* образуют галлы на корнях св. 2 тыс. видов овощных, технич. и декор. растений. Ок. 30 видов; 4 из них распространены всесветно, в т. ч. и в СССР. Самка, находящаяся внутри галла, за время жизни откладывает до 2 тыс. яиц. Вышедшие личинки внедряются затем в корни и питаются за счёт растений-хозяев. Из стеблевых нематод рода дитиленхов (*Ditylenchus*) наиб. опасны стеблевая нематода картофеля (*D. destructor*) и *D. dipsaci*, поражающая овощные, зерновые культуры и кормовые травы; развиваются в стеблях, луковицах, клубнях и корневищах. Личинки уходят в почву и активно отыскивают нового хозяина либо остаются в тканях старого.

ТИЛЛА́НДСИЯ (*Tillandsia*), род многолетних травянистых растений сем. бромелиевых. Обычно эпифитные, иногда бесстебельные, с розеткой узких линейных листьев. Ок. 500 видов, в тропич., отчасти теплоумеренном поясах Америки. Наиб. известна Т. уснеевидная, или луизианский мох (*T. usneoides*), распространённая от юго-вост. штатов США до Аргентины и Чили. Подобно лишайнику, она серыми прядями свисает с ветвей деревьев. Нитевидные стебли (дл. до 8 м) и мелкие шиловидные листья покрыты чешуйками, поглощающими атм. влагу. Корни имеются лишь на стадии проростка. Цветки мелкие, одиночные на концах побегов, плод — коробочка, семена распространяются ветром. Часто размножается также кусочками стеблей, разносимых ветром и птицами. Используется для набивки мягкой мебели. См. рис. 8 при ст. *Эпифиты*.

ТИЛЛЕ́ЦИЯ (*Tilletia*), род головнёвых грибов. Споры одиночные, тёмные, диам. обычно более 15 мкм, с гладкой, сетчатой или щетинистой оболочкой; образуются в завязях, редко в вегетативных органах растений, на к-рых паразитирует гриб. Скопление спор у нек-рых видов обладает селёдочным запахом, обусловленным присутствием триметиламина. Ок. 80 видов, паразитирующих на злаках. Один из наиб. опасных — *T. caries* — возбудитель твёрдой, или мокрой, головни пшеницы, встречающийся во всех р-нах её возделывания. У поражённых колосьев в стадии молочной спелости колосковые чешуйки раздвинуты в стороны, а зерновки с серо-бурой окраской полностью разрушены. Их оболочки заполнены хламидоспорами, к-рые при обмолоте прилипают к поверхности семян, заражая их.

ТИ́ЛЫ (от греч. týlos — вздутие, утолщение), выросты клеток осевой или лучевой паренхимы, заполняющие полости сосудов и трахеид в ядровой древесине или в повреждённых участках ксилемы. Т. могут оставаться тонкостенными или их оболочки утолщаются и лигнифицируются; возможно их деление. Закупоривают сосуды и прекращают передвижение по ним веществ. Т. представляют механич. препятствие на пути гиф гриба, проникающих по сосудам, а накапливающиеся в Т. вещества (смолы, камеди, таннины) обладают антисептич. свойствами и повышают стойкость древесины к загниванию.

ТИМЕ́ЛИЕВЫЕ (Timaliidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 9—40 см. Крылья короткие, хвост длинный, ноги сильные. Летают мало, в осн. ловко лазают в густых зарослях или прыгают по земле. 44 рода, 242 вида, в субтропиках или тропиках Африки, о. Мадагаскар, Азии (включая Филиппины и о. Сулавеси), Нов. Гвинеи и Австралии. В СССР 1 вид — кустарница, или полосатая тимелия (*Garrulax lineatus*). Обитатели ниж. яруса леса или зарослей кустарников. Гнёзда на деревьях или кустах, реже на земле; у нек-рых Т. гнёзда крытые. В кладке 2—7 яиц. Питаются насекомыми, семенами и мелкими плодами. 3 вида в Красной книге МСОП.

ТИМИДИ́Н, нуклеозид, состоящий из пиримидинового основания тимина и углевода дезоксирибозы. Обнаружен во всех живых клетках в составе ДНК и тимидинфосфорных к-т. Нуклеозид тимина и рибозы (риботимидин, 5-метилуридин) относится к редким нуклеозидам и обнаружен в составе риботимидиновой к-ты, минорного нуклеотида транспортных РНК. Формулу см. при ст. *Нуклеотиды*.

ТИМИДИНФО́СФОРНЫЕ КИСЛО́ТЫ, тимидинфосфаты, нуклеотиды, состоящие из остатков тимина, дезоксирибозы и фосфорной к-ты. Дезокситимидин-5′-монофосфат (дТМФ, тимидиловая к-та) — один из 4 осн. типов мономеров, входящих в состав ДНК. дТМФ образуется в реакции метилирования дезоксиуридиловой к-ты (дУМФ) при участии фермента тимидилатсинтетазы. При фосфорилировании дТМФ возникает дезокситимидин-5′-дифосфат (дТДФ) — переносчик остатков нек-рых сахаров (напр., дТДФ-глюкоза участвует в синтезе L-рамнозы). Фосфорилирование дТДФ приводит к дезокситимидил-5′-трифосфату, богатому энергией соединению, субстрату ДНК-полимеразы при синтезе ДНК и аллостерич. эффектору синтеза дезоксирибонуклеозидтрифосфатов.

ТИМИ́Н, 5-метилурацил, пиримидиновое основание. Присутствует во всех живых клетках в составе ДНК и в небольших кол-вах в транспортных РНК. Встречается в нек-рых коферментах углеводного обмена. Один из типов повреждения ДНК при действии УФ-излучения связан с димеризацией соседних остатков Т. Синтетич. аналог Т.— 5-бромурацил, сильный мутаген: замещая Т. в цепи ДНК, нарушает правильное образование пар нуклеотидов по принципу комплементарности, что ведёт к ошибкам при репликации ДНК и считывании генетич. кода. Формулу см. при ст. *Нуклеотиды*.

ТИМОПОЭТИ́НЫ, гормоны позвоночных, вырабатываемые вилочковой железой (тимусом); стимулируют дифференцировку Т-лимфоцитов. Полипептиды, состоящие из 49 аминокислотных остатков (Т. I и Т. II различаются двумя аминокислотами в 1-м и 43-м положениях). Мол. м. 5500. Т. I блокирует проведение возбуждения в нервной и мышечной тканях.

ТИМОФЕ́ЕВКА (*Phleum*), род одно- или многолетних злаков. Соцветие — колосовидная метёлка (султан). Ок. 20 видов, во внетропич. поясах обоих полушарий, гл. обр. в Средиземноморье; в СССР — 9 видов. Т. луговая (*P. pratense*) — многолетний злак, неприхотливый к почвам, один из осн. компонентов сенокосных и пастбищных травосмесей. Введена в культуру в Европе в 18 в., откуда распространилась в Сев. Америку и Австралию.

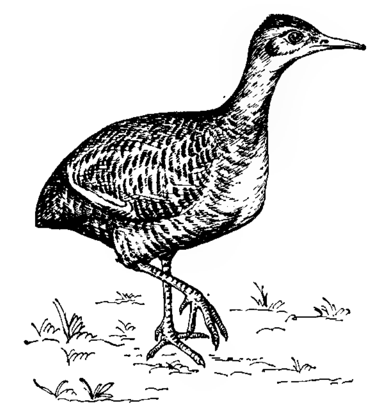
ТИМОЦИ́ТЫ, лимфоциты, находящиеся в тимусе (вилочковой железе). Т., а также лимфоциты, вышедшие из тимуса, наз. Т-лимфоцитами, в отличие от иммунокомпетентных лимфоцитов другого происхождения — В-лимфоцитов. См. *Иммунитет*.

ТИМПАНА́ЛЬНАЯ МЕМБРА́НА (от греч. týmpanon — тимпан, барабан), часть органа слуха — тимпанального органа у насекомых, представляющая собой тонкий участок кутикулы, воспринимающий звуковые колебания. С Т. м., обычно расположенной в особой полости, связаны хордотональные сенсиллы тимпанального органа. Изнутри к Т. м. примыкает трахея. Вследствие этого она может беспрепятственно вибрировать, когда на неё падают звуковые волны.

ТИМПАНА́ЛЬНЫЕ О́РГАНЫ (от греч. týmpanon — тимпан — барабан), органы слуха насекомых (прямокрылые, цикадовые, нек-рые чешуекрылые, сетчатокрылые); воспринимают звуковые сигналы особей своего вида и нек-рых хищников (напр., эхолокац. сигналы летучих мышей). Состоят из тимпанальной мембраны и прикреплённых к ней или к трахее чувствит. хордотональных сенсилл (сколопофоров, сколопидиев). Их число колеблется от 2—4 (чешуекрылые) до неск. десятков (прямокрылые) или сотен (цикадовые). Т. о. располагаются в голенях передних ног (кузнечики, сверчки, медведки), в груди (водные полужесткокрылые), в брюшке (саранчовые, цикадовые, нек-рые чешуекрылые), в крыльях (сетчатокрылые). У прямокрылых Т. о. реагируют на звуки в диапазоне 0,2—100 кГц (оптим. частоты 1—40 кГц), у цикадовых — 0,2—20 кГц (оптим. частоты 0,8—9 кГц), у чешуекрылых — 1—240 кГц (оптим. частоты 15—60 кГц). Особенно хорошо развиты Т. о. у насекомых, обладающих звуковыми органами (напр., прямокрылые).

ТИМЬЯ́Н, чабрец (*Thymus*), род растений сем. губоцветных. Низкие полукустарнички или кустарнички с лежачими, восходящими или реже прямостоячими древеснеющими стеблями и цельнокрайными листьями. 140—150 (по др. данным, до 400) видов, в умеренном поясе Евразии и в Сев. Африке. В СССР — ок. 70 видов; обычны Т. Маршалла (*T. marschallianus*) и Т. ползучий (*T. serpyllum*); много эндемичных видов на Кавказе. Неск. видов Т., особенно средиземноморский Т. обыкновенный (*T. vulgaris*), возделывают как пряно-ароматич. и лекарств. растения в странах Европы и в Америке; в СССР — на небольших площадях в Краснодарском кр., на Ю. Украины и в Молдавии. Листья Т. и извлекаемое из них эфирное масло, содержащее тимол, используют в медицине, парфюмерии и пищ. пром-сти.

ТИНАМУОБРА́ЗНЫЕ (Tinamiformes), отряд птиц. Наиб. близки к бескилевым, но в отличие от них имеют хорошо развитые грудной киль и грудную мускулатуру. Дл. 20—53 см, масса 0,4—1 кг. Крылья короткие, широкие. Хвост короткий, рулевые перья часто скрыты под



Рыжий тинаму, или тимбукту (*Rhynchotus rufescens*).

кроющими (отсюда назв.— скрытохвостые). Ноги сильные. Самцы и самки сходной маскирующей окраски серых и бурых тонов. В единств. семействе 9 родов, 45 видов, в Америке (от Ю. Мексики до Патагонии). Обитают в лесах, зарослях кустарников, степях (в горах на выс. до 4000 м). Держатся на земле. Взлёт стремительный, но полёт непродолжительный. Питаются гл. обр. семенами, плодами, насекомыми. У ряда видов неск. самок откладывает яйца в одно общее гнездо; насиживает и водит птенцов самец. Т.— объект охоты. Размножаются в неволе. 1 вид и 1 подвид в Красной книге МСОП.

ТИО́НОВЫЕ БАКТЕ́РИИ (от греч. théion — сера), серобактерии, получающие энергию за счёт окисления серы и её восстановленных неорганич. соединений (сероводорода, тиосульфата и др.). Обычно название Т. б. применяется в отношении рода *Thiobacillus*. Это мелкие, палочковидные, в большинстве подвижные грамотрицательные бактерии. Строгие аэробы, за исключением *Thiobacillus denitrificans*, к-рый может развиваться и в анаэробных условиях, используя в качестве акцептора электронов нитраты. Т. б. различаются устойчивостью к pH среды (от 0,6 до 10,0). Имеются галофильные штаммы. Оптим. темп-ра роста 28—30 °С. Среди Т. б. есть облигатные хемолитоавтотрофы (*T. thioparus*, *T. thiooxidans* и др.) и факультативные хемолитоавтотрофы, к-рые могут расти автотрофно, гетеротрофно и миксотрофно (*T. intermedius*, *T. perometabolis*). Окисление соединений серы идёт до сульфатов, но в нек-рых условиях могут накапливаться политиониты и сера.

Т. б. широко распространены в водоёмах, почве, рудных месторождениях. Участвуют в круговороте серы и мн. др. элементов. С их жизнедеятельностью связано бактериальное выщелачивание металлов из руд, концентратов и горных пород, аэробная коррозия металлов, разрушение бетонных сооружений и т. д.

● Соколова Г. А., Каравайко Г. И., Физиология и геохимическая деятельность тионовых бактерий, М., 1964.

ТИП (phylum), одна из высших таксономич. категорий в систематике животных; определ. группа (таксон) животных (напр., хордовые), к-рой присвоен ранг типа. Объединяет родств. классы; часто Т. подразделяют на более высокие чем классы таксоны — подтипы. Все организмы, относящиеся к одному Т., характеризуются единым планом строения. Термин «Т.» был предложен в 1825 А. Бленвилем, назвавшим так 4 «ветви» животных (позвоночные, мягкотелые, членистые, лучистые), выделенные Ж. Кювье в 1812. Будучи сторонником гипотезы постоянства видов, Кювье считал Т. неизменными и не связанными друг с другом; своё учение о Т. он противопоставлял идее трансформистов о единстве органич. мира. К. М. Бэр на основе эмбриологич. исследований (1828) поддержал учение о 4 Т. у животных. Работами А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова были установлены общие особенности эмбриогенеза многоклеточных животных всех Т., после чего Т. стали рассматриваться как гл. стволы единого родословного древа животных. В разное время в системе животного мира принималось разл. число Т. Оно не является общепринятым и ныне и по разным системам составляет от 10 до 33 (чаще в пределах 18—25). Так, ещё со времён Кювье нек-рые зоологи объединяют Т. кольчатых червей (Annelida) и членистоногих (Arthropoda) в качестве подтипов в один Т. членистых (Articulata); все одноклеточные животные эукариоты до недавнего времени считались одним Т.— простейшие (Protozoa), однако в последние годы систематики расчленяют простейших на неск. Т. Различен и объём Т.: напр., в Т. пластинчатых (Placozoa) лишь 2 вида родов *Trichoplax* и *Treptoplax*, в Т. погонофор (Pogonophora) — ок. 150 видов, тогда как в Т. членистоногих — ок. 1 млн. видов (возможно, неск. млн.). До сих пор остается много неопределенного и спорного в подразделении ряда Т. на подтипы, классы и т. д. Тем не менее такие различия в объёмах и системах не затрагивают принципиального значения Т. как систематич. категории высокого ранга. В систематике растений типу соответствует отдел.

Т. (typus) в систематич. номенклатуре — справочный эталон, определяющий приложение науч. названия, или, иначе, элемент, с к-рым постоянно связывают определ. назв. таксона. Напр., Т. вида (голотип) — экземпляр растения или животного (реже неск. экземпляров, хранящихся вместе — синтипы), на основании к-рого произведено описание данного вида; если образец вида (голотип) не сохранился, эталоном становится экземпляр из той же серии (паратип) или новый экземпляр с признаками вида, взятый в месте сбора типового материала (лектотип), иногда — оригинальное описание его или рисунок; Т. рода — типовой вид, на основании к-рого был установлен данный род; Т. семейства — типовой род.

ТИПО́ГРАФ, большой еловый короед (*Ips typographus*), жук сем. короедов. Дл. 4,2—5,5 мм. Встречается в лесной зоне Евразии. Развивается почти исключительно на ели. Маточных ходов 2—3, всегда на внутр. стороне коры, прямые; личиночные ходы сильно расширяются к концу, образуя куколочную колыбельку. Может наносить значит. ущерб еловым лесам, особенно деревьям, ослабленным бабочкой монашенкой и пожарами. См. рис. 37 в табл. 29.

ТИ́ПЫ НЕ́РВНОЙ СИСТЕ́МЫ, типы высшей нервной деятельности, комплекс осн. врождённых и приобретённых индивидуальных свойств нервной системы человека и животных, определяющих различия в поведении и отношении к одним и тем же воздействиям внеш. среды. Понятие о Т. н. с. введено И. П. Павловым (1927). В основу классификации Т. н. с. легли представления о силе, уравновешенности и подвижности процессов возбуждения и торможения. И. П. Павлов выделил и охарактеризовал четыре главных Т. н. с. Сильный неуравновешенный тип характеризуется быстрой выработкой положительных (возбудительных) условных рефлексов (УР), в то время как тормозные УР формируются с большим трудом; у животных этого типа вегетативные функции, после их нарушения, восстанавливаются длительно и неровно. Для сильного уравновешенного инертного типа характерно медленное образование положительных и тормозных УР, после закрепления в определ. стереотип УР сохраняют значит. устойчивость; реакции приспособляемости и восстановления вегетативных процессов протекают медленно. У сильного уравновешенного подвижного типа положительные и тормозные УР быстро образуются и легко трансформируются при смене раздражителя; животным этого типа свойственна лёгкая приспособляемость вегетативных функций к изменениям в окружающей среде, быстрое и полное восстановление их после устранения факторов, вызвавших нарушение. Слабый тип характеризуется слабыми возбудительными и тормозными процессами, УР вырабатываются с большим трудом, а образовавшиеся — легко тормозятся; вегетативные процессы протекают вяло, легко нарушаются, трудно и неполно восстанавливаются.

У человека кроме общих Т. н. с. И. П. Павлов выделил специальные типы, характеризующие взаимодействие первой и второй сигнальных систем и соотношение между ними: тип мыслительный, с преобладанием второй сигнальной системы над первой, тип художественный, с преобладанием первой сигнальной системы, и тип средний, когда обе сигнальные системы представлены в равном соотношении. Неврозы и психосоматич. заболевания чаще возникают у представителей сильного неуравновешенного и слабого Т. н. с.

С введением новых методов исследования уточняется структура Т. н. с.; описаны новые свойства нервной системы, напр. лабильность и динамичность, характеризующие скорость протекания нервных процессов. Установлены сущест-

венные различия осн. свойств нервной системы в разных сенсорных органах (феномен парциальности). Пересматривается концепция специальных Т. н. с. человека.
● Павлов И. П., Полн. собр. соч., т. 3, кн. 2, М.— Л., 1951; Теплов Б. М., Проблемы индивидуальных различий, М., 1961; Небылицин В. Д., Основные свойства нервной системы человека, М., 1966; Русалов В. М., Биологические основы индивидуально-психологических различий, М., 1979.

ТИРА́ННОВЫЕ (Tyrannidae), семейство птиц отр. воробьинообразных. Дл. 7,6—40 см. Клюв обычно уплощённый, с щетинками у основания, иногда с крючком на конце. Оперение серое, бурое или зеленоватое. 119 родов, 365 видов, в Америке (кроме крайнего С.), включая о-ва Галапагос и Фолклендские (Мальвинские). Мн. виды перелётные. Преим. древесные птицы; в безлесных р-нах Юж. Америки (на Ю. материка) есть и наземные виды. На деревьях гнезда открытые или шарообразные с боковым входом; нек-рые виды гнездятся в дуплах или норах. В кладке 2—6 яиц. Питаются насекомыми, ягодами, нек-рые — мелкими позвоночными.

ТИРАННОЗА́ВРЫ (*Tyrannosaurus*), род вымерших пресмыкающихся инфраотряда карнозавров. Известны из позднего мела Сев. Америки. Гигантские формы, дл. до 13 м. Череп (дл. до 1,5 м) высокий, сжатый с боков, зубы мощные. Передние конечности лишь с 2 функционирующими пальцами. Т.— одни из последних динозавров, обитавших на Земле. 1—2 вида.

ТИРА́ННЫ (Tyranni), подотряд воробьинообразных. 12 сем.: тиранновые, древолазовые, птицы-печники, котинговые, манакиновые, питтовые и др., ок. 1080 видов. Т. распространены преим. в Америке, особенно в Южной.

ТИРЕОГЛОБУЛИ́Н, сложный белок (гликопротеид), синтезируемый и накапливающийся в фолликулах щитовидной железы; непосредств. предшественник тиреоидных гормонов (тиронинов). Мол. м. (у разных животных) от 600 000 до 750 000, содержание иода от 0,1 до 1,2%. Белковая часть Т. синтезируется в рибосомальной фракции тиреоидного эпителия. Иодирование остатков аминокислоты тирозина, входящих в молекулу Т., приводит к образованию тироксина и трииодтиронина, к-рые отщепляются от Т. под воздействием протеолитич. ферментов и поступают в кровь.

ТИРЕОТРОПИ́Н, тиреотропный гормон, тиротропин, гормон позвоночных, вырабатываемый базофильными клетками передней части аденогипофиза; стимулирует синтез и выделение осн. гормонов щитовидной железы — тироксина и трииодтиронина, ускоряет ряд метаболич. процессов в железе (образование цАМФ, транспорт и превращение глюкозы, синтез простагландинов, потребление O_2 и др.). По химич. природе — гликопротеид, мол. м. 28 000—30 000. Синтез и секреция Т. контролируются гипоталамич. рилизинг-гормоном тиреолиберином.

ТИРЕОЦИ́ТЫ (от греч. thyreoeidḗs — щитовидный и ...*цит*), тироциты, клетки однослойного железистого эпителия, выстилающего фолликулы щитовидной железы. Т. синтезируют гормоны тироксин (тетраиодтиронин) и трииодтиронин.

ТИРКУ́ШКОВЫЕ (Glareolidae), семейство ржанкообразных. По складу тела напоминают ласточек: крылья длинные, острые, хвост с вырезкой, клюв с большим разрезом. Дл. 17—28 см. Кормясь насекомыми, как и ласточки, подолгу реют высоко в воздухе, часто стаями; на земле, преследуя насекомых, быстро бегают. 3 рода с 8 видами. Распространены в Юж. Европе, в Азии, Африке и Австралии. В СССР 3 вида: в степях на В. до Алтая — луговая (*Glareola pratincola*) и степная (*G. nordmanni*) тиркушки, в Забайкалье — восточная тиркушка (*G. maldivarum*). Северные виды Т. перелётные. Населяют луга, долины рек, солончаки. Гнездятся колониями, откладывая 2—3 яйца, гнёзда на земле. Насиживают и водят птенцов самка и самец. Иногда в сем. Т. включают и сем. бегунковых.

ТИРОЗИ́Н, заменимая аминокислота. Входит в состав мн. природных белков. Участвует в биосинтезе ДОФА, дофамина, адреналина, меланинов, а также гормонов щитовидной железы — трииодтиронина и тироксина. При распаде Т. в организме (с участием аскорбиновой к-ты) образуются фумаровая и ацетоуксусная к-ты, к-рые через ацетилкофермент А включаются в *трикарбоновых кислот цикл*. Нарушение окислит. расщепления Т. вследствие генетич. дефекта приводит к развитию тяжёлого заболевания алкаптонурии. Т. применяют в медицине. Формулу см. в ст. *Аминокислоты*.

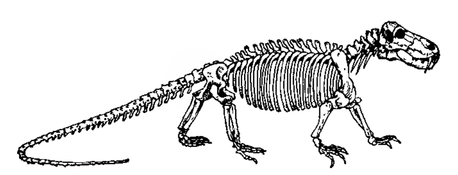
ТИРОКСИ́Н, 3,5,3′,5′-тетраиодтиронин, осн. иодсодержащий гормон позвоночных, вырабатываемый фолликулами щитовидной железы. Синтезируется в составе белка тиреоглобулина путём иодирования аминокислоты тирозина и окислит. конденсации 2 молекул дииодтирозина с отщеплением аланина. Внутриклеточный протеолиз этого белка приводит к освобождению Т. и поступлению его в кровь. У земноводных и нек-рых костистых рыб Т. стимулирует метаморфоз, у гомойотермных (теплокровных) животных — повышает интенсивность осн. обмена и тем самым увеличивает теплопродукцию, влияет на рост и дифференцировку тканей, на функцию сердца (учащает сердцебиение), повышает возбудимость нервной системы. Совместно с вазопрессином регулирует водный баланс и др. Синтез и секреция Т. регулируются тиреотропином. В норме ежедневная секреция Т. у человека составляет ок. 70 мкг. Нарушение синтеза Т. приводит к тяжёлым эндокринным заболеваниям: недостаток Т. в организме — к кретинизму, микседеме, избыток — к тиреотоксикозу, или базедовой болезни.

$$\mathrm{HO{-}C_6H_2I_2{-}O{-}C_6H_2I_2{-}CH_2{-}CH(NH_2){-}COOH}$$

ТИСС, тис (*Taxus*), род деревьев и кустарников сем. тиссовых. Выс. 6—32 м, диам. до 1—2,5 м. Крона ширококоническая. Характерно отсутствие в листьях и древесине смоляных ходов. Мегастробилы б. ч. с одним семязачатком. Зрелое семя окружено красным или розовым, реже жёлтым мясистым бокаловидным присемянником, напоминает ягоду. Размножается Т. семенами (разносят птицы и мелкие грызуны), в культуре — черенками и отводками; даёт пнёвую поросль. Живут до 3—4 (возможно и более) тыс. лет. Ок. 10 видов, в Европе на Кавказе, в Малой и Вост. Азии, в Сев. Америке. Растут в хвойных или хвойно-широколиств. лесах, реже образуют чистые заросли. В СССР — 2 вида. Т. ягодный, или европейский (*T. baccata*), в Белоруссии (Беловежская Пуща), на Украине (Буковина), в Крыму и на Кавказе. Дерево выс. до 32 м. Древесина красновато-бурая, твёрдая, прочная, не подвержена гниению, устойчива к поражению насекомыми и грибами; высоко ценится в мебельном и токарном произ-ве. Растёт медленно. Всё растение ядовито (содержит алкалоид таксин). Культивируют в СССР, гл. обр. в юж., юго-зап. р-нах. Т. остроконечный (*T. cuspidata*) растёт на юге Д. Востока. Оба вида в Красной книге СССР. См. рис. 5 в табл. 13.

ТИ́ССОВЫЕ, тисовые, порядок (Taxales) и семейство (Taxaceae) хвойных растений. Известны с позднего триаса. Вечнозелёные, двудомные, редко однодомные деревья или кустарники. Листья очередные, на боковых горизонтальных побегах — двурядные, ланцетные или линейные. Микростробилы б. ч. одиночные, реже в серёжковидных, колосо- или шаровидных (головчатых) собраниях, в пазухах листьев. Мегастробилы одиночные, не образуют шишек, реже (у головчатотисса — *Cephalotaxus*) в маленьких шишках. Семена окружены мясистым бокальчатым присемянником. Размножаются семенами, в культуре — прививкой. В порядке 2 сем.: тиссовые и головчатотиссовые (Cephalotaxaceae). В сем. Т.— 5 родов, ок. 20 видов, в Сев. полушарии, 2 вида незначительно заходят в Юж. полушарие; растут в лесах, реже почти чистыми зарослями. В СССР 1 род — тисс. Древесина Т. идёт на мебель и токарные изделия. Разводят как декоративные. Семена нек-рых Т. используют в пищу.

ТИТАНОЗУ́ХИ (Titanosuchoidea), надсемейство вымерших пресмыкающихся подотр. дейноцефалов. Известны из поздней перми Юж. Африки, в СССР — Волги и Приуралья, гл. обр. близ г. Очёр (*Очёрская фауна*). Дл. до 3—4 м. Для хищных Т. (титанофонеус и др.) характерны хорошо развитые клыки, у растительноядных (эстемменозух и др.) клыки сильно утолщены. Амфибиотич. и наземные животные. 5 сем., ок. 30 видов.



Скелет титанофонеуса *Titanophoneus potens* (реконструкция).

ТИ́ФИИ (*Tiphia*), род ос надсем. Scolioidea. Дл. обычно 5—10 мм. Ок. 200 видов, распространены широко; в СССР видовой состав изучен слабо. Паразитируют на личинках пластинчатоусых жуков. Самка временно парализует личинку, яйцо приклеивается к постоянному для каждого вида месту на теле хозяина. Т. используют для биол. борьбы с хрущами.

ТИХОГЕНЕ́З (от греч. týchē — случайность, стечение обстоятельств и ...*генез*), эволюция организмов, основанная на случайных изменениях. Термин «Т.», введённый Г. Осборном в 1929, применяется сторонниками концепций изначальной направленности эволюции (см. *Номогенез*, *Ортогенез*) по отношению к теориям (гл. обр. дарвинизму), в к-рых направленность эволюц. процесса рассматривается как результат деятельности естеств. отбора на базе случайных ненаправленных наследств. изменений.

ТИХОХО́ДКИ (Tardigrada), тип беспозвоночных. В строении сочетают черты кольчатых червей и членистоногих. Ископаемые Т. известны с мела. Тело короткое (дл. 0,1—1,2 мм), голова не обособлена, 4 пары нечленистых бугорковидных ножек с коготками. Передвигаются медленно. Покровы с кутикулой. Пищеварит. система начинается ротовой полостью с парой острых стилетов для прокалывания клеточных оболочек водорослей, мхов, мелких животных, к-рыми Т. питаются; имеется пара слюнных желёз и в задней части 2 выпячивания, иногда сравниваемые с мальпигиевыми сосудами. Дыхание кожное. Раздельнополые. Развитие прямое, с линьками. Яйца откладывают во время линьки в старую кутикулу. Нервная система — надглоточный ганглий и брюшная нервная цепочка, мускулатура — из отд. пучков гладких мышц. По одной из классификаций, 2 отряда, ок. 300 видов, повсеместно в пресных водах, сырых почвах и мхах, изредка в море; в СССР — ок. 140 видов. Наземные Т. способны впадать в анабиоз и т. о. переносить неблагоприятные условия окружающей среды; в эксперименте выдерживают кратковрем. нагревание до 150 °С, длит. (неск. часов) охлаждение до —270°С, высушивание длительностью до 2 лет, высокие дозы ионизирующей радиации.

ТКА́НЕВАЯ ЖИ́ДКОСТЬ, интерстициальная жидкость, содержится в межклеточных и околоклеточных пространствах тканей и органов у позвоночных. Наряду с кровью и лимфой составляет внутр. среду организма. Из Т. ж. клетки получают питат. вещества и отдают в неё продукты обмена. Характеризуясь постоянством состава (он специфичен для отд. органов), Т. ж. предохраняет клетки органов и тканей от воздействий, связанных с изменением состава крови. Объём Т. ж. у человека составляет в среднем 26,5% массы тела. Оттекая от органов в лимфатич. сосуды, Т. ж. превращается в лимфу. Иногда к Т. ж. относят спинномозговую, суставную плевральную жидкости, а также содержимое передней камеры глаза.

ТКА́НЕВАЯ СОВМЕСТИ́МОСТЬ, гистосовместимость, состояние, при к-ром клетки или органы особи (донора) приживаются и функционируют во внутр. среде др. особи (реципиента). Соответственно отторжение иммунной системой реципиента донорских клеток, тканей или органов, а также разрушение донорскими иммунокомпетентными клетками тканей реципиента является проявлением тканевой несовместимости. Т. с. определяется генетически обусловленным сходством антигенного состава клеток донора и реципиента. Благодаря генетич. идентичности полностью совместимы ткани однояйцевых близнецов и однополых особей, принадлежащих к одной и той же инбредной линии животных. Т. с. имеет место также у химер, возникших в эмбриональном или раннем постнатальном периоде, либо после радиационного или медикаментозного подавления иммунитета, в результате формирования специфич. иммунологич. толерантности к чужеродным антигенам Т. с. За исключением этих весьма редких состояний, в природе наблюдается универсальная несовместимость тканей, к-рая отражает балансированный полиморфизм по кодоминантным генам гистосовместимости в свободно скрещивающихся популяциях. Эти гены кодируют структуру нек-рых мембранных гликопротеидов (антигенов гистосовместимости), расположенных на поверхности всех ядросодержащих клеток. Наиб. значение имеют гены гл. комплекса гистосовместимости. У человека этот комплекс занимает область на 6-й хромосоме и имеет 6 сублокусов (A, B, C, DR, DP и DQ), каждому из к-рых принадлежит до 40 аллельных генов. Каждый аллель кодирует индивидуальный антиген гистосовместимости. Наиб. изучены антигены сублокусов A, B, C, относящиеся к I классу и участвующие в трансплантационном иммунитете; они в большем кол-ве присутствуют на мембранах лимфоцитов, а в меньшем — в мышечной, соединит. и нервной тканях. Антигены сублокусов DR, DP, DQ относятся ко II классу. Они обнаруживаются на мембранах макрофагов, B-лимфоцитов, активированных T-лимфоцитов, тромбоцитов, спермatозоидов и клеток эпителия. Осн. их функция — участие в механизмах иммунологич. распознавания чужеродных структур, в осуществлении и регуляции иммунного ответа. С помощью типирования антигенов гистосовместимости подбирают совместимые ткани для трансплантации, исключают отцовство, диагностируют наследств. дефекты обмена веществ.

● Снелл Дж., Доссе Ж., Нэтенсон С., Совместимость тканей, пер. с англ., М., 1979; Basic immunogenetics, 3 ed., N. Y., 1984.

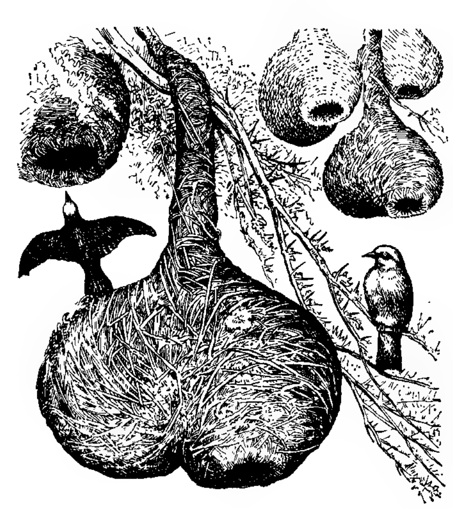
ТКАНЬ (лат. textus, греч. histós), у **животных** — система клеток, сходных по происхождению, строению и функциям в организме, а также межклеточных веществ и структур — продуктов их жизнедеятельности. Выделяют 4 типа Т., соответствующие осн. соматич. функциям организма: эпителий, соединительную, мышечную, нервную. Развитие каждого типа Т. (гистогенез) — результат дифференцировки, т. е. становления черт специализации у клеток-предшественников, детерминированных в эмбриогенезе для развития определ. типа Т. Часто гистогенез может продолжаться и у взрослых организмов, обеспечивая регенерацию, а иногда и рост Т. Специфические для каждого организма функции осуществляются обычно одной Т. или нек-рыми специализир. её клетками. Но в любом органе взаимодействуют разл. Т., способствуя трофике и координации осн. функц. элементов; особенно тесно в функц. отношении связаны нервная и мышечная Т. У низших многоклеточных функции Т. не столь строго детерминированы, как у высших. Строение Т. одного типа (напр., наиболее высоко специализир. нервной Т.) может значительно варьировать как в разных частях организма, так и у организмов разл. уровней организации. Эволюция организмов привела к специализации клеток и взаимообусловленности их функционирования в многотканевой системе. Комплексы клеток совместно работающих Т. образуют в органах многочисл. структурно-функц. единицы (напр., печёночную дольку, нефрон). В эксперименте, моделируя окружение клеток, можно не только обеспечить жизнь Т. вне организма, но и мн. гистогенезы (см. *Культура тканей*), что стало одним из осн. совр. методов изучения тканей. Т. животных изучает *гистология*.

Т. растений — система клеток, структурно и функционально взаимосвязанных друг с другом и обычно сходных по происхождению. Если Т. состоит из одного типа клеток, её наз. простой (напр., колленхима), если из разных — сложной (напр., эпидерма). Одна из особенностей растений — способность к длит. росту — определяется наличием у них образовательных Т. — меристем, к-рые дают начало постоянным Т. Существуют разл. классификации Т., основанные на их происхождении, функциях, морфологии и др. Меристемы на верхушках корня и побега обеспечивают их первичный рост и наз. первичными. Дальнейшее разрастание стебля и корня по диаметру (вторичный рост) обеспечивается вторичными меристемами — камбием и феллогеном. Соответственно, постоянные Т. будут первичными, если начало им дали первичные меристемы, или вторичными, если они происходят от вторичных меристем. Обычно различают 3 системы постоянных Т.: покровную, проводящую и основную, начало к-рым при первичном росте дают соответственно протодерма, прокамбий и осн. меристема. У одного и того же растения на разных органах и в разные периоды морфо- и онтогенеза покровная система может быть представлена первичными Т. (эпидермой, эпиблемой, или ризодермой, экзодермой, а также веламеном — наружной Т. т. н. воздушных, реже почвенных корней, к-рая выполняет защитную и всасывающую функции) и вторичной Т. (перидермой — защитной Т., образующейся гл. обр. на многолетних осевых органах, претерпевающих вторичное утолщение). Третичной покровной Т. наз. корку, образующуюся на многолетних корнях и древесных стеблях при отмирании наружных перидерм и заключённых между ними других Т. коры. Проводящая система состоит из 2 типов Т.: первичной и вторичной флоэмы, и первичной и вторичной ксилемы. Основная система включает первичные паренхимные Т. — хлоренхиму, аэренхиму и механические Т. — колленхиму и склеренхиму. Различают также выделит. структуры, группы клеток или одиночные клетки (*идиобласты*), включаемые в другие Т., систему проветривания (совокупность межклетников, устьиц и чечевичек). Т. растений изучает *анатомия растений*.

● Атлас ультраструктуры растительных тканей, Петрозаводск, 1980; Шубникова Е. А., Функциональная морфология тканей, М., 1981.

ТКАЧИ́ (*Ploceus*), род ткачиковых. Дл. в среднем 15 см. Брачное оперение птиц (самцов) с яркими, чаще жёлтыми пятнами, самки буроватые. 57 видов, распространены преим. в Африке (к Ю. от Сахары), лишь 5 видов в Юж. Азии (от Индостана к В. до Малакки и о. Калимантан). Гнездятся в период дождей. Крытые гнёзда вьют на концах ветвей, на кустах или на верхушках высоких стеблей сахарного тростника и др. трав. Гнездо строит самец, самка помогает лишь в конце работы. Конструкция гнезда различна, наиб. сложные имеют вид реторты. См. рис. на стр. 634.

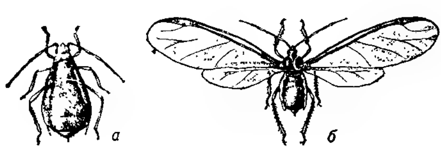
ТКА́ЧИКОВЫЕ (Ploceidae), семейство певчих воробьиных. Объединяет довольно разнообразных по внеш. облику птиц. Дл. тела 7,6—30 см; хвост от короткого до очень длинного. Клюв конический. Оперение от скромной «воробьиной» окраски до яркой красной или синей. 65 родов с 259—270 видами. Объём семейств понимается различно — иногда райских вдовушек и вьюрковых ткачиков (Estrildinae) выделяют в отд. семейства. Распространены в осн. в субтропиках и тропиках Вост. полушария,



Гнёзда капского ткача (*Ploceus capensis*).

наиб. богата фауна Африки; домовый и полевой воробьи распространены далеко на С. В СССР — 5 родов, 12 видов, в т. ч. 11 гнездящихся: 7 видов рода воробьёв и др. Т. обитают на открытых ландшафтах, избегая сплошных лесов. Стайные, часто колониальные птицы. Гнёзда на деревьях, иногда сложные висячие (напр., у ткачей) или громадные общественные; часто гнездятся в дуплах, расселинах скал, в норах или строениях. Нек-рые Т.— гнездовые паразиты (райские вдовушки). Кормятся преим. на земле, гл. обр. зерноядные; птенцов выкармливают насекомыми. Нек-рые хорошо поют. Многие Т. повреждают зерновые посевы. Для борьбы с красноклювым ткачиком (*Quelea quelea*) применяли даже огнемёты, т. к. птицы уничтожали св. 50% урожая. 4 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП. См. рис. 19—22, 24, 26 в табл. 46.

ТЛЁВЫЕ, т л и (Aphidinea), подотряд насекомых отр. равнокрылых. Дл. 0,5—6 мм. Покровы мягкие. Ротовой аппарат колюще-сосущий, крыльев 2 пары, есть



Самки черёмухо-овсяной тли (*Rhopalosiphum padi*): *а* — бескрылая; *б* — крылатая.

бескрылые формы. 2 надсем.: собственно Т. (Aphidoidea) и хермесовые (Adelgoidea). Ок. 2500 видов, в СССР известно ок. 1000 видов. Живут колониями. Отличаются резко выраженным полиморфизмом и сложным циклом развития. Т. делят на 3 группы в соответствии с осн. типами биол. циклов. У о д н о д о м н ы х Т. зимуют яйца, из к-рых выходят девственные самки-основательницы, дающие начало ряду партеногенетич. бескрылых поколений путём живорождения; летом появляются крылатые самки-мигранты и образуют новые колонии на растениях того же вида; осенью развивается обоеполое поколение, самки к-рого откладывают зимующие яйца. У р а з н о д о м н ы х Т. крылатые самки летом переселяются на растения др. вида — вторичного хозяина, где дают ряд поколений бескрылых девственниц (переселенцев), а осенью крылатые самки возвращаются на первичного хозяина, где дают обоеполое поколение. Н е п о л н о ц и к л ы е Т. развиваются только на вторичном хозяине партеногенетически. У отд. видов наблюдаются отклонения от этих осн. типов. Многие Т., напр. ряд филлоксер, свекловичная тля, повреждают культурные растения.

ТМИН (*Carum*), род дву- и многолетних травянистых растений сем. зонтичных. Листья дважды- или триждыперисторассечённые. Цветки белые, розовые или пурпурные. Плод — овальный или продолговатый с тонкими рёбрами. Ок. 30 видов, в Евразии; в СССР — 10 видов. Широко распространён Т. обыкновенный (*C. carvi*), на сухих лугах, в разреженных лесах. Возделывается (в СССР на Украине) как эфирномасличное (3—7% тминного масла в семенах) и пряное (семена и листья) растение умеренного климата. В Европе культивируют с нач. 19 в. См. рис. 1 при ст. *Зонтичные*.

ТОГАВИ́РУСЫ (Togaviridae), семейство РНК-содержащих сферических вирусов из группы *арбовирусов*. Диам. вирусных частиц 40—70 нм; нуклеокапсид икосаэдрический, в липопротеидной оболочке. Содержат единств. одноцепочечную линейную молекулу РНК (мол. м. 4 млн.), обладающую инфекционностью. Размножаются в цитоплазме клеток членистоногих, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих. Многие Т. передаются членистоногими. Вызывают болезни у животных и человека с поражением разл. органов и систем. 4 рода, в т. ч. альфавирусы и флавивирусы.

ТО́ДИЕВЫЕ, п л о с к о к л ю в ы (Todidae), семейство ракшеобразных. Дл. 9—12 см. Клюв тонкий, длинный, слегка уплощённый, в углах длинные щетинки. Оперение сверху ярко-зелёное, на горле красное пятно. 1 род *Todus* с 5 видами, встречаются только на Б. Антильских о-вах. Держатся в кустах на опушках, по берегам рек или на склонах холмов. Гнездятся в норах на береговых обрывах. Питаются гл. обр. насекомыми. В кладке 2—3 яйца.

ТОК, т о к о в и щ е, место, на к-ром собираются для токования полигамные виды птиц (напр., тетерев, глухарь, дупель, дрофа, стрепет). Как правило, оно постоянно в течение ряда лет (иногда десятилетий). Т. называют также сам процесс токования птиц.

В этологии под термином «Т.» понимают групповое брачное демонстративное поведение самцов промискуитетных видов животных в период размножения, реализующееся на определённой территории (токовище), где происходит их встреча с самками. На токовище существует строгая иерархия токующих самцов, к-рая определяет пространственную и демографическую структуру Т. Помимо птиц (представители 10 из 141 сем.) такое поведение известно среди млекопитающих — у нек-рых рукокрылых и у 2 видов антилоп. Аналоги истинного Т. существуют у ряда насекомых (напр., стрекозы), хвостатых (тритоны) и бесхвостых (настоящие лягушки) земноводных.

ТОКОВА́НИЕ, особое поведение птиц в начале брачного периода, способствующее привлечению самки или самца и подготавливающее их к спариванию. Т. выражается в пении, токовых полётах, сопровождаемых сложными эволюциями (пикирование, переворачивание в воздухе через крыло), позах, демонстрирующих яркое оперение или кожные выросты на голове (напр., красные «брови» у белых куропаток и тетеревов), драках и «турнирах», сооружении ложных гнёзд и беседок и т. д. (см. *Ритуал*). Самцы вальдшнепа во время Т. («тяги») на утренней и вечерней заре, «хоркая» и «цикая», пролетают над лесными полянами. Бекасы пикируют в воздухе, издавая при помощи рулевых перьев громкое «блеяние». Водные птицы (утки, поганки, гагары) токуют на воде, принимая своеобразные позы. У полигамных птиц (турухтанов, дупелей, тетеревов и др.) самцы собираются на токовых площадках отдельно от самок, держащихся поодаль, бегают на площадке, развёртывая веером хвосты или «воротники», «бормочут», дерутся или устраивают безобидные «турниры». У полиандров (кулики-плавунчики, цветные бекасы, трёхперстки) токуют самки. У моногамных птиц самец токует около самки.

ТОКОФЕРО́ЛЫ, в и т а м и н Е, группа соединений, обладающих активностью α-токоферола; производные хромана. Широко распространены в природе α-, β- и γ-токоферолы. Синтезируются растениями (богаты ими растит. масла).

HO, CH_3, H_3C, CH_3, O, CH_3, $-CH_2-(-CH_2-CH_2-\overset{CH_3}{CH}-CH_2-)_3-H$

α-токоферол

Животные и человек получают Т. с пищей. Полагают, что они действуют как антиоксиданты, тормозящие свободнорадикальное автоокисление ненасыщенных липидов биол. мембран. Недостаток Т. ведёт к бесплодию, мышечной дистрофии, некрозу печени и энцефаломаляции, анемии и нарушению зрения у детей. Суточная потребность человека 10—20 мг α-Т. Биол. активность β- и γ-изомеров в 5—10 раз ниже.

ТОКСИ́НЫ (от греч. toxikón — яд), ядовитые вещества, образуемые нек-рыми микроорганизмами, растениями и животными. По химич. природе — полипептиды и белки. Иногда термин «Т.» распространяется и на ядовитые вещества небелковой природы (в частности афлатоксины — производные кумаринов). Обладают антигенными свойствами. Наиб. изучены микробные Т., среди к-рых различают экзо- и эндотоксины. Э к з о т о к с и н ы (простые белки) образуются грамположительными патогенными бактериями и выделяются в окружающую среду во время их роста (т. н. истинные экзотоксины), а также нек-рыми грамотрицательными бактериями (эти экзотоксины выделяются в окружающую среду лишь после гибели и лизиса бактериальных клеток). Гены, определяющие синтез экзотоксинов, во мн. случаях локализованы в плазмидах или профагах, к-рые несёт бактерия, а не в бактериальной хромосоме. Все экзотоксины обладают высокоспецифич. токсич. действием. Нек-рые вызывают столбняк (тетанич. Т.), ботулизм (неск. типов ботулинич. Т.), дифтерию (дифтерийный Т.) и др. заболевания. Э н д о т о к с и н ы (сложные белки — комплексы липополисахаридов с белками) находятся в наруж. слоях клеточных стенок всех патогенных грамотрицательных бакте-

рий. Действие их на организм относительно неспецифично. К важнейшим эндотоксинам относятся Т., выделяемые возбудителями брюшного тифа и паратифов, дизентерии и др.

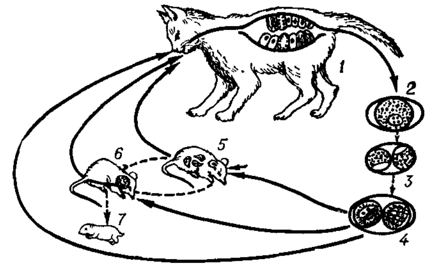
Из Т. животного происхождения наиб. изучены белковые Т. пчелиного и змеиного (бунгаротоксин, кобротоксин) ядов, а также яда некоторых пауков и скорпионов. К важнейшим Т. растит. происхождения (фитотоксинам) относятся полипептиды из семян клещевины (рицин) и абруса (абрин).

Действие Т. на организм может быть различным. Нейротоксины (тайпотоксин из яда австралийского тайпана, бунгаротоксины, нек-рые бактериальные экзотоксины) блокируют нервную передачу; цитотоксины (нек-рые Т. змеиных ядов, α-Т. *Clostridium perfringens*, α-Т. *Staphylococcus aureus* и др.), многие из к-рых, видимо, действуют как гидролитич. ферменты, разрушают клеточные мембраны и вызывают лизис разл. клеток (в т. ч. эритроцитов, отчего нек-рые из них наз. гемолизинами); Т.-ингибиторы (напр., дифтерийный Т.) подавляют активность определ. ферментов в клетке и нарушают т. о. процессы обмена веществ; Т.-ферменты (фосфолипазы, протеазы, гиалуронидазы и др.) гидролизуют важнейшие соединения организма. Из Т. можно получить неядовитые анатоксины, сохраняющие антигенные свойства и применяемые для выработки иммунитета к Т.

● Далин М. В., Фиш Н. Г., Белковые токсины микробов, М., 1980.

ТОКСО́БНОСТЬ (от греч. toxikón — яд), способность организмов существовать в водах, содержащих токсич. вещества минер. или органич. происхождения. Рост пром-сти вызвал необходимость создания системы биол. оценки качества вод не только по загрязнению их природными органич. веществами (см. *Сапробность*), но и токсич. веществами пром. и др. стоков. В зависимости от степени загрязнения водоёмов токсич. веществами различают поли-, мезо- и олиготоксобную зоны, заселяемые организмами, выносящими соответственно сильную, среднюю и слабую степень токсич. загрязнения водоёмов. Водоёмы или их зоны, к-рые загрязнены настолько, что гидробионты в них полностью отсутствуют, наз. гипертоксобными.

ТОКСОПЛА́ЗМЫ (*Toxoplasma*), род простейших подкл. кокцидий. Единств. достоверный вид — *T. gondii*. Внутриклеточный паразит органов и тканей позвоночных животных и человека. Возбудитель тяжёлого заболевания — токсоплазмоза. Цикл развития факультативно гетероксенный, с включением промежуточного хозяина (человек, мыши и др. млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся, всего ок. 350 видов). Промежуточные хозяева заражаются ооцистами Т., имеющими структуру изоспор. Спорозоиты Т. дают начало внекишечному развитию, включающему стадии эндозоита (тахизоита, преим. в клетках ретикуло-эндотелиальной системы) и цистозоита (брадизоита, преим. в головном мозге), к-рые размножаются путём эндодиогении (форма внутр. почкования). Дальнейшее развитие цистозоитов идёт в кишечнике окончат. хозяина (представители сем. кошачьих), где происходят бесполое размножение (мерогония), гаметогенез, оплодотворение и образование ооцист. Поедание ооцист Т. кошкой ведёт вначале к внекишечному развитию, к-рое лишь вторично переходит в кишечную фазу цикла. Возбудитель передаётся конгенитально (от матери к плоду), а также от одного промежуточного хозяина к другому при поедании цистных стадий (напр., при поедании человеком плохо проваренного мяса животных).



Цикл развития и способы заражения *Toxoplasma gondii*: *1* — кошка — окончательный хозяин, в котором происходит мерогония, гаметогенез, копуляция гамет и образование ооцист; *2*, *3*, *4* — этапы развития (споруляции) ооцист (по две спороцисты, в каждой из которых по четыре спорозоита) во внешней среде; *5* — мышь — промежуточный хозяин, в котором протекает внекишечное бесполое развитие — формирование эндозоитов; *6* — развитие цисты в головном мозгу матери; *7* — внутриутробное заражение плода.

ТОЛА́Й, заяц-песчаник (*Lepus tolai*), млекопитающее сем. зайцевых. Иногда выделяют 2 вида Т. Дл. тела до 55 см, масса до 2,5 кг. Ареал — Азия и, возможно, Африка; в СССР — от сев.-вост. Каспия на В. через Юж. Казахстан, Ср. Азию, Алтай до Забайкалья. Обитает в пустынях и полупустынях, а также в степях и горах, включая альп. зону. 3—4 раза в год рождает 3—6 детёнышей, иногда до 10. Местами повреждает с.-х. культуры. Промысловое значение невелико.

ТОЛЕРА́НТНОСТЬ (от лат. tolerantia — терпение) иммунологическая, отсутствие или ослабление иммунологич. ответа на данный антиген при сохранении иммунореактивности организма ко всем прочим антигенам. Термин введён в 1953 П. Медаваром для обозначения «терпимости» иммунной системы организма. Благодаря Т. к собственным антигенам иммунная система здорового организма не образует антител, к-рые могли бы повредить клетки и ткани организма. Физиол. состояние Т. к аллоантигенам плода, по-видимому, возникает при беременности. Физиол. взаимная Т. к групповым антигенам крови может возникнуть также у разнояйцевых близнецов в результате внутриутробного обмена кроветворными клетками. Т. к бактериальным и вирусным антигенам наблюдается при скрытых, или латентных, инфекциях. При пересадках органов и тканей судьба трансплантата определяется тем, насколько полной и длительной будет искусственно создаваемая у реципиента Т. к антигенам гистосовместимости донора.

Полное устранение или подавление жизнедеятельности определ. клона иммунокомпетентных клеток приводит к необратимой Т., к-рая особенно легко возникает, если ввести избыток антигенов в период незрелости иммунной системы (во время внутриутробного развития или в первые сутки после рождения). У взрослых особей можно создать Т. при общем подавлении иммунокомпетентных клеток ионизирующим облучением или иммунодепрессантами. В то же время, если вводить в организм малые дозы растворимых (мономерных) дезагрегированных антигенов, можно вызвать обратимую Т. Молекулы таких антигенов, по-видимому, соединяются с встроенными в мембрану лимфоцитов молекулами иммуноглобулинов (с «распознающими рецепторами») и блокируют их. Обратимую Т. вызывают также комплексы антиген — антитело. Существуют особые Т-лимфоциты («супрессоры»), к-рые активно сдерживают иммунный ответ других Т- и В-лимфоцитов, а также фагоцитов. Имеется форма Т., при к-рой образование антител осуществляется нормально, однако все без остатка антитела связываются антигеном, сохраняющимся в тканях. Т. можно вызвать также, вводя избыток антител, к-рые либо «перехватывают» молекулы антигена на их пути к распознающим лимфоцитам, либо экранируют антиген от иммунокомпетентных клеток.

Т. также называют способность организма переносить неблагоприятное влияние того или иного фактора среды.

ТОЛКУ́НЧИКИ, толкуны, плясуньи (Empididae), семейство прямошовных короткоусых. Дл. 2—15 мм. Ок. 2800 видов, распространены широко, особенно многочисленны в лесах; в СССР — ок. 260 видов. Летом Т. роятся («толкутся») в воздухе, исполняя сложные брачные танцы. Преим. хищники, питаются мелкими насекомыми. Взрослые Т. встречаются на листьях и стволах деревьев, на цветках. Личинки развиваются в почве, лесном перегное; у нек-рых видов личинки водные.

ТОЛОКНЯ́НКА (*Arctostaphylos*), род растений сем. вересковых. Вечнозелёные кустарники и кустарнички, редко деревья. Цветки в кистях, поникающие, розовые, с кувшинчатым венчиком. Ок. 70 видов (по др. данным, св. 30), в умеренном и арктич. поясах Сев. полушария, гл. обр. в Сев. Америке. В СССР 1 вид — Т. обыкновенная, или медвежье ухо, медвежья ягода (*A. uva-ursi*),— стелющийся кустарничек, похожий на бруснику; растёт почти повсеместно (за исключением крайнего юга) в сосновых борах, лиственничных редколесьях, зарослях кедрового стланика, обычно на песчаных почвах. Цветки появляются по мере стаивания снега. Светолюбива, размножается семенами и вегетативно. Плоды — мучнистые красные ягоды, служащие кормом для медведя и нек-рых птиц. Листья применяют как лекарств. средство. Дубильное растение. См. рис. 5 при ст. *Вересковые*.

ТО́ЛСТАЯ КИШКА́, толстый отдел кишечника (intestinum crassum), конечная часть кишечника наземных позвоночных животных и человека, начинающаяся от тонкой кишки и заканчивающаяся у земноводных, пресмыкающихся, птиц и однопроходных млекопитающих клоакой, а у остальных млекопитающих — анальным отверстием. Обильная, специфичная для каждого вида животных микрофлора, обитающая в Т. к., обеспечивает разложение клетчатки, защиту организма хозяина от патогенных микроорганизмов, участвует в синтезе ряда витаминов (напр., группы В) и др. биологически активных соединений. В Т. к. происходит интенсивное всасывание воды и формирование кала. У земноводных, пресмыкающихся и птиц Т. к. представлена прямой трубкой (прямая кишка). Слизистая оболочка Т. к. у птиц снабжена ворсинками и криптами; у млекопитающих она содержит лимфатич. фолликулы и крипты, ворсинки у взрослых особей отсутствуют (кроме рукокрылых и насекомоядных). У млекопитающих Т. к. прикреплена к корот-

кой брыжейке и малоподвижна. Как правило, она короче и объёмистее тонкого отдела и разделена на слепую, ободочную и прямую кишки. Форма и размеры слепой и ободочной кишок связаны с типом питания животных. Наиб. развиты они у травоядных животных с однокамерным желудком. Наименее развита Т. к. у плотоядных животных. См. также ст. *Кишечник* и рис. при ней.

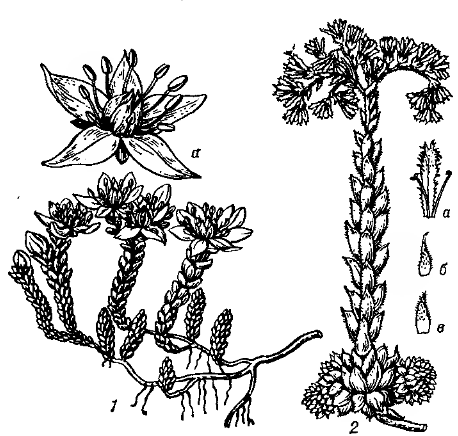
ТОЛСТОГОЛО́ВКИ (Hesperiidae), семейство бабочек. Голова и туловище толстые, крылья относительно короткие. Ок. 3500 видов, распространены широко; в СССР — св. 60 видов. Активны днём, но в полёте напоминают ночных бабочек (не порхают). Гусеницы утолщённые, иногда веретеновидные, живут между сплетёнными листьями или открыто. Окукливание в слабом коконе. Зимуют гусеницы ср. возрастов, реже куколки. Обычны Т. розоцветная [*Pyrgus* (*Hesperia*) *malvae*], крылья в размахе 20—26 мм, Т.-запятая (*Erynnis comma*) — 27—32 мм и др. См. рис. 7,8, 8а в табл. 26.

ТОЛСТОКЛЮ́ВЫЕ СИНИ́ЦЫ (Paradoxornithidae), семейство певчих воробьиных, иногда как подсем. включаются в сем. мухоловковых. Дл. 10—27 см. Клюв у большинства Т. с. вздутый, жёлтого цвета. Хвост ступенчатый. 4 рода с 19 видами, в Юго-Вост. Азии, 1 вид в Европе и степной зоне Азии. В СССР 3 вида: усатая синица (*Panurus biarmicus*), сутора (*Suthora webbiana*) и тростниковая сутора. Живут оседло или кочуют, вне периода гнездования держатся стайками. Обитатели зарослей кустарников или тростника. Гнёзда чашевидные или крытые, с боковым входом. В кладке 2—4, у усатой синицы до 7 яиц. Питаются насекомыми и семенами. В Красных книгах МСОП (1 вид и 1 подвид) и СССР (1 вид).

ТОЛСТОЛО́БИКИ, толстолобы (Hypophthalmichthynae), подсемейство пресноводных рыб сем. карповых. Дл. до 1 м (редко больше), масса до 20—35 кг. Жаберные перепонки иногда сращены между собой и образуют сетку (род *Hypophthalmichthys*). На брюхе киль, идущий от горла, или его нет (род *Aristichthys*). 2 рода с 2 видами (по др. данным, 3 вида), в реках Вост. и Юго-Вост. Азии. В СССР 2 вида: белый Т. (*H. molitrix*) и пёстрый Т. (*A. nobilis*), в басс. Амура. Половой зрелости достигают в 5—7 лет. Нерест летом, во время паводка. Плодовитость 490—540 тыс. икринок. Икра пелагическая. Молодь питается зоопланктоном, затем фитопланктоном (белый Т.) или переходит на смешанное питание (пёстрый Т.). Акклиматизированы во мн. р-нах СССР и во мн. странах. Объект промысла и прудового разведения. См. рис. 26 в табл. 33.

ТОЛСТОТЕ́ЛЫ, гверецы, колобусы (*Colobus*), род тонкотелых обезьян. Дл. от 40 до 70 см. Хвост длиннее тела, пушистый, обычно с кисточкой на конце. Первый палец кисти редуцирован. Нос несколько выступает и загнут книзу. Волосяной покров взрослых животных часто из длинных густых шелковистых волос, в цвете к-рых сочетаются тёмные и светлые тона; детёныши рождаются белыми. Чёрное лицо обрамлено белыми волосами, на щеках бакенбарды, переходящие в бороду. 3 подрода. Чёрно-белые Т. (*Colobus*) объединяют 2 вида: королевский колобус (*C. polycomos*), с 12 подвидами, и абиссинский колобус, или гвереца (*C. guereza*), с 10 подвидами. Зелёные Т. (*Procolobus*) — с единств. видом *C. verus*. Красные Т. (*Piliocolobus*) объединяют 2 вида: красный колобус (*C. badius*), с 19 подвидами, и колобус Кирка, или занзибарский (*C. kirkii*). Обитают в Африке (от Сенегала до Эфиопии и к Ю. до Анголы и Танзании) в дождевых и горных тропич. лесах. Ведут древесный образ жизни. Активны ночью. Живут небольшими группами (до 20 особей). Характерен громкий тревожный крик. Ранее за Т. (особенно за абиссинским колобусом) усиленно охотились из-за красивого «меха», теперь численность животных сокращается гл. обр. из-за разрушения местообитаний (сведение лесов). 4 подвида красного колобуса, зелёный Т., королевский колобус — в Красной книге МСОП. См. рис. 12 в табл. 56.

ТОЛСТЯ́НКОВЫЕ (Crassulaceae), семейство двудольных растений порядка камнеломковых. Травы, полукустарники или кустарнички, обычно с сочными стеблями и мясистыми листьями. Цветки, обычно протандричные, опыляются мухами. Плод — б. ч. многолистовка. Большинство Т.— суккулентные ксерофиты, приспособленные к сухим местообитаниям, чаще каменистым. Характерно размножение корневищами, столонами, пазушными луковичками, у нек-рых (т. н. живородящих Т., напр. бриофиллума, каланхое) — придаточными почками по краям листьев. Ок. 1500 видов (35 родов), почти по всему земному шару, но преим. в Юж. Африке. В СССР — ок. 140 видов, 9—10 родов, в т. ч. очиток, молодило, родиола (*Rhodiola*), розеточница (*Rosularia*) и др. Лекарственные (родиола розовая, или золотой корень — *R. rosea*, каланхое, бриофиллум) и декоративные (эхеверия — *Echeweria*, толстянка — *Crassula*, очиток, молодило) растения. Розеточница вечнозелёная (*R. aizoon*) — в Красной книге СССР.



Толстянковые: *1* — очиток едкий (*Sedum acre*), цветущее растение (*а* — цветок); *2* — молодило отпрысковое (*Sempervivum soboliferum*), внизу из пазух розеточных листьев вырастают побеги в виде небольших розеток из сочных листьев (*а* — лепесток с тычинками, *б* — пестик, *в* — чашелистик).

ТОМА́Т, помидор (*Lycopersicon*), род травянистых или полукустарниковых однолетних или многолетних (в тропиках) растений сем. паслёновых. 3 вида (по др. данным, 7), в Юж. Америке (родина Т.). Возделывается повсеместно Т. обыкновенный (*L. esculentum*). Факультативный самоопылитель, размножается семенами, теплолюбив. В культуре ок. 2000 сортов и форм этого вида. В Юж. Америке был известен ацтекам как декор. и лекарств. растение; с сер. 16 в.— в Юж. Европе, где его начали употреблять в пищу; широко вошёл в культуру в 19 в. Первые сведения о Т. в России относятся к 1780. Иногда Т. относят к роду паслён.

ТО́НКАЯ КИШКА́, тонкий отдел кишечника (intestinum tenue), суженная часть кишечной трубки позвоночных животных и человека, расположенная между желудком и толстой кишкой. Наиб. длинный отдел желудочно-кишечного тракта, в к-ром совершается биохимич. переработка всех компонентов пищи и всасывание питат. веществ. Обособление Т. к. начинается у нек-рых костистых рыб с появлением складки слизистой оболочки, отделяющей среднюю кишку от задней. У бесхвостых земноводных эта складка формирует клапан, а у саламандр и жаб намечается слепой вырост, чётко обозначенный у пресмыкающихся. У земноводных и пресмыкающихся Т. к. не разделена на отделы, и выводные протоки печени и поджелудочной железы впадают в её переднюю часть. У птиц Т. к. увеличивается в длину, особенно у зерноядных, приобретает извитость, образуя двенадцатиперстную кишку. От толстой кишки она отделена двумя слепыми выростами. Её слизистая оболочка формирует истинные ворсинки и крипты и накапливает в себе лимфоидные элементы, образующие в конечных участках Т. к. лимфатич. фолликулы. У млекопитающих Т. к. прикреплена к длинной брыжейке, сложена в легкоподвижные многочисл. завитки и петли, заполняющие б. ч. брюшной полости. У плотоядных животных её длина составляет 80% от общей длины кишечника, у травоядных — 60—70%. Состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок, без резких границ переходящих друг в друга. В тощей кишке, содержащей большое кол-во ворсинок и крипт, составляющих единый транспортно-секреторный конвейер, осуществляется осн. переваривание и всасывание питат. веществ (поверхность ворсинок в ней составляет у человека 37 м², в двенадцатиперстной — 1,3 м², в подвздошной — 5,3 м²). Форма и длина ворсинок связаны с типом питания животных: наиб. длинные — у хищных, у всеядных и травоядных, особенно у жвачных,— короче. Для подвздошной кишки характерны лимфатич. фолликулы, образующие обширные лимфатич. полосы и пейеровы бляшки, к-рые обеспечивают защиту слизистой оболочки от микроорганизмов кишечника, регулируя их состав и численность, и принимают участие в пищеварит. и обменных процессах.

ТОНКОНО́Г, келерия (*Koeleria*), род растений сем. злаков. Многолетние травы с узкими листовыми пластинками. Колоски с 2—3 анемофильными цветками, в густых колосовидных метёлках. Ок. 50 близких видов, во внетропич. поясах обоих полушарий и в высокого-

Тонконог сизый (*Koeleria glauca*).

рьях тропиков. В СССР ок. 20 видов, по степям, лугам, разрежённым лесам, в тундре и альп. поясе гор. Размножаются семенами, к-рые разносятся ветром. Широко распространён Т. гребенчатый (*K. cristata*) — эдификатор равнинных и горных степей; хорошее сенокосное и пастбищное растение. Т. жестколистный (*K. sclerophylla*) — в Красной книге СССР.

ТОНКОПА́ЛЫЙ СУ́СЛИК (*Spermophilopsis leptodactylus*), млекопитающее сем. беличьих. Единств. вид рода. Дл. тела до 30 см, хвоста до 10 см. Окраска меха светло-песчаная, хвост снизу чёрный, с оторочкой из белых волос. Когти длинные, особенно на пальцах передних конечностей. В Ср. Азии и Казахстане, сев. части Ирана и Афганистана; в песчаных и лёссово-песчаных пустынях. Активен в течение всего года, образ жизни одиночный. Питается над- и подземными частями растений. Один раз (реже два) рождает 3—7 (обычно 5) детёнышей. Второстепенный объект пушного промысла. Может быть носителем возбудителей чумы и ряда др. болезней. См. рис. 2 при ст. *Грызуны*.

ТОНКОПА́НЦИРНЫЕ (Leptostraca), отряд высших раков. Известны с перми. Двускатный тонкий карапакс покрывает весь грудной и переднюю часть брюшного отдела. Овальный рострум подвижно сочленён с карапаксом. Глаза большие, стебельчатые. Грудные ноги — двуветвистые, 7 пар брюшных ног. Тельсон оканчивается вилочкой. Развиты антеннальные и максиллярные выделит. железы. 4 рода. Развитие прямое. Исключительно морские раки, сохранившие ряд примитивных черт. Фильтраторы. Большинство, в т. ч. *Nebalia bipes*, ведут придонный образ жизни на мелководьях, *Nebaliopsis typica*, дл. до 40 мм, обитает в толще воды на глуб. до 4—5 км. См. рис. 9 при ст. *Ракообразные*.

ТОНКОПРЯ́ДЫ (Hepialidae), семейство бабочек. Хоботка нет, передние и задние крылья сходны по строению. Усики очень короткие. Крылья в размахе обычно 2—15 см. Плодовитость до 30 тыс. яиц, к-рые откладывают во время полёта, россыпью в дернину. Гусеницы с 5 парами брюшных ног, развиваются неск. лет в почве, питаясь корнями растений, у нек-рых тропич. видов — в стволах деревьев. Ок. 250 видов; распространены широко, особенно многочисленны в тропиках. В СССР — 9 видов. Обычен хмелевый Т. (*Hepialus humuli*). На Кавказе и в Юж. Приморье встречаются крупные виды рода *Phassus*. Кавказский Т. (*P. schamyl*) — в Красной книге СССР. См. рис. 2 в табл. 27.

ТОНКОТЕ́ЛЫЕ ОБЕЗЬЯ́НЫ (Semnopithecidae, Presbytidae, Colobidae), подсемейство мартышкообразных. Ископаемые формы известны из плиоцена Европы и Передней Азии. Крупные (до 80 см), тонкого сложения обезьяны со стройным телом, длинными конечностями, особенно задними, и длинным хвостом. Кисти и стопы узкие, пальцы длинные. Волосяной покров густой, мягкий, у большинства — тёмных оттенков. У мн. Т. о. более длинные белые волосы образуют усы, бакенбарды, пучки по бокам головы и туловища, кисточки на хвосте и пр. Кожа конечностей и лица у мн. видов чёрная. Голова округлая, лицевой отдел слабо выступает вперёд. Защёчные мешки и седалищные мозоли отсутствуют или очень малы. Желудок из трёх отделов, приспособлен для переваривания больших количеств зелёных листьев — осн. корма Т. о. 6 родов: лангуры, ринопитеки, носачи, симиасы, пигатриксы, толстотелы; 24 вида. Обитают в Юж. и Юго-Вост. Азии, Африке (толстотелы). Древесные формы, хотя многие могут быстро передвигаться по земле. Живут стадами со слабо выраженной иерархией. Средства общения развиты слабо. Нек-рые Т. о. хорошо уживаются с обезьянами др. видов даже на одних и тех же кормовых местах. Половозрелость наступает в 3—4 года, беременность ок. 180 дней, рождают одного, реже двух детёнышей. В природе изучены слабо. В неволе выживают с трудом (трудно подобрать пищу, к к-рой они привыкли, или найти ей замену). 9 видов и 4 подвида в Красной книге МСОП. См. рис. 10—14 в табл. 56.

ТОНОПЛА́СТ (от греч. tónos — натяжение, напряжение и plastós — оформленный, вылепленный), мембрана, ограничивающая вакуоль растит. клетки. Обладает избирательной проницаемостью, способна к активному транспорту веществ. Возможно участие Т. в образовании лизосом. Вместе с нек-рыми др. компонентами клетки определяет её способность к осморегуляции. В случае расположения протопласта тонким слоем, выстилающим клеточную оболочку, Т. выступает как внутр. мембрана протопласта.

ТОНОФИЛАМЕ́НТЫ (от греч. tónos — натяжение, напряжение и *филаменты*), нитевидные структуры толщ. 10 нм в эпителиальных клетках; состоят, как правило, из белка прекератина. Обеспечивают механич. свойства эпителия. Пучки Т. образуют тонофибриллы.

ТО́НУС (лат. tonus, от греч. tónos — натяжение, напряжение), норм. («неутомляемое») состояние постоянного возбуждения нервных центров и длит. напряжения мышц; обеспечивает оптим. функц. состояние органов и тканей и поддержание определённого положения тела в пространстве. Т. н е р в н ы х ц е н т р о в поддерживается как афферентными нервными импульсами, непрерывно поступающими в ЦНС от периферич. рецепторов, так и действием разл. химич. раздражителей (напр., гормонов, медиаторов, CO_2), содержащихся в крови. П а с с и в н ы й м ы ш е ч н ы й Т. зависит от вязкоэластич. свойств мышцы, а а к т и в н ы й м ы ш е ч н ы й Т. — от числа сокращающихся мышечных волокон, к-рые возбуждаются под действием нервных импульсов, возникающих в двигат. нейронах спинного мозга. Их активность поддерживается и регулируется импульсами, исходящими как из высших центров (напр., ретикулярной формации ствола мозга), так и от проприоцепторов, находящихся в самих мышцах. Ср. *Тетанус*.

ТОПИНА́МБУР, з е м л я н а я г р у ш а, п о д с о л н е ч н и к к л у б н е н о с н ы й (*Helianthus tuberosus*), многолетнее растение рода подсолнечник. Стебель прямой, крепкий, опушённый, выс. до 3 м. Листья яйцевидные, также опушённые. Жёлтые соцветия — корзинки диам. 6—10 см, похожи на соцветия подсолнечника. На столонах мощной корневой системы образуются клубни (белые, жёлтые, фиолетовые, розовые). Родина Т. — Сев. Америка, где он был введён в культуру ещё до прихода европейцев (позднее был вытеснен картофелем). В Европе появился в 17 в. (завезён во Францию одновременно с бразильскими индейцами из племени тупинамбас, отсюда назв.). Ценное кормовое, а также пищ. и технич. растение. Культивируется в США, Франции, Великобритании, Швеции, Норвегии; в СССР — в юж., центр. и сев.-зап. р-нах и Прибалтике. Одичавший Т. встречается на Ю. Украины и Сев. Кавказе. Клубни содержат инулин (16—18%); используются также для получения спирта, фруктозы.

ТО́ПОЛЬ (*Populus*), род растений сем. ивовых. Деревья выс. до 30—60 м. Листья цельные. Цветки с нектарным диском (тором), обычно однополые, в цилиндрич. серёжках дл. 3—15 см. Ок. 110 видов, в Сев. полушарии, гл. обр. в Вост. Азии и Приатлантич. Америке. Растут в приречных и горных лесах или образуют небольшие рощи. В СССР — св. 50 видов, почти повсюду, в т. ч. Т. белый, или серебристый (*P. alba*), Т. чёрный, или осокорь (*P. nigra*), осина. Опыляются ветром; цветут б. ч. до появления листьев; серёжки во время цветения повисают, при этом пыльцу защищают от сырости накрывающие их прицветные

Тополь: *1* — реснитчатый (*Populus ciliata*), *а* — часть женской серёжки; *2* — чёрный, *а* — мужское соцветие, *б* — тычиночный цветок, *в* — пестичный цветок; *3* — белый.

чешуи. Размножаются семенами и корневыми отпрысками; в культуре — черенками, кольями. Т. живут до 150 лет, растут быстро. Древесина лёгкая и белая, используется в бумажном произ-ве, идёт на спичечную соломку, фанеру, постройки и т. д.; кора — для выделки и окраски кож в жёлтый цвет. Разводят Т. (гл. обр. муж. экземпляры, т. к. семена с жен. экземпляров, т. н. тополиный пух, засоряют улицы, являются аллергенами) для озеленения и как декоративные, особенно Т. белый и Т. пирамидальный (*P. pyramidalis*), для закрепления песков, берегов рек, облесения степей. Выведено много гибридных форм. Т. беркаринский (*P. bercarensis*) — редкий эндемик Сырдарьинского Каратау и Таласского Алатау, Т. бальзамический (*P. balsamifera*) — единств. в Евразии североамер. реликт на Ю.-В. Чукотки, и Т. водопадный (*P. cataracti*) — в Красной книге СССР.

ТОПО́РИК (*Lunda cirrhata*), птица сем. чистиковых. Единств. вид рода. В брачном наряде по бокам головы длинные пучки соломенно-жёлтых перьев. Ноги и клюв (высокий, массивный, уплощённый с боков) красные. Дл. ок. 40 см. Оседлая и кочующая формы. Гнездится колониями по побережьям сев. части Тихого ок. Откладывает одно яйцо в норе, вырытой в покрывающем скалы грунте, либо в расселинах скал и между крупными камнями. Питается преим. мелкой рыбой. Местами Т. — объект промысла. См. рис. 7 при ст. *Чистиковые*.

ТОРАКА́ЛЬНЫЙ (от греч. thōrax — грудь), грудной, относящийся к области груди. Напр., верх. и ниж. Т. отверстия — верх. и ниж. отверстия грудной клетки.

ТОРИ́ЦА, шпергель (*Spergula*), род растений сем. гвоздичных. Б. ч. однолетние травы. 4—6 видов, гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — все виды. Т. полевая (*S. arvensis*) — однолетник; цветки самоопыляющиеся, иногда опыляются насекомыми (гл. обр. журчалками). Размножается семенами (одно растение даёт их до 7500). Т. льняная (*S. linicola*) и Т. крупная (*S. maxima*) засоряют посевы льна. Зелёная масса Т.— хороший корм для скота.

ТОРИ́ЧНИК (*Spergularia*), род трав сем. гвоздичных. Ок. 30 видов, почти по всему земному шару; преим. галофиты. В СССР — ок. 10 видов. Т. красный, или полевой (*S. rubra*), — на песчаных местах, вдоль дорог и как сорняк в посевах яровых культур. Т. приморский (*S. marina*) и Т. средний (*S. media*) — по берегам морей, солёных озёр, по солончакам и солонцам.

ТОРМОЖЕ́НИЕ, активный нервный процесс, результатом к-рого является ослабление или подавление процесса возбуждения. Различают периферическое Т., осуществляемое непосредственно в синапсах на мышечных и железистых клетках, и центральное, реализуемое в пределах ЦНС (см. *Центральное торможение*). В большинстве случаев Т. возникает при взаимодействии медиатора с постсинаптич. мембраной, вследствие чего происходит кратковрем. повышение её проницаемости к ионам K^+ и (или) Cl^-, гиперполяризация, а затем снижение возбудимости. Мн. медиаторы (напр., ацетилхолин) способны вызывать разл. эффекты: как возбуждение, так и Т. Нек-рые аминокислоты (напр., глицин в спинном и продолговатом мозге, гаммааминомасляная к-та и таурин в центрах головного мозга) рассматриваются как специфич. медиаторы Т. Обнаружены также нейроны со специфич. функцией Т. (клетки Реншоу спинного мозга, клетки Пуркине и корзинчатые клетки мозжечка, вставочные нейроны гиппокампа и др.).

В межнейронных синапсах возможны 2 типа Т.: постсинаптич. Т. связано с генерацией гиперполяризующего тормозного постсинаптич. потенциала; пресинаптич. Т. вызывается уменьшением выброса возбуждающего медиатора и локализуется в разветвлениях аксонов (пресинаптич. терминалях) перед синаптич. бляшкой аксонов др. нервных клеток. Т. деятельности нервной клетки может наступать и в результате развития Т. в возбуждающих синапсах при сильной деполяризации постсинаптической мембраны под влиянием чрезмерного поступления к ней нервных импульсов — пессимальное Т. (см. *Парабиоз*). Изучая условнорефлекторную деятельность, И. П. Павлов выделял внеш. и внутр. Т. (см. *Безусловное торможение* и *Условное торможение*), а также охранительное Т., предохраняющее нервные центры от чрезмерно сильного раздражения или переутомления. В основе эволюции аналитико-синтетич. деятельности мозга лежат сложные координац. взаимоотношения между возбуждением и Т. В процессе созревания организма и формирования поведенческих навыков значит. роль отводится координац. функции Т. См. также *Высшая нервная деятельность*.

● Анохин П. К., Внутреннее торможение как проблема физиологии, М., 1958; Экклс Дж., Тормозные пути центральной нервной системы, пер. с англ., М., 1971.

ТОРНА́РИЯ, свободноплавающая личинка кишечнодышащих, следующая за диплеурулой. Размеры — от микроскопических до неск. мм. Строение Т. сходно со строением личинок иглокожих, что служит доказательством родства этих групп животных. Принадлежность Т. к кишечнодышащим установил И. И. Мечников (1869, 1870), изучивший её метаморфоз. См. рис. 39 при ст. *Личинка*.

ТОТИПОТЕ́НТНОСТЬ (от лат. totus — весь, целый и potentia — сила), свойство клеток реализовать генетич. информацию ядра, обеспечивающую их дифференцировку, а также развитие до целого организма. Тотипотентны оплодотворённые яйцеклетка растений и яйцо животных организмов. Т. могут проявлять в определённых условиях и клетки соматич. тканей (напр., развитие почки и целого растения из клетки листа у бегонии или из эпидермальной клетки гипокотиля у льна). Т. соматич. клеток реализуется в культуре тканей растений. При этом индукторами начала развития обычно служат фитогормоны (ауксины, цитокинины). Свойство Т. культивируемых клеток лежит в основе их использования с целью получения изменённых форм методом генетич. инженерии. У животных Т. свойственна лишь нек рым клеткам кишечнополостных. У остальных животных клетки обладают тканевой специфичностью с ранних стадий эмбриогенеза. Стволовые клетки дефинитивных тканей дифференцируются в пределах одного тканевого типа, хотя в этом направлении из стволовой клетки могут образоваться разные специализир. клетки.

ТОЧИ́ЛЬЩИКИ (Anobiidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 2—8 мм, тело цилиндрич., от жёлто-рыжего до чёрно-бурого, верх в волосках. Личинки белые, мясистые, С-образные, с короткими ногами. Ок. 1700 видов, распространены широко; в СССР — св. 100 видов. Живут обычно в мёртвой древесине (протачивают ходы, оставляя нетронутым наруж. слой), древесных грибах, реже в стеблях живых растений. Нек-рые виды повреждают деревянные строения, мебель, книги, пищ. продукты. Зимуют личинки, жуки появляются в нач. лета. В домах обычны хлебный Т. (*Stegobium paniceum*), дл. 2—3 мм, краснобурый, в пищ. продуктах (преим. хлебных изделиях), книгах, сухих растениях и т. д., и домовый Т. (*Anobium pertinax*), дл. 5—7 мм, серый, в деревянных изделиях, стенах, балках. См. рис. 48 в табл. 28.

ТРАБЕ́КУЛЫ (лат. trabecula, уменьшит. от trabs — бревно, балка), опорные пластинки, тяжи, перегородки и др. образования у животных и растит. организмов. У животных Т.— пластинки в губчатом веществе кости; парные хрящевые тяжи у зародышей, расположенные впереди от хорды под основанием переднего мозга; перегородки в лимфатич. узлах и селезёнке, отходящие от наруж. соединительнотканной капсулы и вдающиеся внутрь (проводят кровеносные сосуды); у асцидий — тяжи, соединяющие наруж. стенку перибранхиальной полости с глоткой; у паукообразных — соединительнотканные образования между стенками лёгочных лепестков, не дающие им возможности спадаться. У растений Т.— неполные поперечные перегородки в спорангиях плевромейи, лепидодендрона, полушника и др.; удлинённые клетки эндодермы в стеблях селагинелл, «подвешивающие» стелу в воздухоносной полости; у нек-рых мхов — поперечные утолщения на зубцах по краям спороносной коробочки.

ТРА́ВЫ (herbae), жизненная форма растений. Экоморфологич. признак Т. сезонного климата — отсутствие прямостоячих надземных стеблей, переживающих неблагоприятный сезон. Т. могут быть как однолетними (терофиты), так и многолетними, почки возобновления к-рых находятся на уровне почвы (гемикриптофиты) или в почве (криптофиты) и располагаются на корневищах, каудексах, клубнях, луковицах, реже — на ползучих подземных побегах. Часто осн. признаком Т. считают мягкий или сочный надземный стебель либо нек-рые черты его внутр. строения (слабое одревеснение, рассечённая или сильно паренхиматизированная стела, отсутствие перидермы, слабая деятельность камбия). Этими признаками можно характеризовать Т. в бессезонном климате, где экоморфологич. концепция не применима, однако по внутр. признакам границу между Т. и мягкоствольными деревьями и кустарниками провести трудно. Вероятно, большинство Т. сезонного климата (в пределах покрытосеменных) возникло от деревьев, кустарников или лиан. См. рис. при ст. *Жизненная форма*.

● Гатцук Л. Е., Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения, в кн.: Проблемы экологической морфологии растений, М., 1976 (Труды МОИП, т. 42).

ТРАГОПА́НЫ (*Tragopan*), род фазановых. Дл. 60—70 см. Оперение самца пёстрое, с красным и белым; голова голая, над глазами два мясистых рожка, под клювом складка кожи; рожки и складка растягиваются во время тока.

5 видов, в высокогорных лесах Гималаев, Индокитая и Юж. Китая. Моногамы. Гнёзда на земле и деревьях. Насиживает самка; птенцов водят самка и самец. Питаются растениями и насекомыми. 3 вида чрезвычайно редки, в Красной книге МСОП.

ТРАДЕСКА́НЦИЯ (*Tradescantia*), род многолетних трав сем. коммелиновых. Ок. 60 видов, в субтропич. и тропич.

Традескаиция виргинская (*Tradescantia virginiana*): *а* — цветок.

областях Америки; в СССР — только в культуре; выращивают в открытом грунте, оранжереях и комнатах.

ТРАНЗИ́ЦИЯ (от лат. transitio — переход, перемещение), мутация, обусловленная заменой азотистого основания в молекуле нуклеиновой к-ты. При Т. одно пуриновое основание заменяется на другое (аденин на тимин, или наоборот), или одно пиримидиновое основание на другое (гуанин на цитозин, или наоборот). В отличие от трансверсий, Т. иногда наз. простыми заменами, т. к. в этом случае не происходит изменения ориентации пурин — пиримидин в мутантном сайте двуцепочечной молекулы нуклеиновой к-ты.

ТРАНСВЕ́РСИЯ (от лат. transversus — повёрнутый в сторону, отведённый), мутация, обусловленная заменой пуринового основания (аденин, тимин) на пиримидиновое (гуанин, цитозин) и наоборот. В отличие от транзиций, Т. иногда наз. сложными или перекрёстными заменами, т. к. происходит изменение ориентации пурин — пиримидин в мутантном сайте двуцепочечной молекулы нуклеиновой к-ты.

ТРАНСДУ́КЦИЯ (от лат. transductio — перемещение), передача генетич. материала от одной бактерии (донора) другой (реципиенту) с помощью умеренных бактериофагов. Открыта в 1952 Дж. Ледербергом и Н. Циндером при анализе причин изменения наследств. признаков у нек-рых штаммов бактерии *Salmonella typhimurium* при их совместном выращивании. Т. обнаружена у мн. бактерий: сальмонелл, шигелл, бацилл, актиномицетов и др. Установлено, что при индукции профага иногда происходит включение в зрелую фаговую частицу фрагмента бактериальной хромосомы. Фаг, несущий генетич. материал бактерии, называют трансдуцирующим (ТФ). При заражении ТФ чувствительной бактерии фрагмент хромосомы донора переносится в клетку реципиента. В зависимости от типа бактериофага от донора к реципиенту переносится либо строго определённый фрагмент бактериальной хромосомы (специфич., или ограниченная, Т.), либо любой фрагмент бактериальной хромосомы (общая, или неспецифич., Т.). Фаги, осуществляющие специфич. Т. (напр., лямбда), как правило, переносят неск. генов, а осуществляющие общую Т.— 1—2% генов бактерий. В этом случае в ТФ собственная ДНК заменена аналогичным по размерам фрагментом бактериальной хромосомы. Это свойство Т. используется в генетич. картировании: по частоте совместного переноса двух генов (котрансдукция) судят о расстоянии между ними на хромосоме. Т. широко применяется для внутригенного картирования мутаций, а также для функц. теста на аллелизм (см. *Цис-транс-тест*). В случае устойчивой общей Т. фрагмент включается в хромосому реципиента за счёт двойного кроссинговера, и в результате возникают устойчивые рекомбинанты. При абортивной общей Т. фрагмент донора не включается в хромосому реципиента и не реплицируется, поэтому при делении клеток сохраняется только в одной линии потомков. При огранич. Т. фрагмент донора включается в хромосому реципиента вместе с несущим его геномом фага, к-рый т. о. переходит в состояние профага. См. также *Лизогения*, *Профаг*.

● Стент Г., Кэлиндар Р., Молекулярная генетика, пер. с англ., 2 изд., М., 1981; Ратнер В. А., Молекулярная генетика: принципы и механизмы, Новосиб., 1983.

ТРАНСКАПСИДА́ЦИЯ, маскирование генома, образование в клетках, смешанно заражённых двумя вирусами, гибридных вирусных частиц, содержащих нуклеиновую к-ту одного вируса, а белковую оболочку другого. Иногда при смешанном заражении клеток двумя вирусами образуются вирионы, белковая оболочка к-рых построена из белков обоих вирусов, т. н. фенотипически смешанные частицы. Процесс формирования таких частиц наз. фенотипич. смешиванием. Т. может происходить и в условиях эксперимента при искусств. самосборке вирусов.

ТРАНСКРИ́ПЦИЯ (от лат. transcriptio, букв.— переписывание), биосинтез молекул РНК, на соотв. участках ДНК; первый этап реализации генетич. информации в живых клетках. Осуществляется ферментом ДНК зависимой РНК-полимеразой, к-рая у большинства изученных организмов представляет собой комплекс 4 и более неидентичных субъединиц, выполняющих разные роли в процессе Т. Фермент «узнаёт» знак начала Т.— промотор (участок ДНК), присоединяется к нему, расплетает двойную спираль ДНК и копирует, начиная с этого места, одну из её цепей, перемещаясь вдоль ДНК и последовательно присоединяя мономерные звенья (нуклеотиды) к образующейся РНК в соответствии с принципом комплементарности. По мере движения РНК-полимеразы растущая цепь РНК отходит от матрицы и двойная спираль ДНК позади фермента восстанавливается. Когда РНК-полимераза достигает конца копируемого участка (терминатора), РНК отделяется от матрицы. Число копий разных участков ДНК может меняться в ходе развития организма. Для высокоэффективной инициации (начала) часто требуется присоединение к промотору белков позитивного контроля (напр., белка-активатора катаболизма). Показано, что у прокариот в регуляции на этапе инициации могут участвовать белки-репрессоры, связывающие близкие к точке начала Т. участки — операторы. Нек-рые знаки конца Т. (терминаторы) узнаются самой РНК-полимеразой, в узнавании др. участвует особый терминирующий белок «ро». В регуляции Т. на этапе терминации участвуют белки-антитерминаторы и компоненты аппарата белкового синтеза. У эукариот существуют самостоятельные РНК-полимеразы для синтеза рибосомальных, информац. и транспортных РНК. Единицы Т., называемые скриптонами или оперонами, у прокариот включают в себя, как правило, неск. функционально связанных генов, у эукариот они всегда или почти всегда моногенны. У опухолеродных вирусов возможен перенос информации с РНК на ДНК (обратная Т.) с помощью фермента обратной транскриптазы (ревертазы). См. также *Оперон*.

ТРАНСЛОКА́ЦИЯ (от лат. trans — через и locatio — размещение), тип хромосомной перестройки (мутации), заключающейся в переносе участка хромосомы в новое (необычное) положение в той же или в др. хромосоме. В основе Т. лежит обмен негомологичными участками хромосом (незаконченная рекомбинация).

ТРАНСЛЯ́ЦИЯ (от лат. translatio — передача), синтез полипептидных цепей белков по матрице информационной РНК согласно генетич. коду; второй этап реализации генетич. информации в живых клетках. В процессе Т. информация о специфич. строении будущего белка, записанная в виде последовательности нуклеотидов в молекулах иРНК, переводится с нуклеотидного кода в определённую последовательность аминокислот в синтезируемых белках. Осуществляется сложным макромолекулярным комплексом, состоящим кроме иРНК из рибосом, транспортных РНК (тРНК), аминоацил-тРНК-синтетаз, белковых факторов инициации (иачала), элонгации (удлинения, или наращивания, полипептида), терминации (окончания) Т. и др. Аминокислоты доставляются в рибосомы тРНК. На этапе инициации Т. меньшая субъединица рибосомы, инициаторная (у бактерий формилметиониловая) тРНК и факторы инициации «узнают» кодон-инициатор у 5′-конца иРНК (см. рис.). После этого присоединяется большая субъединица рибосомы и в ней начинается собственно синтез белка, к-рый происходит в 3 этапа: присоединение тРНК, образование пептидной связи и продвижение рибосомы на три нуклеотида — транслокация, после чего весь цикл повторяется. При узнавании кодонов-терминаторов белковые факторы терминации катализируют освобождение полипептидной цепи от рибосомы. При синтезе белка иРНК входит в состав полирибосомы (на ней одновременно ведут синтез от неск. до 100 рибосом). У прокариот полирибосомы образуются в ходе транскрипции, на иРНК, ещё связанной с ДНК. У эукариот синтез белка ограничен цитоплазмой. См. схему на стр. 640.

ТРАНСПИРА́ЦИЯ (от лат. trans — через и spiro — дышу, выдыхаю), физиол. испарение воды растением. Главный орган Т.— лист, испаряющий воду через устьица (устьичная Т.). Пары воды по межклетникам мезофилла листа попадают в устьичные полости и через устьичные щели испаряются в атмосферу. Движения устьиц (открывание и закрывание) регулируют интенсивность Т.— кол-во воды (в г), расходуемое растением на единицу его поверхности ($см^2$, $м^2$) или на 1 г сырой массы в час. Отчасти Т. может происходить через кутикулу (кутикулярная Т.); интенсивность её в 10—20 раз ниже устьичной. Вместе с корневым давлением Т. обеспечивает постоянный ток воды через корни, стебли и листья, из почвы в атмосферу. Т. регулирует водный и температурный режим растения, предотвращает перегрев листьев. Т. зависит от интенсив-

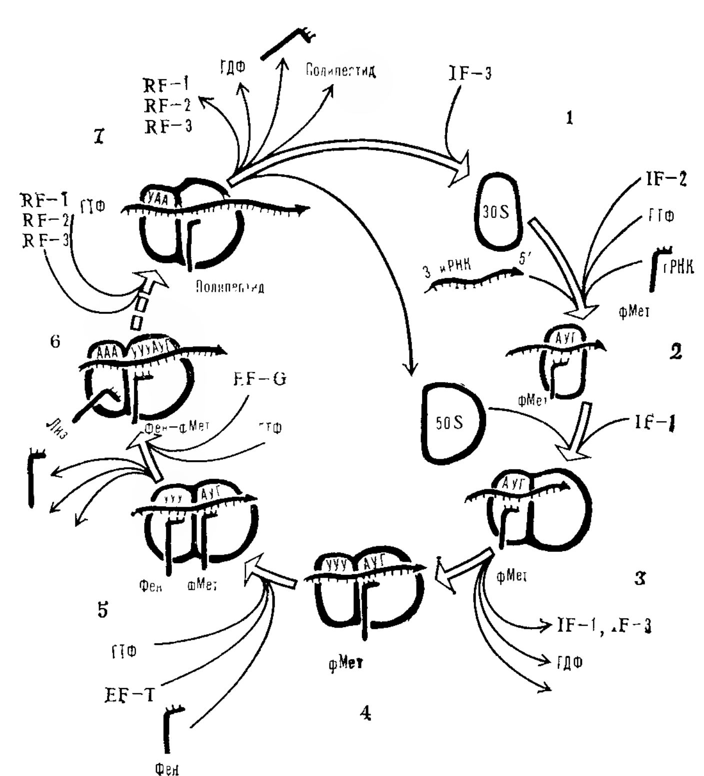


Схема трансляции у прокариот. Показаны: рибосомы, состоящие из малой (30S) и большой (50S) субъединиц; аминоацилированные тРНК; кодоны на иРНК (АУГ, УУУ, УАА), узнаваемые тРНК; факторы инициации (IF—1, IF—2, IF—3), элонгации (EF—T, EF—G), терминации (RF—1, RF—2, RF—3).

Цифрами указаны стадии синтеза белка: 1 — 3 — инициация, 4—6 — элонгация (4 — присоединение тРНК, 5 — образование пептидной связи, 6 — транслокация), 7 — терминация. ГТФ — гуанозинтрифосфат, ГДФ — гуанозиндифосфат; А — аденин, Г — гуанин, У — урацил, фМет— формилметионин, Фен — фенилаланин, Лиз — лизин.

ности освещения, темп-ры и влажности воздуха, скорости ветра, содержания воды в растении. Для определения потребности растения в воде используют транспирационный коэффициент — кол-во воды (в г), расходуемое на образование 1 г сухого вещества. Зависит от климатич. и почвенных условий, от вида растения. Напр., у проса транспирационный коэффициент равен 200—300, у озимой ржи — 500—800 г.

ТРАНСПЛАНТА́ЦИЯ (от позднелат. transplantatio — пересаживание), пересадка ткани или органа у растений, животных и человека. В зависимости от степени родства донора (организм, у к-рого берут ткань или орган для Т.) и реципиента (организм, к-рому пересаживают ткань или орган) различают неск. видов Т.: аутотрансплантацию (пересадка собств. тканей или органов), изотрансплантацию (пересадка от генетически идентичных организмов), аллотрансплантацию (пересадка от организма того же вида) и ксенотрансплантацию (пересадка от организмов др. вида). Т. наиб. успешно удаётся у растений и низших животных (кишечнополостных, плоских червей), но по мере повышения организации животных она встречается всё с бо́льшими трудностями. Т. используется в эксперим. биологии как метод изучения процессов морфогенеза, она производится даже на цитологич. уровне (пересадка ядер) и имеет большое практич. значение в с. х-ве (прививки у плодовых деревьев) и медицине. На стыке хирургии, иммунологии, генетики, патофизиологии, фармакологии, биохимии, морфологии и др. наук возникла наука о Т. — трансплантология. Осн. её разделы: трансплантац. иммунология, эксперим. трансплантология, консервация и сохранение органов и тканей, клинич. трансплантология, создание и применение искусств. органов. В её сферу входят также юридич. и этич. вопросы, связанные с Т. органов у человека.

Науч. основы пересадки разл. тканей и органов у человека были заложены в 19 в. Вплоть до кон. 19 — нач. 20 вв. в клинике и эксперименте пересаживали кожу, кости, слизистые оболочки, роговицу и т. д. Прогресс хирургии и появление сосудистого шва в нач. 20 в. позволили осуществлять пересадки органов с соединением кровеносных сосудов. Успехи в методах сохранения жизнеспособности тканей обусловили прогресс клинич. трансплантологии, т. е. пересадки органов у человека. Благодаря успехам трансплантац. иммунологии (изучение трансплантац. антигенов, иммуногенетич. подбор донора и реципиента, создание искусств. толерантности, выяснение механизмов подавления иммунитета и пр.) получены положит. результаты в преодолении барьера тканевой несовместимости. Достижения в области консервации органов и тканей позволили решить проблему использования кадаверных (трупных) органов. Разработаны методы Т. разл. органов. Создание искусств. органов, напр. почки, позволило временно замещать функции жизненно важных органов. Всё это позволило с сер. 20 в. начать широкую практику клинич. пересадок жизненно важных органов — почек (осуществляется наиб. широко), а также эндокринных органов, печени, сердца, поджелудочной железы, костного мозга и др. См. также *Тканевая совместимость*, *Толерантность*.

● Демихов В. П., Пересадка жизненно важных органов в эксперименте, М., 1960; Мур Ф., История пересадок органов, пер. с англ., М., 1973; Мирский М. Б., Достижения советской трансплантологии, М., 1979; Трансплантация органов и тканей, Тб., 1982.

ТРА́НСПОРТ ВЕЩЕ́СТВ (от лат. transporto — переношу, перемещаю, перевожу) в живых организмах, включает доставку необходимых соединений к определённым органам и тканям (с помощью кровеносной системы у животных и проводящей системы у растений), всасывание их клетками и передвижение внутри клеток, а также выведение продуктов обмена веществ. Эти процессы можно разделить по их механизму на транспорт с током жидкости (напр., с кровью, жёлчью, мочой, с током раст. сока, содержащегося в сосудах ксилемы, флоэмы), диффузию в растворах (в клетках и межклеточной жидкости) или газовой фазе (в лёгких, межклетниках листьев растений), транспорт через биол. мембраны. Т. в. через биол. мембраны осуществляется, как правило, спец. транспортными системами, их работа определяет скорость процессов поступления веществ и обмен веществ в клетках, а, следовательно, и во всём организме.

Различают пассивный и активный Т. в. через мембраны. В первом случае Т. в. происходит самопроизвольно, при этом молекулы и ионы переносятся в область с более низким электрохимич. потенциалом. Перенос молекул (ионов) в обратном направлении (активный транспорт) возможен только при одновременной затрате энергии, источником к-рой может служить гидролиз АТФ или окислит.-восстановит. реакции в цепях переноса электронов, и осуществляется спец. мол. системами — *ионными насосами* Следствием такого активного Т. в., наз. первичным, является неравновесное распределение ионов H^+, Ca^{2+}, Na^+, K^+ внутри клетки и между клеткой и окружающей средой; оно, в свою очередь, обеспечивает работу систем сопряжённого, или вторичного активного, Т. в. через мембраны. Примером сопряжённого Т. в. служит перенос сахаров и аминокислот в клетки кишечного эпителия. Мембрана, обращённая в просвет кишечника, содержит белковый переносчик, к-рый осуществляет перенос глюкозы (или определённой аминокислоты) только вместе с ионами натрия. Na^+ входит в клетку пассивно, но одновременно происходит перенос молекулы, к-рый может быть активным; в сумме свободная энергия в системе уменьшается. Из клеток Na^+ удаляется Na^+/K^+-АТФазой, включённой в мембрану, обращённую в сторону кровеносной системы кишечника. Сопряжённый Т. в. обеспечивает перенос разнообразных метаболитов через мембраны всех клеток организмов.

Пассивный Т. в. через мембраны количественно характеризуется величиной проницаемости, к-рая может резко различаться для разных веществ, но в конечном счёте определяется законами диффузии и электродиффузии. Простая диффузия легко происходит через липидный слой мембран только в случае веществ, хорошо растворимых в липидах, к к-рым относятся мн. лекарства. Ионы (Na^+, K^+ и Ca^{2+}) переносятся через мембраны нервных, мышечных и др. клеток благодаря наличию в них *ионных каналов*, к-рые открываются и закрываются в зависимости от величины разности электрич. потенциалов на мембране или действия химич. медиаторов.

Выключение или резкое изменение свойств переносчиков и каналов лежит в основе действия мн. токсич. веществ. Нек-рые вещества (*ионофоры*) сами способны создавать каналы в липидном слое мембраны. Действие ряда лекарств. препаратов основано на изменении свойств каналов и переносчиков, к-рое позволяет

регулировать Т. в. в клетках и целом организме.

● Кларксон Д., Транспорт ионов и структура растительной клетки, пер. с англ., М., 1978; Котык А., Яначек К., Мембранный транспорт, пер. с англ., М., 1980; Люттге У., Хигинботам Н., Передвижение веществ в растениях, пер. с англ., М., 1984.

ТРАНСФЕРА́ЗЫ, класс ферментов, катализирующих обратимый перенос разл. групп атомов от молекул одних органич. соединений (доноров) к другим (акцепторам). В зависимости от химич. природы переносимых групп Т. делят на переносящие одноуглеродные остатки (метилтрансферазы), альдегидные или кетонные остатки, ацильные группы, остатки сахаров (гликозилтрансферазы), аминогруппы (аминотрансферазы), фосфорильные остатки (фосфотрансферазы) и т. д. Т. широко распространены в природе и играют важную роль в промежуточном обмене. Известно св. 450 Т.

ТРАНСФЕРРИ́НЫ, сложные белки (гликопротеиды), переносящие ионы трёхвалентного железа в организме. Мол. м. Т. человека, а также кролика и лягушки — 76 000. Обнаружены в плазме крови, молоке и яичном белке. Осн. функция Т. плазмы крови — транспорт железа в ретикулоциты, где осуществляется синтез гемоглобина, а также поддержание на определённом уровне соотношения ионов Fe^{2+} и Fe^{3+}. Т. встречаются в разл. генетически зависимых формах, сходных по своим физико-химич. свойствам. Недостаток Т. в организме приводит к нарушению обмена железа.

ТРАНСФОРМА́ЦИЯ (от лат. transformatio — преобразование, превращение) в генетике, изменение наследств. свойств клетки в результате проникновения в неё чужеродной ДНК; один из способов обмена генетич. материалом у прокариот. Впервые обнаружена в 1928 у пневмококков Ф. Гриффитом, к-рый показал, что нек-рые клетки невирулентных штаммов бактерий приобретают патогенные свойства при заражении ими мышей совместно с клетками вирулентных штаммов, убитыми нагреванием. В 1944 О. Эйвери с сотрудниками (США) показали, что трансформирующим агентом, приводящим к превращению непатогенных бактерий в патогенные, является ДНК, выделенная из патогенных штаммов. В дальнейшем Т. была продемонстрирована и изучена у разл. родов и видов бактерий — стрептококков, гемофильных бактерий, сенной палочки и нек-рых др. Установлено, что к Т. способны лишь нек-рые клетки, наз. компетентными (способность клеток включать чужеродную ДНК связывают с синтезом особого белка), трансформирующая ДНК должна иметь мол. м. не менее 300 000, быть двуспиральной и химически чистой. После проникновения в клетку фрагмента ДНК донора одна из её нитей деградирует, а другая может включиться в хромосому реципиента за счёт рекомбинации с гомологичным участком. Т. используют для генетич. анализа бактерий, у к-рых неизвестно др. форм обмена генетич. материалом (конъюгации, трансдукции), в экспериментах по генетич. инженерии. Открытие и изучение Т. доказало, что ДНК — материальный носитель наследственности.

Т. широко используется для введения чужеродной ДНК и в клетки эукариот.

● Прозоров А. А., Генетическая трансформация и трансфекция, М., 1980.

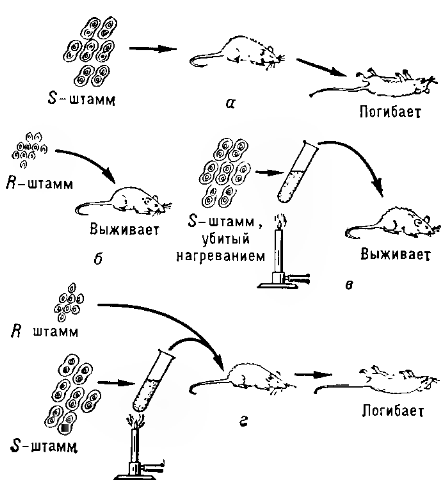


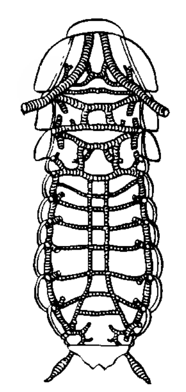
Схема эксперимента Гриффита (по Стенту): *а* — мышь, к-рой введена культура патогенного капсулированного штамма *S* пневмококков, погибает; *б* — мышь, к-рой введена культура непатогенного бескапсульного *R* — мутанта нормального *S*—штамма, не погибает; *в* — мышь, к-рой введена культура *S* —штамма, убитого предварительно нагреванием, не погибает; *г* — мышь, к-рой введена смесь живой культуры *R* — мутанта и убитой нагреванием культуры нормального *S* — штамма, погибает (в этом случае присутствие убитых нагреванием *S* — бактерий вызвало трансформацию живых *R* — бактерий, в результате чего у них восстановилась способность к образованию капсулы и патогенность).

ТРАНСФОРМИ́ЗМ (от transformo — превращаю, преобразую), система представлений естествоиспытателей и философов 17—19 вв. об историч. изменяемости (трансформации) организмов, предшествовавшая эволюц. учению. Т. сложился на основе воззрений ряда античных и средневековых мыслителей и философов, развивавших идею изменяемости мира. Он противостоял *креационизму* — господствовавшему мировоззрению, основанному на религиозных представлениях о сотворении мира и отрицавшему историч. преобразования организмов. Наиб. известные представители Т.: Р. Гук, П. Мопертюи, Ж. Ламетри, Д. Дидро, Ж. Бюффон, Эразм Дарвин, И. В. Гёте, Э. Жоффруа Сент-Илер, в России — А. А. Каверзнев и К. Ф. Рулье. Трансформисты постулировали, но не доказывали эволюц. преобразования организмов. Для объяснения их механизма они обычно допускали возможность целесообразной (приспособительной) реакции организмов на изменения внеш. условий и наследование приобретённых таким образом признаков. См. также *Ламаркизм*, *Эволюционное учение*.

ТРА́УРНИЦА (*Nymphalis antiopa*), бабочка сем. нимфалид. Крылья в размахе до 75 мм, сверху вишнёво-бурые, с желтовато-белой каймой и рядом синих пятен, на передних — по 2 крупных желтовато-белых пятна, снизу — чёрные. В умеренных широтах Сев. полушария. Лёт с июля до осени, яйца откладывают весной, после зимовки. Гусеницы питаются листьями берёз, ив, реже др. деревьев; живут группами («выводками»), в последнем возрасте расползаются.

ТРА́УРНИЦЫ (*Anthrax*), род мух сем. жужжал. Дл. 3—20 мм. Тело чёрное с пучками белых волос на груди и белыми чешуйками на брюшке. Крылья полностью чёрные или зачернены, реже прозрачные. Ок. 300 видов, распространены широко; в СССР — ок. 100 видов, гл. обр. в Ср. Азии и Закавказье. Мухи встречаются у скал, глинистых откосов, у стен старых построек и на цветках. Личинки паразитируют в гнёздах жалящих перепончатокрылых и кубышках саранчовых.

ТРАХЕ́И, воздухоносные дыхат. трубочки у нек-рых беспозвоночных. У онихофор и наземных членистоногих Т. открываются наружу дыхальцами; подходят ко всем тканям организма, обеспечивая поступление в них кислорода и выход углекислого газа без участия кровеносной системы. Т. развиваются как впячивания эктодермы и у разных членистоногих произошли независимо. В простейшем случае Т. представлены многочисл. неветвящимися трубочками (напр., у онихофор и ложноскорпионов); у двупарноногих многоножек и большинства бескрылых насекомых (аптеригот) Т. собраны в метамерные пучки — трахеомеры (у насекомых их обычно 10 пар). У сольпуг и крылатых насекомых (птеригот) отд. трахеомеры связаны в единую систему. Т. выстланы хитиновой кутикулой с опорными спиральными утолщениями — тенидиями, заканчиваются разветвлённой концевой клеткой, отростки к-рой пронизаны трахеолами. У двукрылых, жуков, саранчовых, пчёл и др. насекомых давление в Т. поддерживают воздушные мешки. Воздух поступает в Т. через дыхальца пассивно (посредством диффузии) или активно, с помощью дыхат. движений, ритм к-рых, а также интенсивность вентиляции Т. зависят от вида, состояния насекомого и внеш. условий. Так, домашняя пчела в покое совершает 40 дыхат. движений в минуту, при работе — 120; у саранчовых при повышении темп-ры среды их число повышается с 6 до 26 и более. У плавающих на поверхности моря хондрофор Т. отходят от пневматофора и проникают до основания гастрозоида и бластозоидов.



Трахейная система таракана (вентральные трахеи).

ТРАХЕИ́ДЫ, мёртвые прозенхимные клетки, суженные на концах; оболочки их утолщены и лигнифицированы, имеют окаймлённые поры; возможно образование торуса. Т. входят в состав ксилемы (за исключением нек-рых покрытосеменных) и выполняют водопроводящую и опорную функции. В зависимости от характера утолщения оболочек различают Т. кольчатые, спиральные, лестничные, сетчатые, точечно-пористые и спирально-точечнопористые.

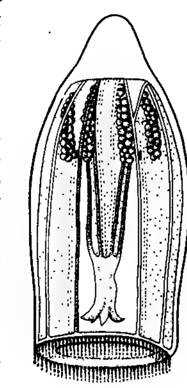
ТРАХЕЙНОДЫ́ШАЩИЕ, трахейные, неполноусые (Tracheata, Atelocerata), подтип наземных или вторичноводных членистоногих. Включает многоножек и насекомых. Произошли, вероятно, от близких кольчатым червям предков, перешедших к жизни на суше. Эволюция Т., как и др. подтипов членистоногих, независимо в разных группах шла к консолидации головы, дифференциации, интеграции и фиксации числа туловищных сегментов и конечностей. Голова хорошо отграничена от туловища,

одна пара усиков (гомологи антеннул), 2-я пара — отсутствует (отсюда второе назв.). Дыхание обычно трахейное, реже кожное или (у вторичноводных личинок насекомых) трахейными жабрами — выростами стенок тела, куда заходят отростки трахейной системы. Термин «Т.» мало удачен, т. к. и в др. подтипах (напр., среди хелицеровых) есть формы с трахейным дыханием.

ТРАХЕО́ЛЫ, трахейные капилляры, концевые, внутриклеточные, микроскопич. (диам. 0,2—0,3 нм) разветвления трахей у насекомых; пронизывают ткани и клетки, обеспечивая доступ к ним кислорода. Саморегулирующийся механизм действия Т. основан на изменении осмотич. давления в гемолимфе и тканях. При покое насекомого Т. заполняются жидкостью, поступающей из ткани и вытесняющей из них воздух, вследствие этого уменьшается потребление кислорода клетками. При активной жизнедеятельности насекомого жидкость из Т. диффундирует в клетки и ткани, а в Т. поступает воздух из трахей, в результате чего потребление кислорода клетками увеличивается.

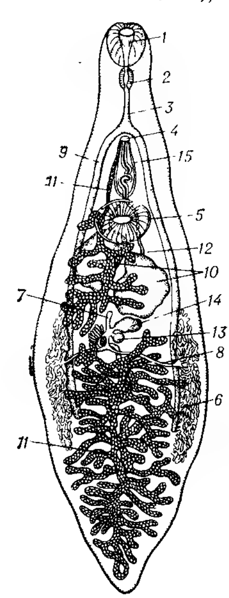
ТРАХЕ́Я (от греч. trachéia artēría, букв.— шероховатое дыхательное горло), трубчатая часть дыхат. путей у наземных позвоночных, расположена между гортанью и бронхами. Скелет Т., сохраняющий её просвет,— производное 5-й жаберной дуги. Из земноводных Т. есть у нек-рых хвостатых и червяг; у амниот скелет Т. образуют хрящевые кольца, часто незамкнутые и иногда, напр. у птиц, окостеневающие. В ниж. отделе Т. птиц находится голосовой аппарат — т. н. нижняя, или певческая, гортань. У млекопитающих (за исключением ленивцев) Т. не образует изгибов, трахеальные кольца обычно незамкнутые, у сирен и нек-рых китообразных — спиральные. У человека дл. Т. 10—13 см, диам. 15—18 мм. Образована 16—20 хрящевыми кольцами, задняя часть к-рых, прилегающая к пищеводу, замещена соединительнотканной перепонкой, что облегчает прохождение пищи по пищеводу.

ТРАХИЛИ́ДЫ (Trachylida), отряд гидроидных. Представлены только медузами. Зонтик медузы прозрачный, обычно ярко окрашен, диам. от 1 мм до 10 см. На его краю кроме обычных имеются видоизменённые щупальца, выполняющие функцию гидростатич. органов (статоцистов). Размножение половое. Развитие яйца и образующейся из него планулы происходит в толще воды. 2 подотр.: трахимедузы (Trachymedusae) и наркомедузы (Narcomedusae). В жизненном цикле нек-рых наркомедуз чередуются 2 медузоидных поколения, одно из к-рых в стадии личинки паразитирует на других Т. и медузах отр. лептолид. Типичные планктонные организмы, обитают по всему Мировому ок., от поверхности до глуб. 6000 м. Глубоководные формы способны светиться. В СССР — 15 видов Т., в сев. и дальневост. морях.


Трахимедуза рода *Aglantha*.

ТРЕГАЛО́ЗА, дисахарид, состоящий из двух остатков глюкозы. Основной углевод гемолимфы мн. насекомых, выполняющий, по-видимому, ту же физиол. роль, что и глюкоза (важнейший источник энергии) в крови позвоночных; синтезируется в жировом теле насекомых. Содержание Т. в гемолимфе поддерживается на постоянном уровне и регулируется гормоном, вырабатываемым в corpora cardiaca. Т. впервые выделена из спорыньи; содержится также во мн. водорослях, высших грибах, нек-рых высших растениях. Нек-рые гликолипиды бактерий — сложные эфиры Т. и высших жирных к-т.

ТРЕМАТО́ДЫ, сосальщики (Trematoda) (устар. назв.— дигенетические сосальщики), класс плоских червей. Эндопаразиты позвоночных. Произошли, вероятно, от прямокишечных ресничных червей Rhabdocoelida. Дл. от неск. мм до 5 см (редко до 1,5 м). Тело листовидное, реже вытянутое. Обычно есть две присоски — ротовая (на дне к-рой находится рот) и брюшная, иногда сдвинутая на задний конец тела. Покровы — погружённый эпителий без ресничек. Кишечник чаще двуветвистый, слепо замкнутый. Протонефридии с задним мочевым пузырём. Гермафродиты, лишь нек-рые раздельнополые. Жизненный цикл сложный, с чередованием поколений (типа гетерогонии) и сменой хозяев. Из яиц Т. в воде выходят ресничные личинки — мирацидии, к-рые проникают в 1-го промежуточного хозяина — моллюска, где превращаются в спороцисты. Последние, партеногенетически размножаясь, дают поколение личинок — редий, внутри к-рых развиваются церкарии. По выходе из редий церкарии проникают в тело 2-го промежуточного хозяина (личинки водных насекомых, моллюсков, рыбы, земноводные и др.), где инцистируются, превращаясь в метацеркарии. Иногда (редко) 2-го промежут. хозяина нет. Заражение окончат. хозяина происходит с пищей. 2 подкл. (по др. данным, 3): Bucephalidea и Prosostomidea. Иногда к Т. относят (в ранге подкласса) класс Aspidogastraea. Число отрядов Т., по разл. системам, от 3 до 14, число видов — св. 5000. Т.— возбудители заболеваний животных и человека — трематодозов.



Организация трематоды *Dicrocoelium dendriticum*: *1* — ротовая присоска; *2* — глотка; *3* — пищевод; *4* — половое отверстие; *5* — брюшная присоска; *6* — желточники; *7* — лауреров канал; *8* — желточный проток; *9* — ветвь кишечника; *10* — семенники; *11* — матка; *12* — семяпровод; *13* — семяприёмник; *14* — яичник; *15* — совокупительный орган.

● Скрябин К. И., Трематоды животных и человека. Основы трематодологии, т. 1—26, М., 1947—78.

ТРЕМАТОЗА́ВРЫ (Trematosauroidea), надсемейство вымерших земноводных из группы лабиринтодонтов. Известны из раннего триаса Сев. и Центр. Европы, Юж. Африки, Мадагаскара, Индии, в СССР — Ниж. Поволжья. Череп дл. от 9 до 70 см, обычно с резко удлинённой предглазничной частью, желобки боковой линии хорошо развиты. Рыбоядные животные. Единств. группа земноводных (кроме плагиозавров), перешедшая к жизни в морях, вероятно — в прибрежной зоне. Ок. 15 родов.

ТРЕНТЕПО́ЛИЯ (*Trentepohlia*), род улотриксовых водорослей. Слоевище микроскопическое, образовано нитями из одного ряда клеток с толстой слоистой оболочкой, дисковидными хлоропластами без пиреноидов и каплями масла с пигментом гетерохромом, определяющим его окраску, вакуолей нет. Размножение участками нитей, отд. клетками, зооспорами и половое (изогамия). Ок. 60 видов. Образуют кирпично-красный или жёлтый налёт на коре деревьев, камнях, стенах зданий; фикобионты лишайников.

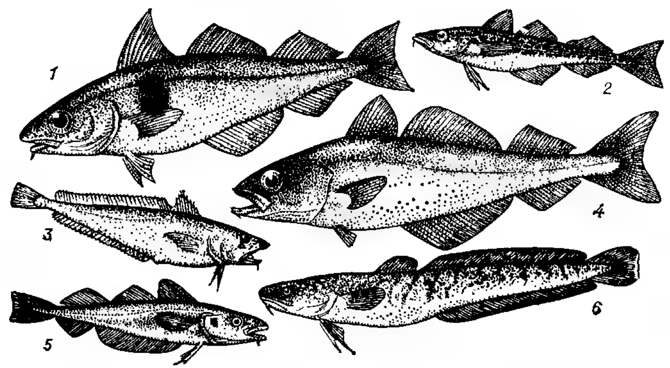
ТРЕОНИ́Н, незаменимая аминокислота. Входит в состав почти всех белков (исключение — протамины). В растениях и микроорганизмах образуется из аспартата. Участвует в биосинтезе изолейцина у нек-рых бактерий. Формулу см. в ст. *Аминокислоты*.

ТРЕПА́НГИ (малайск. tripang), съедобные промысловые мелководные голотурии из родов *Stichopus*, *Holothuria* и др. Промысел развит гл. обр. в странах Юго-Вост. Азии. Дальневосточный Т. (*Stichopus japonicus*) — коричневый, дл. до 40 см, распространён в Японском м. и у тихоокеанского побережья Японии. Объект промысла в прибрежных водах Приморья. В пищу используется мясистая стенка тела.

ТРЕСКО́ВЫЕ (Gadidae), семейство рыб отр. трескообразных. Спинных плавников 1—3, анальных — 1—2. На подбородке обычно непарный усик. Мелкие, средние и крупные, гл. обр. мор. рыбы. Более 20 родов, в т. ч. мерланги, наваги, минтаи, пикши, путассу, сайды, сайки. 48 видов в умеренных водах Атлантич., Тихого и Сев. Ледовитого океанов, 4 вида — в Юж. полушарии; в пресных водах Евразии и Сев. Америки 1 вид — речной налим. В СССР — св. 10 видов, обитают в Баренцевом, Чёрном, Балтийском, Белом, арктич. и дальневост. морях. Большинство Т.— стайные, придонные, относительно мелководные рыбы. Икра обычно пелагическая, у нек-рых придонная. Все крупные Т.— хищники. Протяжённость кормовых и нагульных миграций у мн. Т. до нескольких тыс. км. Ценные промысловые рыбы. Род трески (*Gadus*) включает 1—2 вида. Атлантическая треска (*G. morhua*), дл. обычно 40—80 см (до 1,8 м), масса 3—5 (до 40) кг, обитает в Сев. Атлантике и прилегающих областях Сев. Ледовитого ок., в СССР — в Баренцевом, Балтийском и Белом морях; подвид её — тихоокеанская треска (*G. m. macrocephalus*), рассматривается часто как особый вид (*G. macrocephalus*), — в сев. части Тихого ок. Есть фиордовые и озёрные формы. Балтийская треска созревает на 2—3-м году, атлантическая — в 5—9 лет. Нерест порционный, в феврале — апреле, у берегов Сев. Норвегии. Икра пелагическая, разносится течениями. Плодовитость от

500 тыс. до 60 млн. икринок. Молодь — планктофаги, взрослые — хищники. Т. — один из важнейших объектов промысла. Рис. см. при ст. *Трескообразные.*

ТРЕСКООБРА́ЗНЫЕ (Gadiformes), отряд костистых рыб. Известны с палеоцена. Занимают промежуточное положение между мягкопёрыми и колючепёрыми рыбами. Дл. от 15 см до 1,8 м. Для многих характерен непарный усик на подбородке. Скелет хвостового плавника симметричный или его нет. Закрытопузырные. Плавники обычно без колючек, брюшные обычно с 5—17 лучами (редко их 2—3), расположены на груди или горле, но соединены связками с грудным поясом. Чешуя циклоидная. 12 сем., в т. ч. тресковые, мерлузовые, долгохвостовые, моровые, бротулёвые (Brotulidae), брегмацеровые (Bregmacerotidae), карапусовые (Carapidae) и др. Ок. 750 видов, во всех морях (исключение — обыкновенный налим, к-рый живёт в пресных водах), преим. в умеренных и холодных водах. Немногие пелагические, большинство ведёт придонный, стайный образ жизни. Мн. Т. обитают в морях СССР, в т. ч. треска, пикша, сайда, мор. налим; в пресных водах — налим и др. Важный объект промысла (до 10—15% мирового вылова рыбы).



Трескообразные: *1* — пикша (*Melanogrammus aeglefinus*); *2* — минтай (*Theragra chalcogramma*); *3* — красная треска, хока или физикулюс (*Physiculus bachus*); *4* — сайда (*Pollachius virens*); *5* — мерланг (*Odontogadus merlangus*); *6* — налим (*Lota lota*).

ТРЕТИ́ЧНЫЙ ПЕРИ́ОД, иногда употребляемое назв. большей части *кайнозоя* (совр. палеогеновый и неогеновый периоды). Назв. произошло от первоначального деления в 18 — нач. 19 вв. всех известных отложений на первичные, вторичные и третичные.

ТРЁХПЕРСТКО́ВЫЕ (Turnicidae), семейство журавлеобразных. Дл. 12—19 см. Ноги сильные, трёхпалые (отсюда назв.). Крылья короткие. Оперение землистых тонов, маскирующее птицу на земле среди травы. Самки окрашены ярче самцов. 2 рода (*Ortyxelus* и *Turnix*), 15 видов, на Пиренейском п-ове, в Африке, Юж. и Вост. Азии и Австралии. Обитатели открытых биотопов. Летают мало. Образ жизни скрытный, в брачный период бывает слышен голос токующей самки. Гнёзда на земле. В кладке 4 яйца. Насиживает и водит птенцов самец. Питаются семенами и насекомыми. В СССР 1 вид — пятнистая трёхперстка (*Turnix tanki*), обитающая на суходольных лугах от Забайкалья до Юж. Приморья; перелётна, в юж. частях ареала оседла.

Пятнистая трёхперстка.

ТРИА́СОВЫЙ ПЕРИ́ОД, триас (от греч. triás — троица), первый период мезозоя. Следует за пермским периодом, предшествует юрскому. Назван по характеру отложений в Зап. Европе, делящихся на три резко отличные (литологически и палеонтологически) толщи. Начало по абс. исчислению 230 ± 10 млн. лет, конец — 190—195 ± 5 млн. лет назад, длительность 30—40 млн. лет. Самое начало Т. п. характеризуется осушением огромных площадей, вскоре сменившееся наступлением моря (трансгрессия), достигнувшим максимума к концу периода. Начался распад Гондваны. Климат засушливый, что повлекло резкое сокращение углеобразования; климатич. зональность ослабленная. Происходит сильное обновление фауны. Появляются шестилучевые кораллы, становятся разнообразнее двустворчатые и брюхоногие моллюски, из аммоноидей господствуют цератиты, среди иглокожих преобладают подвижные формы, появляются правильные морские ежи. Сокращается число древних групп рыб; появляются костистые рыбы. К концу Т. п. вымирают лабиринтодонты. Появляются новые группы пресмыкающихся — черепахи, крокодилы, ихтиозавры, завроптеригии и др.; начинается век динозавров. С конца Т. п. известны первые мелкие примитивные млекопитающие (триконодонты, симметродонты). Во флоре были распространены плауновидные, папоротники, хвощи, хвойные, птеридоспермы, гингковые, появились саговниковые, беннеттитовые, кейтониевые и чекановскиевые. См. *Геохронологическая шкала.* См. рис. в табл. 5.

● Стратиграфия СССР. Триасовая система, М., 1973.

ТРИ́БА, колено (tribus), таксономич. категория, занимающая промежут. положение между подсемейством и родом. Ранг Т. принят ботан., зоологич. и бактериологич. Международными кодексами номенклатуры. Применяется для объединения близких родов (напр., пырей, житняк, рожь, ячмень, пшеница и другие родственные им роды злаков составляют Т. пшеничных — Triticeae). Для лат. названий Т. в номенклатуре растений и бактерий принято окончание -eae (напр., Т. белоусовых сем. злаков — Nardeae), а в зоологии -ini (напр., Т. бабочек сем. браконид — бракониновые, Braconini). Т. иногда делят на подтрибы, или подколена (subtribus).

ТРИБОНЕ́МА (*Tribonema*), род желто-зелёных водорослей. Слоевища в виде неразветвлённых нитей из одного ряда клеток, прикреплённые или свободноплавающие, сплетаются в тину. Оболочка состоит из двух половинок. Ок. 25 видов, в СССР — 11 видов. Растут в пресных водоёмах и на почве. Скопления Т. зелёной (*T. viride*) часто образуются в прибрежной полосе водоёмов.

ТРИ́ГЛОВЫЕ, морские петухи (Triglidae), семейство рыб отряда скорпенообразных. Дл. обычно 50—60 (до 90) см, масса до 5,5 кг. Тело удлинённое, покрыто чешуёй, иногда с 1—2 рядами костных пластинок. Голова с костными, иногда шиповатыми пластинками. 3 ниж. луча грудных плавников обособлены в виде длинных пальцевидных отростков, служащих для ползания по грунту и поисков пищи. Неск. родов, св. 40 видов, преим. в прибрежных тропич. и умеренных водах. В СССР — 1—2 рода, неск. видов в Чёрном, Балтийском и дальневост. морях, изредка в Баренцевом м. В Чёрном м. наиб. типична жёлтая тригла, или морской петух (*Trigla lucerna*). Серая тригла-ласточка (*Chelidonichthys gurnardus*) — в прибрежных водах морей басс. Атлантич. ок. Половозрелость в 3—4 года. Нерест летом, плодовитость 200—300 тыс. икринок. Икра пелагическая, диам. 1,2—1,6 мм, с жировой каплей. Донные хищники. Объект промысла. См. рис. 10 в табл. 36.

ТРИГО́НИИ (*Trigonia*), единств. совр. род двустворчатых моллюсков сем. Trigoniidae. Известны с триаса. Раковина дл. до 15 см, треугольно-овальная, толстостенная, обычно с отчётливой скульптурой из рёбер и бугорков, перламутровая, замок из многочисл. зубов, макушка сильно сдвинута назад. С помощью мускулистой ноги могут совершать прыжки на небольшие расстояния. 8 видов, у берегов Австралии и Тасмании. Обитают на мягких грунтах. Фильтраторы. Благодаря широкому распространению в мезозое имеют значение для стратиграфии отложений юрского и мелового периодов. См. рис. 15 при ст. *Двустворчатые моллюски.*

ТРИДА́КНЫ (*Tridacna*), род крупных морских двустворчатых моллюсков сем. Tridacnidae. Раковина (дл. до 1,4 м) с радиальными волнистыми рёбрами и лопастями, массивная (у гигантской Т.— *T. gigas* — до 250 кг, при массе тела ок. 30 кг). Перламутрового слоя нет. 5 видов, в тёплых водах Индийского и Тихого океанов. Протандрич. гермафродиты. Обитают на мелководьях среди коралловых рифов. Раковины молодых моллюсков обычно лежат среди камней, кораллового известняка и т. п., прикреплённые ногой и биссусом. Часто обрастают коралловыми колониями. Иногда Т., вырастая, собственной тяжестью разламывают коралловые монолиты и лежат на грунте свободно. Приоткрытые створки направлены вверх, к свету, т. к. в толще мантии моллюска обитают симбиотич. водоросли — зооксантеллы, главная пища Т. Фильтраторы. Гигантская Т. живёт неск. сотен лет (как полагают, одно из наиб. долговечных беспозвоночных). Объект промысла, мясо употребляется в пищу, раковина используется в качест-

ве строит. материала, как украшение. В Т. была найдена самая крупная в мире жемчужина («жемчужина Аллаха») дл. 24 см, массой 6,35 кг, но без перламутрового блеска. Виды с крупными раковинами находятся под угрозой исчезновения, в осн. из-за бесконтрольного лова. См. рис. 27 в табл. 31.

ТРИИОДТИРОНИ́Н, 3,5,3′-т р и и о д т и р о н и н, гормон, вырабатываемый щитовидной железой. Образуется из молекул тиреоглобулина при окислит. конденсировании моно- и дииодтирозина.

HO–(I)–O–(I, I)–$CH_2CH(NH_2)COOH$

Циркулирующий в крови Т. (70—180 нг/100 мл) образуется в осн. в результате деиодирования тироксина. Т. непрочно связан с белками плазмы крови, поэтому быстро проникает внутрь клеток и в 5—6 раз активнее тироксина. Подобно тироксину оказывает многообразное действие на организм, его рост, дифференцировку тканей и обмен веществ. Т. действует в клетках эффекторных органов на ферментные системы митохондрий, в частности, на ферменты трикарбонового цикла, фосфорилирования и др. Побочный продукт деиодирования тироксина в Т.— о б р а т н ы й Т. (3,3′,5′ — трииодтиронин); небольшое его кол-во может секретироваться щитовидной железой. Малоактивен (10% активности тироксина). Содержание обратного Т. в крови человека — 25—80 нг/100 мл.

ТРИКАРБО́НОВЫХ КИСЛО́Т ЦИКЛ, ц и к л л и м о н н о й к и с л о т ы, ц и к л К р е б с а, циклич. последовательность ферментативных окислит. превращений три- и дикарбоновых к-т; общий заключит. этап окислит. распада продуктов обмена углеводов, жиров и белков (или аминокислот) до CO_2 и H_2O. Открыт Х. Кребсом и У. Джонсоном в 1937. Широко распространён в клетках животных, растений и у микроорганизмов, является важнейшей стадией дыхания, осн. процессом, обеспечивающим снабжение клетки энергией в аэробных условиях и поставляющим биохимич. предшественники для разнообразных биосинтетич. процессов. Реакции Т. к. ц. протекают в митохондриях, где обнаружен полный набор ферментов Т. к. ц. (нек-рые ферменты Т. к. ц. локализованы также в цитоплазме и действуют на др. путях обмена). Т. к. ц. начинается образованием лимонной к-ты при конденсации ацетильной группы ацетил-КоА и щавелевоуксусной к-ты и завершается образованием щавелевоуксусной к-ты, 2 молекул CO_2 (продукт «сгорания» ацетильной группы) и восстановленных коферментов (3 НАД·Н + 3Н⁺ и 1 $ФАДН_2$); последние затем окисляются в «дыхательной цепи» митохондрий с образованием богатых энергией связей АТФ (см. *Окислительное фосфорилирование*). Промежуточные продукты Т. к. ц.— изолимонная, α-кетоглутаровая, янтарная и яблочная к-ты — окисляются специфич. дегидрогеназами, коферментами к-рых являются ФАД (сукцинатдегидрогеназа) и НАД (остальные дегидрогеназы). Энергия, образующаяся при расщеплении возникающего в результате окисления α-кетоглутаровой к-ты богатого энергией сукцинил-КоА, обеспечивает фосфорилирование ГДФ или АДФ (т. н. субстратное фосфорилирование). Ацетил-КоА, вступающий в Т. к. ц., образуется при окислит. декарбоксилировании пировиноградной к-ты, осуществляемом многоферментным пируватдегидрогеназным комплексом, при окислении жирных к-т, а также в результате ацетил-КоА-синтазной реакции. При полном окислении молекулы пирувата в Т. к. ц. до CO_2 и H_2O образуется не менее 15 богатых энергией (макроэргических) фосфатных связей, а при полном аэробном окислении глюкозы синтезируется 38 молекул АТФ.

Промежуточные продукты и субстраты Т. к. ц. являются также субстратами др. путей обмена веществ и могут выводиться из цикла для использования в разл. биосинтетич. процессах: *глюконеогенезе* (щавелевоуксусная к-та), синтезе порфиринов (сукцинил-КоА), жирных к-т, стероидов, ацетилхолина, ацетоновых тел (ацетил-КоА). Т. к. ц.— осн. источник CO_2, необходимого для реакций карбоксилирования (напр., при синтезе жирных к-т, в глюконеогенезе, *орнитиновом цикле*). В клетках существуют анаплеротические («возмещающие») реакции, в к-рых происходит образование промежуточных продуктов Т. к. ц. (напр., образование щавелевоуксусной к-ты при карбоксилировании пировиноградной или фосфоенолпировиноградной к-т, яблочной к-ты при карбоксилировании пировиноградной к-ты, α-кетоглутаровой и щавелевоуксусной к-ты при переаминировании глутаминовой и аспарагиновой к-т). Т. о. функции Т. к. ц., занимающего ключевое положение в обмене веществ, связаны как с катаболич., так и с анаболич. процессами.

У высших растений и нек-рых микроорганизмов (в частности, у организмов, для к-рых единств. источником углерода служит ацетат) Т. к. ц. видоизменён в *глиоксилатный цикл*. Др. модифицированной формой Т. к. ц. является путь, в к-ром вместо реакций превращения α-кетоглутаровой к-ты в сукцинил-КоА и янтарную к-ту реализуется альтернативная последовательность реакций: α-кетоглутаровая к-та → глутаминовая к-та → γ-аминомасляная к-та → янтарный полуальдегид → янтарная к-та. Этот путь (т. н. γ-аминобутиратный шунт) имеет особенно большое значение для ткани мозга (ок. 10% глюкозы в мозге подвергается распаду по этому пути), обнаружен также в нек-рых др. органах

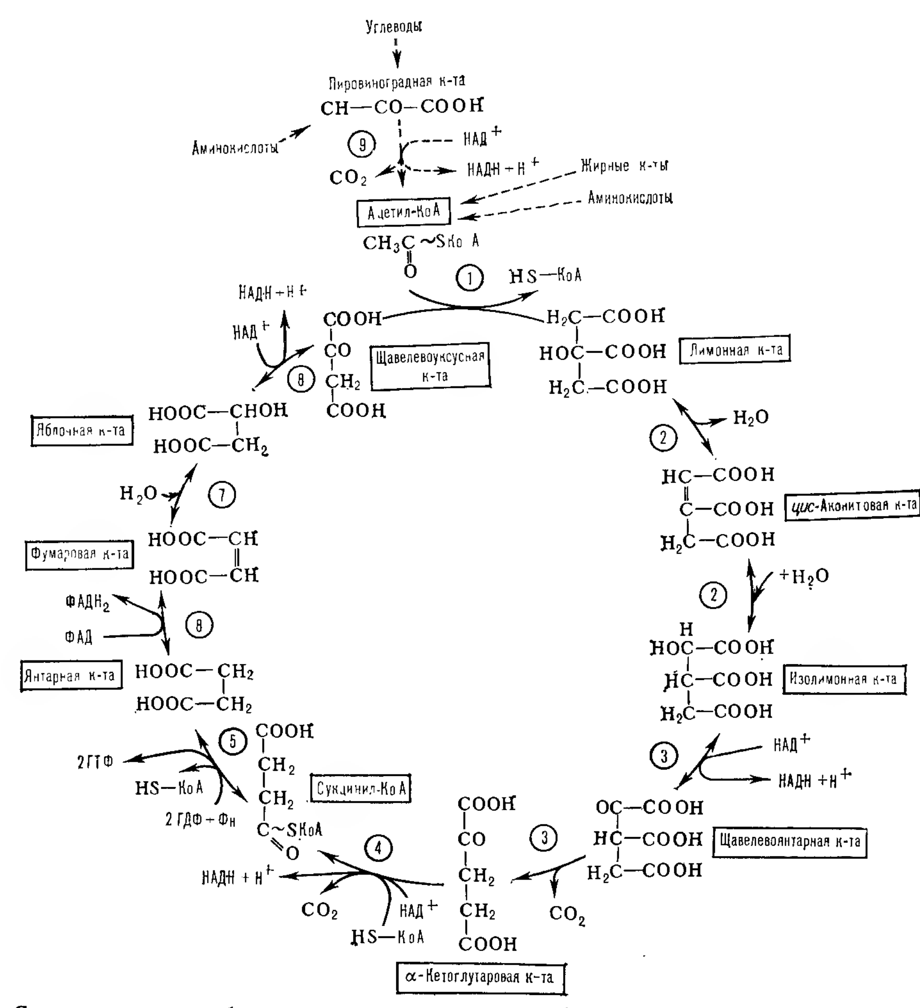
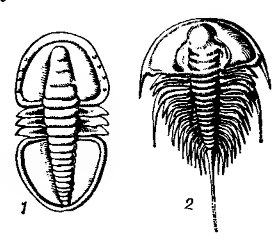


Схема цикла трикарбоновых кислот. В рамках — субстраты цикла. Реакции катализируются следующими ферментами: цитратсинтазой (*1*), аконитазой (*2*), изоцитратдегидрогеназой (*3*), α-кетоглутаратдегидрогеназой (*4*), сукцинилтиокиназой (*5*), сукцинатдегидрогеназой (*6*), фумаразой (*7*), малатдегидрогеназой (*8*), пируватдегидрогеназой (*9*).

животных, у мн. микроорганизмов и высших растений. См. также *Окисление биологическое*.

ТРИКОНОДО́НТЫ (Triconodonta), отряд вымерших примитивных млекопитающих. Известны из верхнего триаса — верхнего мела Сев. Америки и Евразии. Размеры мелкие, не более крысы. В строении черепа сохранились черты, свойственные зверообразным пресмыкающимся цинодонтам. На коренных зубах три бугорка (отсюда назв.— трёхконусозубые). Зубная формула примитивная. Судя по зубам — плотоядные. Ок. 10 родов, более 20 видов. Т.— древняя ветвь млекопитающих; вымерли, не оставив потомков.

ТРИЛОБИ́ТЫ (Trilobita), класс вымерших мор. членистоногих. Т. известны уже из отложений раннекембрийских морей, достигли расцвета в кон. кембрия — ордовике и вымерли к кон. палеозоя. Дл. от 10 мм до 80 см. Тело сегментированное, уплощённое в спинно-брюшном направлении, овально-удлинённое, состояло из головного, туловищного и хвостового отделов, разделённых продольными бороздами на осевую и боковые части (лат. trilobus — трёхлопастной). Спинная сторона закрыта известково-хитиновым панцирем, к-рый и сохраняется в ископаемом состоянии. У большинства Т. имелись фасеточные глаза разных размеров и формы. На брюшной стороне располагались пара антенн и многочисл. двуветвистые конечности, служившие для плавания или ползания по дну; их наруж. ветви выполняли функцию жабр. Известно ок. 2000 родов, св. 10 000 видов. Обитали в обширных мелководных околоконтинентальных бассейнах; питались в осн. микропланктоном (пелагические) или илом (донные). В случае опасности свёртывались, что позволяло скрыть брюшную, незащищённую поверхность тела, а плавающим Т.— быстро упасть на дно и погрузиться в ил. Т. имеют большое значение для стратиграфии нижнего палеозоя, когда они были одной из осн. групп животных. В СССР остатки



Трилобиты: *1* — из рода *Serrodiscus*; *2* — из рода *Olenellus* (оба из раннего кембрия).

Т. находят гл. обр. на С.-З. Европ. части, в Сибири и Ср. Азии. См. также рис. в табл. 2А, Б и 3А.

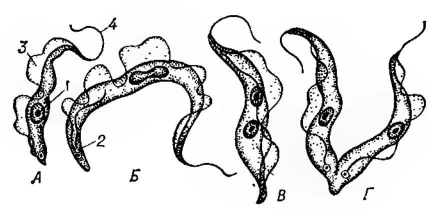
● Основы палеонтологии. Членистоногие. Трилобитообразные и ракообразные, М., 1960.

ТРИНО́МЕН (от лат. tres, tria — три и nomen — имя), принятое в зоол. номенклатуре название подвидовой таксономич. категории. Состоит из трёх лат. слов: назв. рода, видового эпитета и подвидового назв., напр.: крымский благородный олень (*Cervus elaphus brauneri*). Таксономич. категории ниже подвида (инфраподвидовые) Междунар. кодексом зоол. номенклатуры не регламентируются.

ТРИО́ЗЫ, моносахариды с тремя углеродными атомами в молекуле: глицериновый альдегид, диоксиацетон. Фосфорные эфиры триоз — промежуточные соединения при анаэробных превращениях углеводов.

ТРИО́СТРЕННИК (*Triglochin*), род многолетних трав сем. ситниковидных (Juncaginaceae) порядка наядовых. Листья линейные, в розетке. Цветки обоеполые, протогиничные, анемофильные, в кистях или колосьях. Ок. 15 видов, по всему земному шару, но гл. обр. в Австралии и умеренном поясе Юж. Америки; в СССР — 2 вида: Т. болотный (*T. palustris*) обычен по берегам водоёмов, болотам, болотистым лугам, Т. морской (*T. maritimum*) — по приморским и солонцеватым лугам и болотам. Оба вида служат кормом скоту.

ТРИПАНОСО́МЫ (*Trypanosoma*), род жгутиконосцев отр. кинетопластид. Размеры обычно 1,4—2,4 × 15—40 мкм. Тело веретеновидное. Ядро одно. В отличие от др. жгутиконосцев жгутик начинается от базального тельца, расположенного в задней трети тела рядом с кинетопластом; вдоль тела срастается с пелликулой, образуя волнообразную перепонку (ундулирующую мембрану). Неск. десятков видов. Размножение только бесполое (продольным делением). Паразитируют в крови, спинномозговой жидкости и др. тканях позвоночных. Питаясь осмотически, нек-рые Т. выделяют в кровь токсины, разрушающие эритроциты. Заражение, как правило, через насекомых-переносчиков (мухи цеце, клопы, слепни и др.). Возбудители тяжёлых заболеваний человека (*T. gambiense* и *T. rhodesiense* — сонной болезни, *T. cruzi* — болезни Чагаса) и домашних животных (*T. evansi* — суауру лошадей, верблюдов, слонов, собак, *T. brucei* — наганы кр. рог. скота, *T. equiperdum* — случной болезни лошадей).



Возбудитель наганы *Trypanosoma brucei* **(***А***) и стадии её деления (***Б, В, Г***):** *1* — ядро; *2* — базальное тельце; *3* — ундулирующая мембрана; *4* — жгутик.

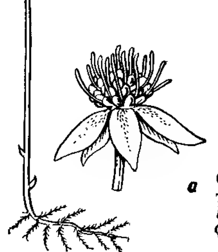
ТРИПЕ́РСТОВЫЕ (Tridactyloidea), надсемейство прямокрылых. Известны с нижнего мела. Дл. 4—9 мм. Внешне отдалённо напоминают медведок. Передние лапки роющие, задние — прыгательные, слухового органа нет. 3 сем., ок. 120 видов, преим. в тропиках и субтропиках. Обитают по берегам водоёмов, делая норки в песке. Растительноядные. В СССР — 4 вида рода триперстов (*Tridactylus*). См. рис. при ст. *Прямокрылые*.

ТРИПСИ́Н, протеолитич. фермент, синтезируемый клетками поджелудочной железы в форме неактивного предшественника — трипсиногена. Активирует проферменты поджелудочной железы и занимает ключевое положение в пищеварении в тонком отделе кишечника. В кристаллич. виде впервые получены в 1932. Молекула бычьего Т. (мол. м. ок. 24 000)— полипептидная цепь (223 аминокислотных остатка), содержит 6 дисульфидных связей, оптимум каталитич. активности при pH 7,8—8,0. Т. отличается высокой специфичностью и избирательно гидролизует связи осн. аминокислот (лизина и аригинина), поэтому он широко применяется при изучении первичной структуры белков. Ферменты, аналогичные Т. млекопитающих, обнаружены у представителей др. классов позвоночных, у нек-рых беспозвоночных, микроорганизмов и в нек-рых высших растениях. Препараты Т. используют в медицине.

ТРИПТОФА́Н, незаменимая аминокислота. В небольших кол-вах содержится во мн. природных белках. Участвует в образовании никотиновой к-ты и серотонина (у млекопитающих, в т. ч. человека), пигментов глаз оммахромов (у насекомых), гетероауксинов, индиго, ряда алкалоидов (у растений). Нарушения обмена Т. приводят к слабоумию, а также могут служить показателями таких заболеваний, как туберкулёз, рак, диабет. Недостаток Т. в кормах и пище может быть причиной функц. и органич. расстройств у животных и человека. Пищ. ценность мн. белков можно повысить добавками синтетич. Т. Формулу см. при ст. *Аминокислоты*.

ТРИСПО́РОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, изопреноиды (дитерпеноиды), регулирующие половое размножение у гетероталлич. грибов из порядка мукоровых. Биосинтез Т. к. происходит путём окислит. расщепления β-каротина.

ТРИТО́НЫ, у к о л ы (*Triturus*), род хвостатых земноводных сем. саламандровых. Дл. до 18 см. Туловище веретеновидное, хвост с кожной оторочкой, сжат с боков. 9 видов, в Евразии, обитают на равнинах и в горах (до выс. 2700 м), преим. в лесах. В СССР — 5 видов, в Европ. части, на Кавказе и в Зап. Сибири. Наиб. широко распространён обыкновенный Т. (*T. vulgaris*). Т.— преим. водные животные, зимуют на суше. Весной или в начале лета Т. переселяются в неглубокие стоячие или слабо проточные водоёмы, где самка откладывает от 30 до 700 (чаще 150—200) яиц. В брачный период у самцов разрастаются гребнистая спинная и хвостовые (верхняя и нижняя) плавниковые оторочки, тело приобретает яркую окраску. Осеменение внутреннее. Личинки через 3—5 мес превращаются в Т. У нек-рых видов личинки зимуют и метаморфоз совершается в след. году (неполная неотения). Питаются беспозвоночными. Т. используют как лабораторных животных. Т. называют также ряд хвостатых земноводных, относящихся к др. родам и семействам (напр., когтистый Т. из сем. углозубых). Карпатский Т. (*T. montandoni*), эндемик Карпат, малоазиатский Т. (*T. vittatus*), эндемик Зап. Кавказа, альпийский Т. (*T. alpestris*), из Зап. Украины, — в Красной книге СССР. См. рис. 6, 7 в табл. 41.



Сциафила беловатая (*Sciaphila albescens*); *а* — плод (рис. к ст. *Триурисовые*).

ТРИУРИ́СОВЫЕ, порядок (Triuridales) и единств. сем. (Triuridaceae) однодольных растений. Небольшие, бесхлорофилльные, сапрофитные травы с чешуевидными листьями. Цветки мелкие, б. ч. однополые (растения однодомные или двудомные), в кистях. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. 7 родов, ок. 80 видов, в тропич. и отчасти субтропич. поясах обоих полушарий. Обитают в тенистых лесах на гниющих стволах деревьев или на богатых перегноем почвах; характерна облигатная микориза. Наиб. известны роды сциафила (*Sciaphila*), пантропический, включает св. 50 видов, и триурис (*Triuris*), в тропич. Америке. См. рис. на стр. 645.

ТРИФОЛИА́ТА (*Poncirus trifoliata*), листопадный колючий кустарник сем. рутовых. Растёт в Сев. Китае, в кустарниковых зарослях, по обочинам дорог. В культуре в Японии, Сев. Америке, в СССР — на Черномор. побережье Кавказа. Плоды мелкие, несъедобные, используется как осн. подвой для цитрусовых и как декор. растение.

ТРИХИНЕ́ЛЛЫ, трихины (*Trichinella*), род нематод сем. трихинелловых (Trichinellidae) подкласса аденофорей. Дл. самцов 0,6—1,6 мм, самок 1,26—4,4 мм. 2—3 вида. Наиб. известна *T. spiralis*, половозрелая стадия к-рой живёт в просвете тонкого кишечника преим. хищных или всеядных млекопитающих и человека. Оплодотворённые самки внедряются в стенку кишечника, рождают мельчайших личинок, к-рые с током крови разносятся по телу хозяина. Из капилляров личинки мигрируют в поперечнополосатые мышцы, где растут, скручиваются спирально и инкапсулируются, сохраняя жизнеспособность свыше года (иногда до неск. десятков лет). Для превращения в половозрелых червей инкапсулированные личинки должны попасть в кишечник др. млекопитающего, что происходит при поедании заражённого личинками животного. Человек заражается, употребляя недостаточно проваренное или прожаренное (обычно свиное) мясо. Т. вызывают тяжёлое заболевание — трихинеллёз. *T. pseudospiralis* полное развитие совершает в организме птиц.

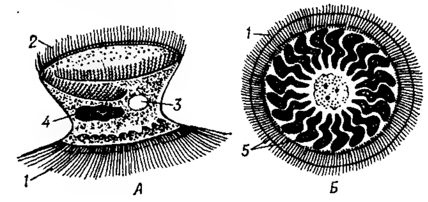
● Trichinella and trichinosis, N. Y., 1983.

ТРИХОБЛА́СТЫ (от греч. thríx, род. падеж trichós — волос и *...бласт*), клетки волосконосного слоя корня (эпиблемы), способные образовывать корневые волоски.

ТРИХОГРА́ММЫ (*Trichogramma*), род паразитич. перепончатокрылых из надсем. хальцид. Дл. 0,2—0,9 мм. Тело компактное, с широкими прозрачными крыльями. Личинки не сегментированные, мешковидные; эндопаразиты яиц (яйцееды) др. насекомых, гл. обр. чешуекрылых. В СССР ок. 20 видов, в т. ч. *T. evanescens*, *T. embryophagum*, *T. euproctidis*. Широко используются в биол. борьбе с вредителями с.-х. культур, для чего их специально размножают. См. рис. 7 в табл. 25.

ТРИХОДЕ́РМА (*Trichoderma*), род гифомицетов. Мицелий бесцветный. Конидиеносцы вертикальностоящие, разветвлённые, бесцветные. Конидии одноклеточные, собраны в округлые головки. Сапротрофы в почве и на древесине, нек-рые паразитируют на др. грибах. 9 видов. Распространены широко. Из нек-рых видов Т. получают препарат триходермин, применяемый для борьбы с корневыми гнилями с.-х. растений, возможно его использование против вилта хлопчатника.

ТРИХОДИ́НЫ (*Trichodina*), род ресничных инфузорий. Тело в форме диска диам. до 100 мкм, с присоской для прикрепления к телу хозяина. Присоска окружена венчиком ресничек, с помощью к-рых Т. активно передвигаются. Св. 100 видов. Широко распространены в водоёмах всех типов. Эктопаразиты рыб и др. водных животных, особенно опасны для молоди. При массовом развитии вызывают заболевание и гибель рыб.



Триходины: *А* — *Trichodina pediculus* (вид сбоку), *Б* — прикрепительный диск *Trichodina domerguei*: *1* — нижний венчик ресничек; *2* — околоротовые ресничные ряды; *3* — сократительная вакуоль; *4* — макронуклеус; *5* — крючья прикрепительного диска.

ТРИХОЛО́МА, рядовка (*Tricholoma*), род агариковых грибов сем. трихоломовых, или рядовковых (Tricholomataceae). Шляпка диам. до 12 см, полушаровидная, выпуклая, позже распростёртая. Окраска от различных сочетаний ржаво-серовато-буроватых тонов до белой, редко ярко окрашенные. Пластинки слегка приросшие к ножке. Ножка дл. 3—12 см, толщ. 1—2 см, обычно цилиндрическая, кольцо отсутствует. Большинство видов с запахом свежей муки. 23 вида, распространены широко. Растут на пнях, почве, в хвойных и листв. лесах с сентября (реже с августа) по октябрь. Многие микоризообразователи. 10 видов съедобны, из к-рых наиб. известна Т. серая (*T. portentosum*).

ТРИХОМИЦЕ́ТЫ (Trichomycetes), класс настоящих грибов. Систематич. положение недостаточно ясно. Обитают в кишечнике, желудке, на анальных пластинках водных и наземных членистоногих. Возможно, многие из них являются не паразитами, а облигатными комменсалами, получающими питание из окружающей среды в кишечнике или желудке членистоногих. Таллом (дл. до 1 см) представлен многоядерными, простыми, несептированными или ветвящимися септированными нитями; прикрепляется к субстрату спец. клеткой. При бесполом размножении концевые сегменты нитей превращаются в спорангии, формирующие по одной крупной, многоядерной конидии, покоящейся или прорастающей. У наиб. высокоорганизованных Т. конидии с длинными нитевидными придатками. Нек-рые Т. не образуют спор, их таллом распадается на оидии. Среди Т. существуют гомоталличные и гетероталличные формы. При половом процессе происходит слияние обособившихся в нити протопластов или ядер. В результате возникает покоящаяся зигота. 3 порядка: амёбидиевые (Amoebidiales), эккриновые (Eccrinales) и гарпелловые (Harpellales); 60—100 видов. Характер полового процесса, отсутствие зооспор позволяют предположить родство Т. с зигомицетами. В отличие от зигомицетов у Т. в оболочках отсутствует хитин, а скелетным веществом является целлюлоза. Происходят, вероятно, от свободноживущих амёб, но не исключена и филогенетич. разнородность Т.

ТРИХО́МНЫЕ БАКТЕ́РИИ, грамотрицательные бактерии, образующие трихомы — цепочки клеток, соединённых плазмодесмами. Иногда трихомы снаружи покрыты чехлом. Мн. Т. б. обладают скользящим движением, нек-рые прикреплены. Большинство обитает в водной среде, очень часто на поверхности ила. К Т. б. относятся нек-рые хелеотрофные бактерии (*Beggiatoa*, *Thiothrix* и др.), ряд цианобактерий, нек-рые фототрофные зелёные бактерии. Размножаются обычно обрывками трихома из неск. клеток. Подвижные участки трихома без чехла наз. гормогониями. Несмотря на обилие в природе, Т. б. часто трудно поддаются выделению в чистую культуру. Поэтому свойства нек-рых видов изучены недостаточно, что не позволяет полно оценить их роль в природе.

ТРИХОМОНАДИ́ДЫ (Trichomonadida), отряд жгутиконосцев. Размеры 5—40 мкм, изредка до 200 мкм. В основном мономонадные (одноядерные) формы, имеющие от 4 до 6 жгутиков, один из к-рых направляющий. Он может быть свободным или связанным с поверхностью тела (иногда образует ундулирующую мембрану). Есть формы с полимонадной организацией (сем. Calonymphidae), у к-рых каждый кариомастигонт включает набор жгутиков, цитоплазматич. фибриллу — пельту, несократимый аксостиль, парабазальный аппарат и ядро. Митохондрий нет. Митоз с сохранением ядерной оболочки и внеядерным веретеном. Половой процесс неизвестен. Настоящих цист нет. Представители сем. Devescovinidae и Calonymphidae живут только в кишечнике низших термитов, сем. Monocercomonadidae и Trichomonadidae паразитируют в разл. беспозвоночных и позвоночных.

ТРИХОМОНА́ДЫ (*Trichomonas*), род простейших отр. трихомонадид. Дл. 5—40 мкм. На переднем конце 3—5 свободных жгутиков, один жгутик проходит вдоль тела и соединяется с его поверхностью ундулирующей мембраной. Ядро одно. Неск. десятков видов. Паразиты разл. органов нек-рых позвоночных. Питаются бактериями, к-рых заглатывают расположенным на переднем конце цитостомом. Размножаются продольным делением. *T. hominis* паразитирует в кишечнике, *T. tenax* — в ротовой полости, *T. vaginalis* — в мочеполовых путях человека, вызывая заразное заболевание трихомоноз; *T. foetus* — возбудитель тяжёлых заболеваний мочеполовой системы рогатого скота.

Трихомонада *Trichomonas angusta*: *1* — цитостом; *2* — базальное тельце; *3* — ядро; *4* — один из передних жгутиков; *5* — ундулирующая мембрана; *6* — задний жгутик; *7* — вакуоль; *8* — аксостиль.

ТРИХО́МЫ (от греч. tríchōma — волосяной покров, волосы), 1) различные по форме, строению и функции выросты клеток эпидермы растений — волоски,

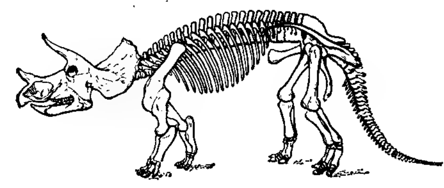
чешуйки, нектарники. Т. выполняют защитную (кроющие Т.) и выделительную (железистые Т.) функции. Кроющие Т. часто образуют на растении густой шерстистый, войлочный или др. покров, предохраняя от избыточной транспирации (иногда, у растений влажных тропиков, способствуют транспирации). Длинные волоски на семенах хлопчатника (дл. до 50—60 мм) — ценное сырьё для текст. пром-сти (клеточная стенка Т. почти целиком состоит из целлюлозы). Строение и форма Т.— важный таксономич. признак. 2) О Т. у бактерий см. *Трихомные бактерии*.

ТРИХОПЛА́КС (*Trichoplax adhaerens*), мор. животное типа пластинчатых. Единств. вид рода. Обитает среди водорослей Атлантич. ок., Средиземного и Красного морей. Впервые описан в 1883, но с 1907 ошибочно считался планулой гидроидной медузы *Eleutheria* и лишь в 1971 признан взрослым организмом. Т.— одно из наиб. примитивных многоклеточных животных. Дл. до 4 мм, толщ. 20—40 мкм. Передвигается, непрерывно изменяя очертания тела (подобно амёбе) и скользя его нижней, покрытой жгутиками, поверхностью по субстрату. Нервная система, чувствит. клетки отсутствуют. Питается, вероятно, как путём наруж. переваривания пищ. частиц, так и путём фагоцитоза. Размножение преим. бесполое, редко половое. Близкий вид др. рода — *Treptoplax reptans* был описан из аквариума Неаполитанской зоологич. станции. Предполагают, что Т.— реликт некогда богатой фауны примитивных многоклеточных животных. Объект изучения и лабораторных экспериментов.

● Иванов А. В., *Trichoplax adhaerens* — фагоцителлообразное животное, «Зоологический журнал», 1973, т. 52, в. 8.

ТРИХОЦИ́СТЫ (от греч. thríx, род. падеж trichós — волос и *циста*), цитоплазматич. органеллы простейших, способные к «выстреливанию» при механич. или химич. раздражении. Выполняют обычно защитную функцию. Известно неск. типов Т. У парамеций, напр., они состоят из белковых телец дл. 2—6 мкм, снабжены остриём и расположены в цитоплазме перпендикулярно поверхности тела. При выстреливании вытягиваются в нить дл. 20—60 мкм. Существуют также Т. без острия, палочковидные, ядовитые и др. Есть Т. и у жгутиконосцев. Для книдоспоридий характерны т. н. книдоцисты («полярные капсулы»), присущие спорам и обеспечивающие при выстреливании прикрепление к телу хозяина.

ТРИЦЕРАТО́ПСЫ (*Triceratops*), род вымерших пресмыкающихся подотр. рогатых динозавров. Известны из верхнего мела Сев. Америки. Дл. туловища (без хвоста) ок. 6 м. Череп (дл. до 3 м) с небольшим носовым и двумя длинными надглазничными рогами. Костный «воротник» над шеей обычно без отверстий. Внешне напоминали носорогов. Передвигались на 4 конечностях. Растительноядные. Ок. 10 видов. Принадлежат к последним динозаврам, жившим на Земле.



Скелет трицератопса *Triceratops prorsus.*

ТРОГИ́ДЫ, песчаники (Trogidae), семейство жуков, подотр. разноядных. Близки к пластинчатоусым. Дл. 3—15 мм, передние ноги копательные. Ок. 170 видов, распространены широко, но преим. в аридных областях; в СССР — 15 видов. Жуки питаются падалью, экскрементами, личинки живут в почве под трупами, реже обитают в песке, питаясь остатками растений. Почвообразователи. В СССР обычен песчаник обыкновенный (*Trox sabulosum*), дл. 8—9 мм. См. рис. 7 в табл. 28.

ТРОГЛОБИО́НТЫ (от греч. trṓglē — пещера и *бионт*), животные, постоянно обитающие в пещерах, пещерных водоёмах и подземных водах. Среди Т. наиб. обычны ракообразные — веслоногие рачки гарпактициды, нек-рые бокоплавы и креветки. Реже встречаются моллюски, коловратки, пиявки и полихеты. Среди Т. представители неск. отрядов рыб, нек-рые земноводные. В пещерах Кубы есть 2 вида рыб сем. бротулевых (Brotulidae), остальные представители к-рого обитают только в мор. водах. Как правило, у Т. отсутствует пигментация, поэтому окраска тела белая или желтоватая. Органы зрения обычно редуцированы, хорошо развиты обоняние и осязание, а у рыб — органы *боковой линии*. В связи со стабильностью условий существования в пещерах уцелели представители древних фаун. Большинство Т. являются эндемиками. В СССР впервые слепая пещерная рыба (из рода гольцов) обнаружена в 1980-х гг. в подземных водоёмах горного массива Кугитангтау (Памиро-Алай).

ТРОГОНООБРА́ЗНЫЕ (Trogoniformes), отряд птиц. Дл. 23—40 см. Крылья короткие, широкие, хвост обычно длинный. Клюв широкий. Вокруг глаз по голому кольцу. Оперение рыхлое, на спине часто зелёное, блестящее, остальное — контрастное сочетание красного, синего, жёлтого. Одно семейство, 8 родов, 34 вида; наиб. известен квезал. Обитают в тропич. лесах Азии, Африки и Америки. Моногамы. Гнездятся в дуплах и пустотах термитников. В кладке 2—4 яйца. Насиживают самка и самец. Птенцы птенцового типа. Кормятся, взлетая с ветки и хватая на лету насекомых или срывая мелкие плоды; питаются также моллюсками и пресмыкающимися.

ТРОМБИ́Н, фермент класса гидролаз из группы сериновых протеаз; важнейший компонент системы свёртывания крови (фактор IIa). Сложный белок (гликопротеид), мол. м. 40 000; белковая часть молекулы состоит из 2 полипептидных цепей (А-цепь содержит 49 аминокислотных остатков, Б-цепь — 265), соединённых дисульфидной (*—S—S—*) связью. Активный центр Т. и углеводный компонент расположены в Б-цепи. Обеспечивает превращение фибриногена в фибрин, к-рый составляет основу тромба; активирует факторы свёртывания крови V, VIII, XIII и XIV (протеин С); стимулирует агрегацию тромбоцитов и ретракцию (сжатие) кровяного сгустка. Неактивный предшественник Т. в крови — протромбин.

ТРОМБОПЛАСТИ́Н, белково-липидный комплекс, важнейший компонент свёртывания крови (фактор III). Соотношение белок (мол. м. ~ 43 000) : фосфолипиды = 1 : 450. Локализован в мембранных структурах эндотелиальных и гладкомышечных клеток кровеносных сосудов, в тканях разл. органов и в моноцитах. Участвует в активации внеш. механизации свёртывания крови.

ТРОМБОЦИ́ТЫ (от греч. thrómbos — сгусток и *...цит*), один из видов форменных элементов крови позвоночных; участвуют в процессе её свёртывании. У большинства животных (за исключением млекопитающих) Т.— мелкие округлые или удлинённо-овальные клетки с плотным ядром и слабобазофильной цитоплазмой, образующиеся из стволовых кровяных клеток. У млекопитающих функции Т. выполняют кровяные пластинки — безъядерные тельца диам. 2—5 мкм. В 1 мм³ крови взрослого человека в норме их содержится 180—320 тыс. В кровяных пластинках выявляются специфич. гранулы, содержащие серотонин и вещества, участвующие в свёртывании крови, а также — митохондрии, микротрубочки (обусловливающие, как полагают, подвижность пластинок), гранулы гликогена, иногда рибосомы. Образуются в кроветворных органах из мегакариоцитов путём отделения участков их цитоплазмы. Срок жизни пластинок 8—11 сут.

ТРОПИБАЗА́ЛЬНЫЙ ЧЕ́РЕП (от греч. trópis — киль и *базальный*), череп с узким основанием и сближенными глазницами, разделёнными межглазничной перегородкой, позади к-рой расположен головной мозг. Т. ч. свойствен большинству костистых рыб, пресмыкающимся (исключая змей и амфисбен) и птицам, из ископаемых — кистепёрым рыбам, стегоцефалам. Ср. *Платибазальный череп*.

ТРОПИ́ЗМЫ (от греч. trópos — поворот, направление), направленные ростовые движения (изгибы) органов растений, вызванные односторонним воздействием разл. факторов среды (света, земного притяжения, химич. веществ и др.). В основе Т. (как и *настий*) лежит явление раздражимости. Т. возникают в растущих частях растения и обычно являются следствием более быстрого роста клеток на одной стороне стебля, корня или листа. Эти растяжения связаны с асимметричным распределением гормона роста растений (ауксина) в органе. По совр. представлениям, в механизме Т. принимают участие также и др. фитогормоны (напр., абсцизовая кислота в корнях). При положит. Т. движение направлено в сторону раздражителя, при отрицательном — от него. Органы, располагающиеся вдоль градиента раздражителя, наз. ортотропными, под прямым углом к нему — диатропными, под любым другим углом — плагиотропными. Благодаря Т. происходит ориентация органов в пространстве, обеспечивающая наиб. эффективное использование факторов питания и служащая для защиты от вредных воздействий. В зависимости от природы раздражителей различают гео-, фото-, хемо-, тигмо-, термо- и др. виды Т. Ранее термин «Т.» нередко употребляли в зоологии в том же смысле, что и термин «таксисы».

ТРОПИ́ЧЕСКИЙ ЛЕС, тип биома, распространённый в экваториальном, субэкваториальных и тропич. поясах Земли. Занимает пл. ок. 3000 млн. га (1983). Существует 2 осн. группы формаций: дождевого, или влажного (гилеи), и сезонного (дождезелёного, зимнезелёного) Т. л. Осн. массивы дождевого Т. л. приурочены прежде всего к экваториальному поясу, развиваются в условиях избытка влаги и тепла (кол-во осадков более 2000 мм в год, среднегодовые темп ры 25—30 °С). Распространены в Юж. Америке (гл. обр. басс. р. Ама-

зонка), Африке (басс. р. Конго, юж. побережье Гвинейского зал.), в Юго-Вост. Азии (Индонезия), на Нов. Гвинее, о-вах Океании. В зависимости от условий произрастания выделяют ряд формаций дождевого Т. л., в т. ч. равнинные, болотистые, горные, субальпийские туманные леса (нефелогилеи) и др. Дождевые Т. л.— осн. хранилище генофонда растит. мира (св. 4/5 всех видов растений); их флору считают центром эволюционной активности, откуда пополнялись все флоры мира, в т. ч. умеренных поясов Земли. Древесные виды явно преобладают над травянистыми (до 100 видов на 1 га). Доминируют сем. диптерокарповых, бобовых, миртовых, пальм и др., представлены древовидные папоротники; обильны эпифиты (чаще всего орхидеи и папоротники) и крупные лианы. Характерны растения с многолетними травянистыми стволами (марантовые и др.). Много ценных хоз. видов, напр. какао, гевея и др. Выс. деревьев 30—40 (иногда до 50—70) м, стволы стройные, часто с контрфорсами у основания. Своеобразие дождевому Т. л. придают т. н. деревья-душители (преим. фикусы). Деревья цветут, плодоносят и сменяют листья на протяжении всего года. Ярусы древостоя практически не выражены. Над общим сомкнутым пологом возвышаются одиночные деревья. Кустарники отсутствуют, травяной покров беден. Исключительно богатое животное население дождевых Т. л. сосредоточено гл. обр. в кронах деревьев. Из млекопитающих характерны обезьяны, муравьеды, ленивцы, ягуар, леопард и др., из птиц — попугаи, туканы, колибри, краксы и др. Чрезвычайно многообразны беспозвоночные, к-рые широко различаются по окраске, размерам, особым адаптациям к защите от хищников. Из пресмыкающихся многие ядовиты.

С е з о н н ы е Т. л. распространены в пределах тропиков, в областях с чётко выраженными дождевым и сухим сезонами. Занимают обширные пространства в Индии и Юго-Вост. Азии, Зап. и Юж. Африке, встречаются в Юж. и Центр. Америке и Сев. Австралии. По мере увеличения продолжительности сухого периода и уменьшения годового кол-ва осадков в сезонных Т. л. сменяются следующие формации: вечнозелёные (в Австралии представлены эвкалиптовыми лесами), полувечнозелёные (полулистопадные), характеризующиеся достаточно богатым флористич. составом (в т. ч. лиан и эпифитов), листопадные — светлые разрежённые леса с обеднённым видовым составом, древостой часто из одной породы. Среди листопадных сезонных Т. л. различают *муссонные леса* и *саванновые леса*. Дальнейшее уменьшение годового кол-ва осадков приводит к появлению разрежённых древостоев со злаками в травяном покрове либо колючих ксерофильных лесов (напр., *каатинга*) и кустарников, к-рые переходят в саванны. Для сезонных Т. л. характерны крупные млекопитающие, напр. слоны, жирафы, буйволы и др.

Биоценозы Т. л. наиб. высокопродуктивные на Земле (уровень биол. продуктивности 3500 г/м^2 в год). Покрывая ок. 6% поверхности суши, Т. л. дают ок. 28% общей продукции органич. вещества. Осн. часть биомассы Т. л. сосредоточена в живых растениях. Из-за интенсивности процесса промывания и обилия беспозвоночных и грибов, разрушающих подстилку, её запас в дождевом Т. л. составляет $3,4 \cdot 10^9$ т, что, несмотря на большой опад листьев, на порядок меньше, чем в бореальных лесах. Почвы бедные. Годовая продукция (в сухой массе) Т. л. составляет: дождевых —$59,4 \cdot 10^9$ т, сезонных —$18,9 \cdot 10^9$ т, ксерофильных лесов и редколесий —$7,2 \cdot 10^9$ т, а биомасса соответственно $1025 \cdot 10^9$ т (55% мировой биомассы), $331,1 \cdot 10^9$ т, $87,8 \cdot 10^9$ т. Дождевые Т. л. связывают в органич. веществе $460 \cdot 10^9$ т CO_2.

Первичные Т. л. почти на половине естеств. ареала заменены вторичными лесами или травянистыми сообществами. Гл. причины сокращения Т. л.— подсечно-огневое земледелие, выжигание лесов под пастбища, лесоразработки. Особенно быстро сводятся влажные Т. л. (по разл. оценкам от 5 до 25 млн. га в год). При растущих темпах лесозаготовок леса Юго-Вост. Азии и Центр. Америки едва ли сохранятся до конца столетия. Учитывая исключит. роль Т. л. в нормальном функционировании и развитии всей биосферы (биол. продуктивность, газовый и водный режим, сохранение разнообразия жизненных форм на Земле, многие из к-рых не изучены, и др.), охране Т. л. посвящены усилия международных орг-ций — МСОП, ФАО, ЮНЕП. Охраняемые терр. Т. л. (в осн. дождевых и наиб. влажных сезонных) занимают св. 40 млн. га. См. табл. 16.

● Р и ч а р д с П. У., Тропический дождевой лес, пер. с англ., М., 1961; У о л л е с А.-Р., Тропическая природа, [пер. с англ.], М., 1975; У и т т е к е р Р., Сообщества и экосистемы, пер. с англ., М., 1980; Х э д л и М., Л а н л и Ж.-П., Экосистемы тропического леса: общие черты и различия, «Природа и ресурсы», 1983, т. 19, № 1; С и м б е р л о ф ф Д., Уничтожение влажных тропических лесов и массовое вымирание видов, «Журнал общей биологии», 1984, т. 45, № 6, с. 767—78.

ТРОСТНИ́К (*Phragmites*), род многолетних трав сем. злаков. Выс. до 3,5 м, иногда до 6 м. Многоцветковые колоски собраны в метёлку. Размножаются преимущественно вегетативно. 5 видов. Т. южный, или обыкновенный (*P. australis*, или *P. communis*), распространён почти повсюду, кроме Арктики и Антарктики, 2 вида — в тропиках Азии, Африки и Австралии, по 1 виду — в Вост. Азии и Аргентине. Образуют заросли по берегам водоёмов, на болотах, в болотистых лесах. В СССР — 2 вида — Т. южный и Т. японский (*P. japonicus*), на Д. Востоке. Т. даёт большую биомассу и используется как сырьё для целлюлозно-бумажной пром-сти (перспективный заменитель древесины), как строит. материал, как топливо. Гигантским Т. часто наз. виды близкого рода арундо (*Arundo*). Иногда Т. неправильно наз. камышом. См. рис. 4 в табл. 21.

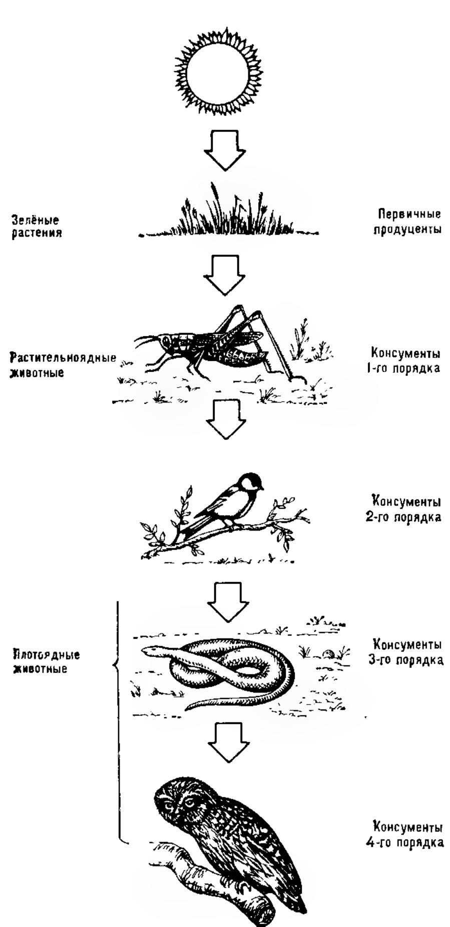
ТРОСТНИКО́ВАЯ СУТО́РА, т р о с т н и к о в ы й о п о л о в н и к (*Paradoxornis heudei*), птица сем. толстоклювых синиц. Дл. в среднем 17,5 см. Клюв очень высокий, сжатый с боков. Т. с. легко «разгрызают» им твёрдые стебли тростника, извлекая личинок насекомых. Спина палевая с тёмными штрихами, бока груди рыжие. Распространена в Китае в низовьях р. Янцзы и, видимо, на оз. Ханка. В СССР впервые найдена в 1969 на побережье этого озера. Живёт оседло, гнездится в тростниках. В кладке 5—6 яиц. Питается насекомыми, пауками. В результате выкашивания тростника на оз. Ханка Т. с. стала (с 1973) редка. В Красных книгах МСОП и СССР.

ТРО́ФИКА НЕ́РВНАЯ (от греч. trophḗ — пища, питание), регулирующее влияние нервной системы на структурно-химич. организацию органов и тканей, их рост и развитие через воздействие на обмен веществ. Представление о Т. н. возникло в нач. 19 в. И. П. Павлов считал, что каждый орган находится под контролем нервов 3 типов: функциональных, вызывающих или прерывающих его деятельность; сосудистых, регулирующих доставку питат. веществ кровью; трофических, определяющих использование этих веществ органом. Согласно совр. представлениям, трофич. функция в той или иной степени осуществляется всеми нервами, а спец. трофич. нервы немногочисленны. К ним относят, напр., симпатич. нервы, стимулирующие обмен веществ в миокарде, участвующие в мобилизации жировых запасов и др. Механизмы Т. н. во многом не раскрыты. Однако известно, что в этом процессе участвуют медиаторы и нек-рые ещё не идентифицированные химич. соединения, образующиеся в нервных стволах.

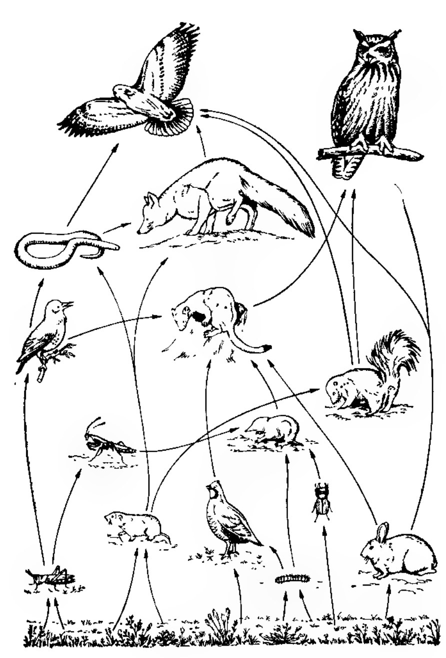
ТРОФИ́ЧЕСКАЯ КЛАССИФИКА́ЦИЯ п р и р о д н ы х в о д о ё м о в, разделение водоёмов или их отд. участков по степени кормности (трофности), в зависимости от уровня их первичной продукции. Классификация была введена в 20-х гг. 20 в. применительно к озёрам, но затем её распространили и на др. водоёмы, включая моря. Выделяют 4 осн. типа водоёмов; олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные и дистрофные. Отнесение вод к определ. трофич. типу производится не только по величине первичной продукции, но и на основании др. показателей: численности и биомассы фитопланктона, кол-ва биогенных веществ, содержания хлорофилла в воде. Иногда водоёмы классифицируют по составу доминирующих форм гидробионтов (напр., выделяют диатомовые, хирономусные, форелевые, карасёвые, лещёвые и др. типы водоёмов). Границы между отд. типами водоёмов условны, т. к. они могут менять трофич. тип в ходе естеств. развития и под влиянием деятельности человека. См. также *Эвтрофирование водоёмов*.

● Б а р а н о в И. В., Лимнологические типы озер СССР, Л., 1962; В и н б е р г Г. Г., Первичная продукция водоемов, Минск, 1960; С о р о к и н Ю. И., Первичная продукция морей и океанов, в кн.: Биологическая продуктивность водоемов, М., 1973.

ТРОФИ́ЧЕСКАЯ ЦЕПЬ, п и щ е в а я ц е п ь, ц е п ь п и т а н и я, взаимоотношения между организмами, через к-рые в экосистеме происходит трансформация вещества и энергии; группы особей (бактерии, грибы, растения и животные), связанные друг с другом отношением пища — потребитель. В Т. ц. при переносе потенциальной энергии от звена к звену бо́льшая её часть (до 80—90%) теряется в виде теплоты. Поэтому число звеньев (видов) в Т. ц. обычно не превышает 4—5 и, очевидно, чем длиннее Т. ц., тем меньше продукция её последнего звена по отношению к продукции начального. В состав пищи каждого вида входит обычно не один, а неск. или много видов, каждый из к-рых в свою очередь может служить пищей неск. видам. Поэтому трофич. взаимоотношения видов в природе точнее передаются термином т р о ф и ч е с к а я с е т ь (или п а у т и н а). Однако представление о Т. ц. сохраняет своё значение, когда оказывается возможным разнести всех членов сообщества по отд. звеньям цепи — *трофическим уровням*. Существует 2 осн. типа Т. ц.— пастбищные и детритные. В п а с т б и щ н о й Т. ц. (цепь выеда-



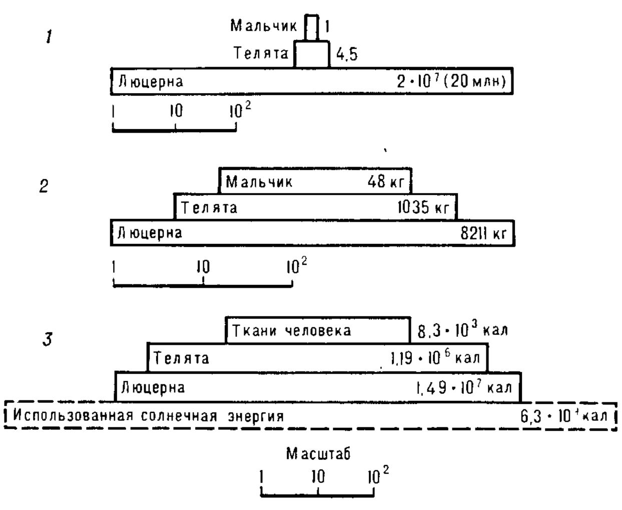
Упрощённая пастбищная трофическая цепь, показывающая последовательность трофических уровней.

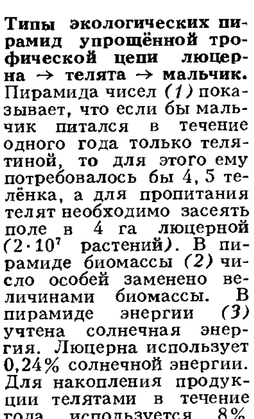


Пищевые связи в простой трофической сети (по Р. Риклефсу).

ния) основу составляют автотрофные организмы, затем идут потребляющие их растительноядные животные (напр., зоопланктон, питающийся фитопланктоном), потом хищники (консументы) 1-го порядка (напр., рыбы, потребляющие зоопланктон), хищники 2 го порядка (напр., судак, питающийся др. рыбами). Особенно длинны Т. ц. в океане, где мн. виды (напр., тунцы) занимают место консументов 4-го порядка. В д е т р и т н ы х Т. ц. (цепи разложения), наиб. распространённых в лесах, большая часть продукции растений не потребляется непосредственно растительноядными животными, а отмирает, подвергаясь затем разложению сапротрофными организмами и минерализации. Т. о., детритные Т. ц. начинаются от детрита, идут к микроорганизмам, к-рые им питаются, а затем к детритофагам и к их потребителям — хищникам. В водных экосистемах (особенно в эвтрофных водоёмах и на больших глубинах океана) значит. часть продукции растений и животных также поступает в детритные Т. ц.

ТРОФИ́ЧЕСКИЙ У́РОВЕНЬ, совокупность организмов, объединяемых типом питания. Представление о Т. у. позволяет понять динамику потока энергии и определяющую его трофич. структуру. Автотрофные организмы (преим. зелёные растения) занимают первый Т. у. (продуценты), растительноядные животные — второй (консументы первого порядка), хищники, питающиеся растительноядными животными,— третий (консументы второго порядка), вторичные хищники — четвёртый (консументы третьего порядка). Организмы разных трофич. цепей, но получающие пищу через равное число звеньев в трофич. цепи, находятся на одном Т. у. Так, питающиеся листьями люцерны корова и жук долгоносик рода ситона являются консументами первого порядка. Реальные взаимоотношения между Т. у. в сообществе очень сложны. Популяции одного и того же вида, участвуя в разл. трофич. цепях, могут находиться на разных Т. у., в зависимости от источника используемой энергии. На каждом Т. у. потреблённая пища ассимилируется не полностью, т. к. значит. часть её тратится на обмен. Поэтому продукция организмов каждого последующего Т. у. всегда меньше продукции предыдущего Т. у., в среднем в 10 раз. Относит. кол-во энергии, передающейся от одного Т. у. к другому, наз. э к о л о г и ч. э ф ф е к т и в н о с т ь ю с о о б щ е с т в а или эффективностью трофич. цепи. Соотношение разл. Т. у. (трофич. структуру) можно изобразить графически в виде э к о л о г и ч е с к о й п и р а м и д ы, основанием к-рой служит первый уровень (уровень продуцентов). Экологич. пирамида может быть трёх типов: 1) пирамида чисел — отражает численность отд. организмов на каждом уровне; 2) пирамида биомассы — общий сухой вес, энергосодержание или др. мера общего кол-ва живого вещества; 3) пирамида энергии — величина потока энергии. Основание в пирамидах чисел и биомассы может быть меньше, чем последующие уровни (в зависимости от соотношения размеров продуцентов и консументов). Пирамида энергии всегда суживается кверху. В наземных экосистемах уменьшение кол-ва доступной энергии обычно сопровождается уменьшением биомассы и численности особей на каждом Т. у.




Типы экологических пирамид упрощённой трофической цепи люцерна → телята → мальчик. Пирамида чисел *(1)* показывает, что если бы мальчик питался в течение одного года только телятиной, то для этого ему потребовалось бы 4,5 телёнка, а для пропитания телят необходимо засеять поле в 4 га люцерной ($2\cdot10^7$ растений). В пирамиде биомассы *(2)* число особей заменено величинами биомассы. В пирамиде энергии *(3)* учтена солнечная энергия. Люцерна использует 0,24% солнечной энергии. Для накопления продукции телятами в течение года используется 8% энергии, аккумулированной люцерной. На развитие и рост ребёнка в течение года используется 0,7% энергии, аккумулированной телятами. В результате чуть более одной миллионной доли солнечной энергии, падающей на поле в 4 га, используется для пропитания ребёнка в течение одного года (по Ю. Одуму).

...ТРОФ(О)..., ...ТРОФИЯ (от греч. trophḗ — пища, питание), часть сложных слов, означающая питание, вскармливание, рост, напр. *автотрофные организмы*, *трофобласт*.

ТРОФОБЛА́СТ (от *трофо...* и *...бласт*), наружный клеточный слой бластоцисты млекопитающих, через к-рый питат. вещества переходят от материнского организма к зародышевому узелку. Клетки Т. отличаются от клеток зародышевого узелка более мелкими размерами, а также отсутствием в их цитоплазме РНК и щелочной фосфатазы. При имплантации клетки Т. выделяют протеолитич. ферменты, разрушающие ткани матки. В дальнейшем Т. принимает участие в образовании плаценты.

ТРОФОЦИ́ТЫ (от *трофо...* и *...цит*), питающие клетки в яичниках ряда беспозвоночных животных. Развиваются в процессе *оогенеза* из оогониев. Соединены с ооцитом цитоплазматич. мостиками или трофич. стержнем. Снабжают ооцит

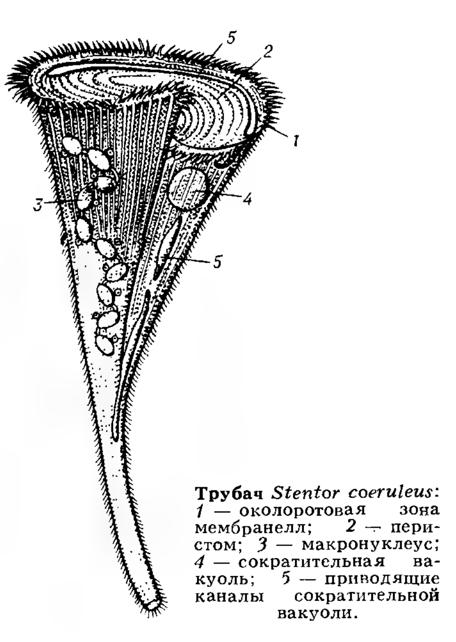
рибосомной РНК (в составе рибосом или их предшественников), синтезируемой в большом кол-ве в ядре Т. В нек-рых случаях (у губок) ооцит фагоцитирует Т. Вместе с ооцитом Т. окружены фолликулярным эпителием.

ТРОХОДЕ́НДРОВЫЕ, порядок (Trochodendrales) и семейство (Trochodendraceae) двудольных растений. Порядок Т. занимает промежуточное положение между магнолиевыми и гамамелисовыми. Деревья с бессосудистой ксилемой. Цветки мелкие, обоеполые, без лепестков (иногда и без чашелистиков). В порядке Т. 2 семейства. В сем. Т. 1 вид — вечнозелёное дерево троходендрон аралиевидный (*Trochodendron aralioides*), растущий в лесах Кореи, Японии и на Тайване. В сем. тетрацентровых (Tetracentraceae) также 1 вид — тетрацентрон китайский (*Tetracentron sinense*), листопадное дерево, встречающееся в Индии (Гималаи), Сев. Бирме и Китае.

ТРОХОФО́РА (от греч. trochós — колесо и phorós — несущий), ловеновская личинка (по имени С. Ловена, впервые описавшего Т. в 1840), микроскопическая свободно плавающая личинка многощетинковых червей, эхиурид, сипункулид и нек-рых моллюсков. Тело с одним или неск. поясками ресничек, служащими для передвижения (наиболее характерен предротовой поясок — прототрох). Кишечник состоит из пищевода, средней и задней кишок; анус — на заднем полюсе Т. Выделит. органы — протонефридии. На переднем полюсе имеется орган чувств — теменная пластинка с султаном ресничек и скоплением нервных клеток. По бокам от кишечника — пара первичных мезодермальных клеток (телобласты), к-рые в результате многократного деления дают мезодермальные полоски (т. н. телобластич. способ образования мезодермы). Планктонный образ жизни Т., переносимой мор. течениями на большие расстояния, обеспечивает распространение вида. При дальнейшем развитии Т. многощетинковых червей приобретает щетинки (параподии), мезодермальные полоски сегментируются, образуя парные целомич. мешки, и личинка переходит в стадию *метатрохофоры*, а у моллюсков в *велигер*. См. рис. 26 при ст. *Личинка*.

ТРОХОФО́РНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (Trochozoa) (от назв. личинки трохофоры), надтип первичноротых животных, имеющих целом (вторичную полость тела). Включает моллюсков, сипункулид, эхиурид, кольчатых червей, онихофор, тихоходок, языччковых, членистоногих. Примитивные представители первых четырёх групп имеют типичную трохофору; у остальных она исчезла (лишь у нек-рых членистоногих личинки гомологичны метатрохофоре — протаспис трилобитов и науплиус ракообразных).

ТРУБА́ЧИ, стенторы (*Stentor*), род ресничных инфузорий. Дл. до 1 мм. Тело воронкообразное, с дисковидным перистомом. На расширенном переднем конце — спиральная зона околоротовых мембранелл, остальное тело покрыто продольными рядами ресничек. Т. могут свободно плавать и прикрепляться суженным задним концом к субстрату. Иногда выделяют слизистый домик. Макронуклеус овальный, палочковидный или четковидный. Ок. 20 видов. Широко распространены в пресных водах. Нек-рые виды ярко окрашены (*S. coeruleus*, благодаря пигменту стенторину, сине-зелёный; *S. polymorphus* имеет зелёную окраску, т. к. в цитоплазме его живут симбионты — одноклеточные зелёные водоросли).

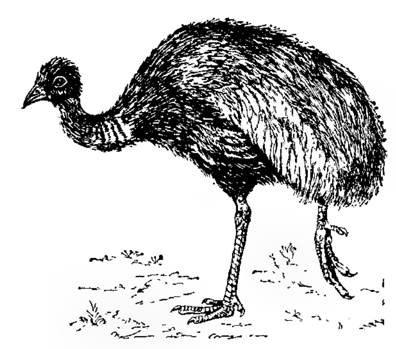


Трубач *Stentor coeruleus*: *1* — околоротовая зона мембранелл; *2* — перистом; *3* — макронуклеус; *4* — сократительная вакуоль; *5* — приводящие каналы сократительной вакуоли.

ТРУБАЧИ́ (Buccinidae), семейство морских переднежаберных моллюсков. Известны с начала палеогена; наиб. расцвета достигли в четвертичном периоде. Раковина (от неск. мм до 25 см) удлинённо-расширенная, обычно со спиральными килями, осевыми утолщениями или гладкая; окраска светлая или коричневая. Крышечка роговая, внутр. губа раковины гладкая, без зубов. Слюнные железы выделяют ядовитый секрет, парализующий жертву. Более 100 совр. и вымерших родов. Преим. в умеренных водах Сев. полушария, а также в субтропич., тропич. морях и умеренных водах Юж. полушария. Раздельнополые. Яйца откладывают в капсулах. Донные животные. Питаются двустворчатыми моллюсками, полихетами, иглокожими и др., трупами животных. Издавна объект промысла в Зап. Европе и на Д. Востоке (СССР, Япония и др.); напр., моллюсков из родов *Buccinum* и *Neptunea* добывают из-за высоких вкусовых качеств и красивой раковины. Виды *Neptunea* и нек-рые др. используются в стратиграфии верхнего кайнозоя прибрежных р-нов сев. части Тихого ок. Раковины крупных видов применялись в древности как сигнальные трубы (отсюда назв.), светильники и украшения. См. рис. 4, 6 при ст. *Брюхоногие*.

● Горячев В. Н., Брюхоногие моллюски рода Neptunea Röding Берингова моря, М., 1978; Голиков А. Н., Моллюски Buccininae Мирового океана, Л., 1980 (Фауна СССР, Моллюски, т. 5, в. 2).

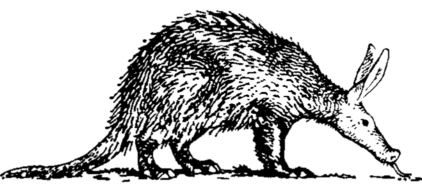
ТРУБАЧИ́, агами (Psophiidae), семейство журавлеобразных. Дл. 43—53 см. Ноги длинные. Клюв короткий. Оперение бархатисто-чёрное с блеском. Заметно горбятся во время громкого трубного крика (отсюда местное назв.— верблюжья спина). Единств. род *Psophia* с 3 видами, в тропич. лесах Юж. Америки. Хорошо бегают, летают тяжело и неохотно. Ночуют на деревьях. Держатся стаями у водоёмов и на болотах. В кладке 6—10 яиц. Пища — плоды, ягоды, насекомые. Объект охоты.


Трубач *Psophia crepitans*.

ТРУБКОВЁРТЫ (Attelabidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 2—15 мм, тело обычно яркое, с металлич. отливом, голова вытянута в головотрубку. Ок. 1300 видов, распространены широко; в СССР — 96 видов, большая часть их на юге Д. Востока. Растительноядные. Почти все обитают на деревьях и кустарниках. У большинства видов самка откладывает яйца в ткани листа, затем сворачивает его в трубку (отсюда назв.) или пакет, где и развивается белая, гусеницеобразная личинка; реже личинки живут внутри стеблей, черешков или плодов. Мн. виды Т., в т. ч. ореховый Т. (*Apoderus coryli*), дл. 6—8 мм, чёрный берёзовый Т. (*Deporaus betulae*), ринхиты, букарка плодовая, повреждают лесные породы и плодовые культуры. См. рис. 17, 19, 23, 24 в табл. 29.

● Тер-Минасян М. Е., Долгоносики-трубковерты (Attelabidae), М.— Л., 1950 (Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, т. 27, в. 2. Нов. сер., № 39).

ТРУБКОЗУ́БЫЕ (Tubulidentata), отряд плацентарных млекопитающих. Известны с плиоцена Евразии и с миоцена Африки. Дл. тела 1—1,5 м, хвоста 45—60 см. Конец морды вытянут в трубку. Передние конечности четырёх-, задние — пятипалые, вооружены мощными копытообразными когтями, служащими для разрушения термитников и рытья. Язык длинный, червеобразный. Зубы состоят из сросшихся дентиновых трубочек (отсюда назв.), не имеют эмали и корней, обладают постоянным ростом. Резцов и клыков нет. Один совр. вид — африканский трубкозуб (*Orycteropus afer*). Распространён по всей Африке к Ю. от Сахары. Обитает в разнообразных ландшафтах, избегая густых лесов. Активен ночью. Роет норы (дл. до 3 м). Питается в осн. термитами и муравьями. 1 раз в год рождает обычно 1 детёныша. Объект охоты (ради кожи и мяса). Во мн. р-нах численность сокращается.


Африканский трубкозуб.

ТРУБКОНО́СЫ (*Murina*), род гладконосых летучих мышей. Ок. 10 видов, распространены в Вост. и Юж. Азии, на Нов. Гвинее. В СССР — 2 вида: большой Т. (*M. leucogaster*) — встречается на Ю. Сибири и Д. Востока, малый Т. (*M. aurata*) — на Ю. Приморья и на о. Сахалин. Полёт медленный, порхаю-

щий. См. рис. 5 при ст. *Гладконосые летучие мыши.*

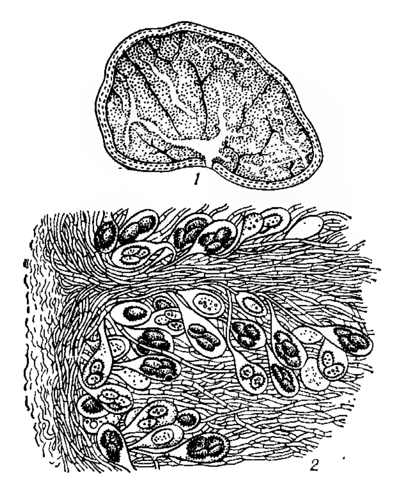
ТРУ́БОЧНИКИ, тубифициды (Tubificidae), семейство малощетинковых червей. Дл. 0,3—20 см. Тело нитевидное, красное или розовое. Передняя его часть (²/₃) обычно погружена в грунт (у мн. видов — в трубочке из слизи и частиц грунта), задняя — свободна и совершает «дыхательные» движения. 35 родов, ок. 350 видов. Распространены всесветно, в пресных, солоноватых водоёмах и морях. В СССР — 18 родов, ок. 100 видов. В пресных водоёмах встречаются на всех глубинах, в морях — преим. до 200 м, в абиссали — до глубины 4632 м. Обитают в грунте, образуя плотные поселения, иногда из тысячи особей на 1 м² дна. Питаются органич. веществами грунта, вынося его с глубины 50—100 мм на поверхность дна и минерализуя. Размножаются, откладывая после спаривания коконы с яйцами. Способствуют биол. очистке вод. Являются пищей рыб. Служат промежуточными хозяевами нек-рых паразитов водных животных.

ТРУПИА́ЛОВЫЕ, американские иволги (Icteridae), семейство певчих воробьиных. Дл. 17—54 см. Клюв конический, тонкий или массивный, иногда вздутый у основания. Оперение чёрное или бурое с красными или жёлтыми пятнами, реже полосатое. 25 родов, 92 вида, в Сев. и Юж. Америке. Мн. виды перелётные. Обитают в лесах, прериях, на болотах и в пустынях, экологически заменяя в Америке иволг, жаворонков и скворцов Евразии и Африки. Мн. виды колониальные. Большинство хорошо поёт, у нек-рых поют и самки. Гнёзда у одних Т. простые, открытые, на земле, у других — длинные висячие «кошельки» на деревьях. В кладке 2—7 яиц. Насиживает самка. Нек-рые виды, напр. большая воловья птица (*Psomocolax orizivorus*), паразитируют, подкладывая яйца в гнёзда др. птиц. 2 подвида болотных трупиалов (*Agelaius*) в Красной книге МСОП.

ТРУ́ТОВЫЕ ГРИБЫ́, группа грибов порядка афиллофоровых. Плодовые тела мясистые, кожистые или деревянистые; однолетние или многолетние, массой до 10 кг, распростёртые (дл. до 1,5 м), распростёрто-отогнутые, сидячие (диам. от 0,5—1 см до 70 см), иногда дифференцированы на шляпку с боковой или центр. ножкой, покрыты плотной, твёрдой коркой или без корки. Окраска поверхности у нек-рых яркая (жёлтая, оранжевая, красная). Ткань часто др. цвета. При отмирании Т. г., как правило, не загнивают, а засыхают. Гименофор обычно трубчатый, реже лабиринтовидный или пластинчатый. Трубчатый гименофор многолетних плодовых тел обычно слоистый (число слоёв соответствует числу лет гриба). Обитают почти исключительно на древесине (нек-рые на почве). 11 сем. (лисичковые, рогатиковые, кониофоровые и др.), 105 родов, ок. 600 видов. Распространены широко. Многие разрушают валежную и обработанную древесину, вызывают гибель деревьев.

ТРУХЛЯКИ́ (Pythidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 2—20 мм, голова вытянута в головотрубку. Ок. 300 видов, распространены широко, гл. обр. в Сев. полушарии; в СССР — 22 вида. Жуки встречаются под корой, на стволах деревьев, реже на цветках, личинки — под корой и в древесине. Хищники, уничтожают личинок короедов и дровосеков. В Европ. части СССР и Сибири обычен тёмно-фиолетовый плоский Т. (*Pytho depressa*).

ТРЮ́ФЕЛЬ (*Tuber*), род дискомицетов порядка трюфелевых (Tuberales). Плодовые тела подземные, размером от лесного ореха до крупного клубня картофеля (масса до 1 кг), округлые, с бугристой поверхностью, мясистые или хрящеватые, снаружи покрыты перидием. Мицелий при созревании плодовых тел исчезает. Ткань гриба на разрезе имеет мраморный рисунок из чередующихся светлых прожилок, на к-рых расположены аски с 1—8 аскоспорами, и темных. Созревают осенью. Все Т. образуют микоризу с дубом, буком, грабом и орешником. Ок. 100 видов, в умеренном поясе. Нек-рые Т. съедобны, напр. Т. зимний (*T. brumale*), Т. летний (*T. aestivum*); наиб. ценный Т. чёрный (*T. melanosporum*) культивируют во Франции.



Трюфель: *1* — разрез плодового тела; *2* — то же увелич., видны сумки с аскоспорами.

ТРЯСОГУ́ЗКОВЫЕ (Motacillidae), семейство певчих воробьиных. Дл. 12—22 см. Ноги у большинства видов тонкие и длинные, хорошо приспособленные к передвижению по земле. Т. постоянно потряхивают длинным хвостом (отсюда назв.). 5 родов, 57 видов. Распространены всесветно, кроме полярных областей и нек-рых океанич. островов. В СССР — 16 видов из 3 родов: коньки, древесные трясогузки (1 вид — *Dendronanthus indicus*) и трясогузки, или плиски (*Motacilla*). В роде трясогузок 11 видов, в Евразии и Африке; в СССР — 6 видов, в т. ч. 5 гнездящихся. Т — обитатели открытых пространств (тундр, степей, болот, лугов), немногие — лесов или зарослей кустарников. Гнёзда на земле, строениях, деревьях. В кладке 2—7 яиц. Насиживает самка, у нек-рых — самец. Насекомоядные, корм собирают преим. на земле. 1 вид коньков в Красной книге МСОП.

ТСУ́ГА (*Tsuga*), род деревьев сем. сосновых. Высота варьирует от 6 до 30 м (реже до 75 м). Крона чаще пирамидальная. Хвоя на коротких черешках, б. ч. плоская, линейно-ланцетная, тёмно-зелёная. Шишки овальные или веретеновидные, дл. 1,5—2,5 см, свисающие, созревают и раскрываются в год цветения. Размножаются семенами. 15—18 видов, в Гималаях, Китае, Японии и Сев. Америке, растут в лесах, иногда образуют чистые заросли. В СССР как декоративные разводят 6 интродуцированных видов, в т. ч. североамериканскую Т. канадскую (*T. canadensis*) — дерево выс. ок. 30 м с дугообразно свисающими ветвями и почти гребенчатой хвоей, и японскую Т. разнолистную (*T. diversifolia*) — дерево выс. до 25 м (иногда кустарник) с горизонтальными ветвями и торчащей во все стороны хвоей разной длины (1—1,5 см). Древесина Т. в Канаде и США используется гл. обр. в целлюлозно бумажной пром-сти и в стр-ве, кора — дубильное сырьё.

ТУАЛЕ́ТНЫЕ ГУ́БКИ, группа видов роговых губок. Дл. до 20 см и более. Скелет Т. г. состоит из густой пористой сети разветвлённых и анастомозирующих друг с другом волокон из эластичного вещества — спонгина. Применяются для туалета, мед. и технич. целей. Промысел Т. г. развит в Средиземном и Красном морях, у берегов о. Мадагаскар, Филиппин, в Мексиканском зал. и Карибском м. Наиб. ценится т. н. греческая губка (*Euspongia officinalis*).

ТУГУ́Н (*Coregonus tugun*), пресноводная рыба сем. сиговых. Дл. до 20 см, масса до 90 г. Тело округлое в поперечном сечении. Распространён в реках Сибири — от Оби до Яны, образует местные стада. На Оби известен под назв. сосьвинской сельди, или мамерки. В озёрах редок. Половая зрелость на 2-м году. Нерест ежегодный, осенью, на песчаных отмелях. Плодовитость 1,5—6 тыс. икринок. Питается планктонными ракообразными, падающими в воду насекомыми, их личинками, икрой рыб. Живёт до 6 лет. Объект промысла.

ТУКА́НОВЫЕ, перцеядовые (Rhamphastidae), семейство дятлообразных. Дл. 30—60 см. Клюв большой (иногда равен длине тела), сжатый с боков, ярко окрашенный; края зазубрены. Кормясь Т. поднимают клюв вертикально, чтобы забросить пищу в глотку. Оперение чёрное с белым, жёлтым или красным, реже однотонное зелёное. 5 родов, 40 видов, в равнинных и горных тропич. лесах Америки (от Юж. Мексики до Сев. Аргентины). Стайные птицы, держатся в кронах деревьев. Полёт волнистый, как у дятловых. Гнездятся в дуплах. В кладке 2—4 яйца. Птенцы развиваются медленно, остаются слепыми до 30 и более сут; нижняя челюсть у птенцов длиннее верхней, что облегчает их кормление. Питаются гл. обр. плодами, а также насекомыми, ящерицами, разоряют птичьи гнёзда. В неволе легко приручаются.

ТУ́КО-ТУ́КО (*Ctenomys*), род грызунов. Единств. род семейства. Дл. тела 17—25 см, хвоста 6—11 см. Ок. 30 видов, в тропич. и субтропич. Юж. Америке (к Ю. от 15° ю. ш.), в открытых, преим. пустынных ландшафтах равнин и гор (до выс. 5000 м). Б. ч. видов ведёт полуподземный образ жизни (роют с помощью увеличенных резцов и когтей передних конечностей глубокие сложные норы). Характерен громкий крик тревоги, доносящийся из-под земли,— «тукутуку-туко» (отсюда назв.) или «тлок-токтлок». Активны утром и вечером. Питаются подземными частями растений. Раз в год рождают 1—5 детёнышей. Численность сокращается.

ТУ́ЛОВИЩЕ (truncus), у позвоночных часть тела за исключением головы, шеи, конечностей и хвоста (у животных).

ТУНГ, масляное дерево (*Aleurites*), род листопадных деревьев сем. молочайных. 5 видов (по др. данным, до

15), в Юж. и Юго-Вост. Азии и на о-вах Тихого ок. Семена ядовиты и содержат большое кол-во быстровысыхающего масла (используют в технич. целях), ради к-рого Т. культивируют во мн. странах. Чаще всего выращивают Т. Форда, или китайский (*A. fordii*); в СССР (Закавказье) его культивируют наряду с Т. сердцевидным (*A. cordata*).

ТУ́НДРА (от фин. tunturi — безлесная, голая возвышенность), биом, распространённый в арктическом поясе Земли. Сложился в условиях холодного влажного климата (среднегодовые темп-ры ниже 0 °С, количество осадков 200—300 мм в год) и наличия в почве многолетней мерзлоты. Занимает полосу (шир. 30—500 км) слабохолмистых равнин вдоль побережий Евразии (более 3 млн. км²) и Сев. Америки, встречается в горах таёжной подзоны Скандинавии, Урала, Сибири, Д. Востока и Сев. Америки. Характерная черта Т.— безлесье (отд. участки леса заходят лишь в её юж. часть). Растения Т. развиваются на холодных переувлажнённых малоплодородных почвах, отличаются низкорослостью (обычно не выше 40 см), имеют короткий вегетац. период (ок. 60 сут). Преобладают многолетники (лишайники, мхи, травы, кустарнички и кустарники). В разл. типах растит. сообществ Т. насчитывается от 25 до 150 видов растений. Годичный прирост органич. вещества невелик и составляет в среднем: в субарктич. Т. 0,4—2,0 т/га, в арктич. Т. 0,1—0,2 т/га; биомасса соответственно 50—100 т/га и 5—10 т/га. В Т. выделяют 3 широтные подзоны. Для юж. субарктич. Т. наиб. характерны крупно- и мелкоерниковые формации с хорошо выраженным ярусом из карликовых берёз; в сев. субарктич. Т. (пятнистые Т.) преобладают осоково-кустарничковые формации; в арктич. Т. (полигональные Т.) среди оголённых участков, к-рые занимают большую площадь, встречаются ложбинки с растит. дерниной. Всего во флоре Т. насчитывается ок. 1000 видов лишайников и мхов и 1300—1500 видов цветковых растений.

Фауна Т. небогата. Гл. растительноядные млекопитающие: северный олень (Евразия) и карибу (Сев. Америка), лемминги, заяц-беляк. Из хищных в Т. почти эндемичен песец, широко распространены горностай, ласка, встречаются лисица, волк. В орнитофауне преобладают водоплавающие, характерны полярная сова, ржанка, пуночка и др. Среди насекомых обильны двукрылые. Большинство позвоночных зимой мигрируют в лесотундру или дальше на юг.

Экосистемы Т. чрезвычайно уязвимы, их хрупкость обусловлена сравнительно короткими пищевыми цепями (напр., лишайники и травы → олень → волк, человек; осоки → лемминг → песец, сова), поэтому существ. изменение одного из трофич. уровней сильно отражается на других, вызывая резкое колебание численности организмов — от сверхизобилия до почти полного исчезновения. К глубоким разрушениям экосистем Т. нередко приводит хоз. деятельность человека: «шрамы» от колёс и гусениц машин сохраняются годами (ягельники восстанавливаются через десятки лет), в местах строек появляются необратимые термокарстовые изменения рельефа и глубокая эрозия грунтов. Поэтому хотя антропогенное влияние на Т. ещё относит. невелико, необходим строжайший контроль за использованием легко уязвимых тундровых сообществ. Т. служит прекрасным пастбищем для оленей, ценным охотничьим угодьем. См. табл. 16.

● Растительный покров СССР, пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», М.— Л., 1956; Вальтер Г., Растительность земного шара, пер. с нем., т. 3, М., 1975; Уиттеккер Р., Сообщества и экосистемы, пер. с англ., М., 1980.

ТУНДРЯ́НАЯ КУРОПА́ТКА (*Lagopus mutus*), птица сем. тетеревиных. Дл. ок. 35 см. Оперение, маскирующее птиц на земле, летом пёстрое, зимой белое. Распространена на С. и в горах Евразии и Сев. Америки; в СССР — в холмистых полярных тундрах, а также в альпийском поясе гор Ю. и В. Сибири, на Д. Востоке. Зимой кочует. Объект охоты.

ТУНИ́КА (tunica), у растений — один или неск. наружных слоёв клеток образовательной ткани, прикрывающих в виде свода корпус в конусе нарастания. При дополнении листового бугорка обычно наружный слой Т. образует эпидерму, а глубжележащий слой (или слои) — внутр. ткани листа и первичную кору стебля.

У оболочников — студенистая или хрящеподобная защитная оболочка, одевающая тело; утолщённая кутикула, заселённая клетками, мигрировавшими из эпидермиса и соединит. ткани (единств. пример в животном мире). Т. асцидий имеет, кроме того, кровеносные сосуды. Вещество Т.— туницин — состоит из полисахаридов, близких к целлюлозе. У аппендикулярий Т. отделяется от тела посредством процесса, напоминающего линьку, и превращается в прозрачный «домик» (в нём помещается животное), приспособленный для фильтрования из мор. воды пищевых частиц.

ТУНЦЫ́, четыре рода рыб сем. скумбриевых. Дл. от 30 см до 3 и более м, масса до 679 кг. Хорошо развитые кровеносные сосуды кожи, боковых мышц тела и т. н. красных мышц, прилегающих к позвоночнику, одно из приспособлений Т. к продолжит. и быстрому плаванию (до 90 км/ч). В момент макс. расхода энергии темп-ра тела Т. выше на неск. градусов темп-ры окр. среды. 13 видов, из к-рых 6 наиб. крупных принадлежат к роду настоящих Т. (*Thunnus*), в теплых водах всех океанов, нек-рые заходят в умеренные воды. В воды СССР заходят 3 вида, в г. ч. синий, или обыкновенный, Т. (*Thunnus thynnus*), в Чёрном, Баренцевом и Японском морях. Стайные пелагич. рыбы. Совершают дальние миграции (нек-рые виды — трансокеанские). Нерест в тропиках круглогодично, в умеренных водах — летом. Плодовитость синего Т. до 10 млн. икринок. Питаются рыбами, головоногими моллюсками, пелагич. ракообразными. Объект промысла и спортивного лова. См. рис. 13 в табл. 35.

ТУПА́ЙИ (Tupaiidae), семейство полуобезьян. Из ископаемых Т. наиб. известен анагале (*Anagale gobiensis*) из олигоцена пустыни Гоби. Долгое время считалось, что Т. занимают промежут. положение между насекомоядными (пропорции тела, когти на пальцах, удлинённая мордочка и др.) и приматами, особенно лемуровыми (строение черепа, увеличение размеров мозга одновременно с редукцией обонят. отдела, свобода движения больших пальцев кистей и стоп и др.). Однако новые данные не подтверждают близкого родства Т. с приматами или насекомоядными и не дают оснований предполагать, что они имели общего предка. Поэтому предложено выделить Т. в отдельный отряд — Scandentia. Дл. тела 10—25 см, хвоста 14—20 см. Туловище удлиненное. Конечности короткие (передние длиннее задних), пятипалые, не хватательные. Мех густой, мягкий, чаще бурый или коричневый с разл. оттенками. Хвост пушистый, у перохвостой Т. голый, покрыт чешуйками, с кисточкой волос на конце. Глаза довольно большие. Имеется 4 пары вибрисс. У самок от 1 до 3 пар сосков. Зубов 38. 5 родов: обыкновенные Т. (*Tupaia*), с 13 видами, гладкохвостые, или горные, Т. (*Dendrogale*) с 2 видами, 2 монотипных рода — индийские Т., или анатаны (*Anathana*), и филиппинские Т. (*Urogale*); монотипный род перохвостые Т. (*Ptilocercus*) чаще выделяют в самостоят. подсемейство (Ptilocercinae). Обитают в тропич. дождевых и горных лесах (чаще вторичных) Индостана, Индокитая, на о. Хайнань и мн. о-вах Малайского архипелага до Зап. Филиппин. Полуназемные животные, живут гл. обр. в подлеске и на ниж. ветвях деревьев, в дуплах или полостях бамбука. Обычно активны днём (перохвостые Т.— в сумерках или ночью). Питаются растениями и насекомыми. Держатся парами и поодиночке. Строго охраняют свою территорию. Сезонности в размножении нет. Беременность 46—56 дней. Рождают 1—4 детёнышей. Половая зрелость — в 6 мес. См. рис. 1,2 в табл. 55.

● Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews, N.—Y., 1980.

ТУ́ПИКИ (*Fratercula*), род чистиковых. Дл. 30—35 см. Высокий, сильно уплощённый с боков клюв в брачном наряде ярко окрашен; лапы оранжево-красные. Гнездятся колониями. 2 вида. Тупик (*F. arctica*) спорадично распространён по побережьям умеренной и Сев. Атлантики; роет нору (дл. 1—3 м) в торфе, покрывающем скалы, в конце к-рой откладывает яйцо; реже гнездится в расселинах. Ипатка (*F. corniculata*) гнездится по побережьям сев. части Тихого ок., в расселинах скал и между камнями. Неумеренный промысел (сбор яиц, охота) привёл во мн. р-нах к сокращению численности и исчезновению ряда колоний. См. рис. 8 при ст. *Чистиковые*.

ТУР, первобытный бык (*Bos primigenius*), вымерший дикий бык. Выс. в холке до 2 м, в крестце до 1,8 м. Рога раскинутые. Был широко распространён во второй половине антропогена в лесостепях и степях Евразии. Объект охоты. В 15—16 вв. Т. сохранился только в лесах Мазовии (Польша). Последняя самка погибла в 1627. Предок европ. кр. рог. скота. Одомашнен, очевидно, в Греции ок. 2 тыс. лет до н. э.

ТУРА́КОВЫЕ (Musophagidae), семейство кукушкообразных. Дл. 36—71 см. Клюв крепкий, широкий, у нек-рых с лобным щитком, края клюва зазубрены. Хвост длинный, крылья широкие; летают плохо. Подвижный наружный палец лапы при ходьбе направлен вперёд, при лазании по ветвям поворачивается вбок. На голове у мн. Т. хохол из волосовидных перьев. У нек-рых на маховых перьях есть участки красного цвета, к-рый обусловлен специфич. пигментами, содержащими медь. 5 родов, 18 видов, в Африке, во влажных тропич. лесах, в кустарниковой саванне. Моногамы. Гнёзда на деревьях. В кладке 2 яйца. Насиживают самка и самец. Покидающие гнездо птенцы ещё не умеют летать, но, как и птенцы гоацина, могут лазать по ветвям при помощи когтя на втором пальце крыла. В осн. растительноядные (плоды, побеги, почки деревьев и кустарников). Ранее Т. наз. бананоедами, хотя бананов почти не едят.

Численность снижается, т. к. местное население использует нек-рые части тела Т. в лечебных целях, а маховые перья как украшение. 1 подвид в Красной книге МСОП.

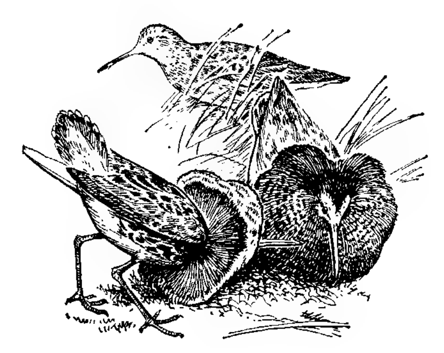
ТУРА́Ч, франколин (*Francolinus francolinus*), птица сем. фазановых. Дл. ок. 35 см. Распространён Т. от Кипра до Индостана; в СССР — на Ю.-В. Закавказья и на Ю.-З. Туркмении. Живёт в долинах рек в густых тугайных и кустарниковых зарослях. Моногам. Гнёзда на земле, в кладке 7—9 яиц. Питается семенами растений (зимой) и насекомыми (летом). Численность Т. резко сокращается после суровых зим и выжигания сухой травы весной. В Красной книге СССР.

ТУ́РГОР (от позднелат. turgor — вздутие, наполнение), напряжённое состояние клеточной оболочки, создаваемое гидростатич. давлением внутриклеточной жидкости. В растит. клетках внутр. давление на клеточную стенку всегда превышает давление на неё наружного раствора. У большинства растений тургорное давление лежит в пределах 5—10 атм, у галофитов, грибов — 50—100 атм. В течение суток оно обычно меняется, что связано с динамикой транспирации,— максимально в предутренние часы и минимально в послеполуденные. При значит. иссушении почвы или сильной транспирации Т. может снизиться до 0 (увядание). Благодаря Т. ткани обладают упругостью, сохраняется вертикальное положение стеблей (у травянистых) и т. д. Т. клеток тесно связан с их физиол. функциями (напр., тургесцентное состояние замыкающих клеток устьиц приводит к их открыванию, а потеря Т.— к закрыванию). Все процессы увядания, автолиза и старения сопровождаются снижением Т. В животных клетках Т. не бывает высоким из-за отсутствия в них прочных клеточных стенок (плазматич. мембраны выдерживают разницу внутр. и внеш. давления не более 0,5—1,0 атм). В организме они находятся в изотонич. (или близком к нему) растворе.

ТУРНЕ́ПС (*Brassica rapa rapa*), двулетнее растение сем. крестоцветных с утолщённым корнем (т. н. корнеплодом), подвид репы. В диком виде неизвестен. Возделывается как кормовое растение в Европе, Сев. Америке, Австралии; в СССР — гл. обр. в Европ. части, в Сибири и на Д. Востоке.

ТУРПА́НЫ (*Melanitta*), род утиных. Дл. 48—56 см. Самцы чёрные, иногда с белым пятном на крыле, самки тёмнобурые. Клюв у основания вздутый, жёлтый или красный с чёрным. 5 видов, на С. Евразии и Сев. Америки; в СССР — 4 вида: турпан (*M. fusca*), горбоносый Т. (*M. deglandi*), синьга (*M. nigra*) и американская синьга (*M. americana*). Гнездятся гл. обр. в тундре и лесотундре на озёрах и тихих реках; вдоль мор. берега проникают на Ю. до Эстонии. Зимуют на мор. побережьях. Насиживает и водит птенцов самка. Питаются моллюсками, водными насекомыми. Объект охоты.

ТУРУХТА́Н (*Philomachus pugnax*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 25 см. Весной у самцов развиваются пышный перьевой «воротник» и «уши» белого, рыжего или чёрно-зелёного цвета или их комбинаций (практически нет двух одинаковых особей). Распространён в тундре и лесотундре Евразии и местами к Ю., до лесостепи. Перелётная птица. Полигам. Весной самцы на токовых площадках ведут ожесточённые «турниры». Гнёзда на сырых лугах и болотах, в кладке 4 яйца. Питается преимущественно насекомыми.



Токующие самцы турухтана; сзади самка.

ТУРЧА́ (*Hottonia*), род растений сем. первоцветных. Многолетние свободноплавающие травы с погружёнными в воду мутовчатыми гребневидно перисторассечёнными листьями. Цветки белые или розовые, на длинных возвышающихся над водой цветоносах. 2 вида: Т. болотная (*H. palustris*) — в Европе (в т. ч. в СССР) и на северо-западе М. Азии, и Т. вздутая (*H. inflata*) — в Сев. Америке; растут по мелководьям озёр и прудов, образуя небольшие заросли. Цветут в первой половине лета; размножаются зимующими почками и семенами, к-рые прорастают на дне водоёмов, а весной всплывают с пузырьками воздуха. См. рис. 2 при ст. *Первоцветные*.

ТУ́РЫ, два вида горных козлов: кубанский тур (*Capra caucasica*), в зап. части Гл. Кавказского хребта, и дагестанский тур (*C. cylindricornis*), в центр. и вост. части Гл. Кавказского хребта. Эндемики СССР. Иногда рассматриваются как один вид. Дл. тела от 130 до 170 см, выс. в холке 80—110 см. Рога у самцов и у самок длинные, сильно расходящиеся в стороны.

ТУ́ТОВЫЕ (Moraceae), семейство растений порядка крапивных. Деревья и кустарники, изредка травы; многие содержат млечный сок. Цветки мелкие, невзрачные, в сложных соцветиях. Плоды б. ч. костянковидные, в соплодиях. Св. 80 родов, св. 1500 видов (по др. данным, ок. 50 родов и 900—1000 видов), гл. обр. в тропиках и субтропиках. В СССР дико растёт и культивируется инжир, разводится шелковица, бруссонетия и др. Соплодия мн. Т., напр. хлебного дерева, шелковицы, видов рода фикус и др., съедобны; в пищу употребляется и млечный сок молочного дерева (*Brosimum galactodendron*). Нек-рые Т.— каучуконосы, многие виды дают ценную древесину.

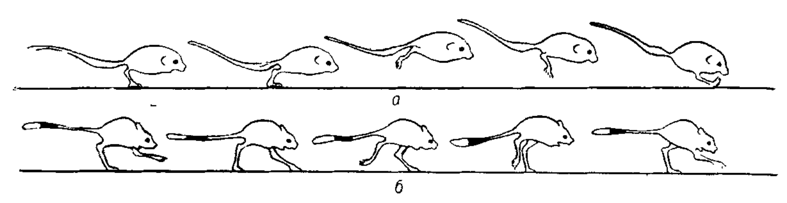
ТУ́ТОВЫЙ ШЕЛКОПРЯ́Д (*Bombyx mori*), бабочка сем. настоящих шелкопрядов (Bombycidae). Крылья в размахе 40—60 мм, беловатые. Тело массивное. По числу поколений в год различаются моновольтинные (одно), бивольтинные (два) и поливольтинные (много) породы Т. ш. Зимуют (диапауза) яйца. Спаривание сразу же после выхода из кокона. Самка в течение 2—3 сут откладывает 500—700 яиц (грена) и погибает. Незимующие яйца развиваются 10—12 сут, зимующие — весной следующего года. Гусеница питается листьями тутового дерева; неполноценные заменители его — одуванчик, козелец, маклюра (*Maclura*). Кокон завивается в течение 3 сут и состоит из непрерывной шелковинной нити дл. 1000—1500 м. У самцов содержание шелковины в коконе на 20% больше, чем у самок. Куколка развивается ок. 10 сут. Т. ш. в диком виде не известен; родом, по-видимому, из Гималаев, одомашнен в Китае ок. 3 тыс. лет до н. э. Разводят в Японии, Китае, Индии, Корее, странах Индокитая и Ю. Европы, в Бразилии; в СССР — в осн. в Ср. Азии и Закавказье. Выведены породы, различающиеся по продуктивности, морфологич. и физиол. признакам. В совр. шелководстве используют гибридные линии, к-рые по сравнению с чистыми породами дают более высокий и качественный урожай коконов. Применительно к Т. ш. разработаны методы снятия диапаузы яиц, получения полиплоидных форм, регуляции пола и размножения путём партеногенеза и андрогенеза. Большой вклад в генетику и селекцию Т. ш. внёс Б. Л. Астауров, к-рый получил тетраплоидный гибрид *B. mori* и *B. mandarina* — первый искусств. плодовитый полиплоид у животных.

Тутовый шелкопряд: *1* — бабочка; *2* — гусеница; *3* — кокон и куколка.

● Астауров Б. Л., Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль, М., 1968.

ТУ́ЧНЫЕ КЛЕ́ТКИ, лаброциты, разновидность клеток рыхлой соединит. ткани. Образуются в костном мозге. Специфич. признак Т. к.— наличие в цитоплазме гранул, окрашивающихся метахроматически, т. е. в тон, отличающийся от цвета красителя. Т. к. содержат в цитоплазматич. гранулах гепарин, гистамин, серотонин и др. физиологически активные вещества, что свидетельствует об участии Т. к. в процессах анафилаксии, воспаления, свёртывания крови и др. Кол-во Т. к., размеры и число гранул в них зависят от вида животных, зрелости клеток и функционального состояния соединит. ткани.

ТУШКА́НЧИКОВЫЕ (Dipodidae), семейство грызунов. Иногда в сем. Т. как подсем. включают мышовковых. Дл. тела от 5 см у трёхпалых карликовых тушканчиков (*Salpingotus*) до 26 см у земляных зайцев, дл. хвоста 7—30 см. У большинства Т. задние конечности в 3—4 раза длиннее передних. Т. приспособлены к двуногому передвижению (бегу и прыжкам, т. н. рикошет); прыжки могут превышать 3 м (скорость при этом до 10 м в секунду). 10—15 родов, 27—30 видов, в степях, пустынях и полупустынях Евразии, в Сев. Африке и Сев. Америке. В СССР — 17 видов из 9—10 родов: земляные зайцы, тарбаганчики (единств. вид), емуранчики (единств. вид — *Stylodipus telum*), мохноногие тушканчики (единств. вид — *Dipus sagitta*) и др. Большинство



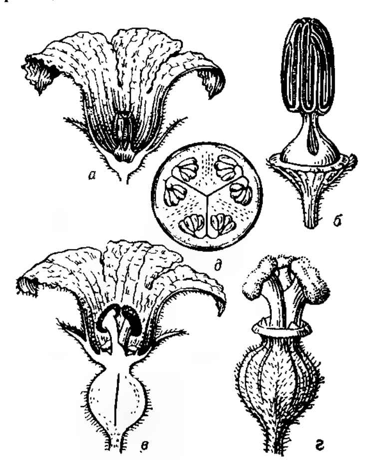
Формы передвижения тушканчиков: *а* — прыжок при синхронной работе конечностей; *б* — бег с попеременной опорой лап.

Т. степей и пустынь живут одиночно в глубоких норах. Активны ночью и в сумерки. Питаются растительной, нек-рые смешанной пищей. 1 или 2 раза в год рождают 2—8 детёнышей. 4 вида в Красной книге СССР. См. рис. 26, 27 при ст. *Грызуны*.

● Фокин И. М., Тушканчики, Л., 1978.

ТУ́Я (*Thuja*), род растений сем. кипарисовых. Деревья выс. 12—18 м, редко до 75 (североамериканская Т. гигантская — *T. plicata*), или кустарники. Листья чешуевидные (у ювенильных растений — игловидные), прижатые к ветвям. Шишки на концах ветвей, созревают в первый год. Размножаются семенами; семена с двумя крыльями. Т. нетребовательны к условиям произрастания, хорошо переносят задымление городов. Листья содержат эфирные масла, стерилизующие воздух. 5 видов, в Вост. Китае, Японии, Сев. Америке; в СССР 1 вид — Т. восточная (*T. orientalis*), в Ср. Азии, иногда выделяется в самостоят. род плосковеточник (*Platycladus*), внесена в Красную книгу СССР. В культуре 2 североамериканских вида — Т. западная (*T. occidentalis*) и Т. гигантская, или складчатая (*T. plicata*). Эфирные масла Т. западной применяют в медицине, особенно в гомеопатии, и в парфюмерии. Древесина мягкая, плотная, устойчива против гниения; в пром-сти, для построек, изготовления лодок используются т. н. белый (Т. западная) и особенно красный (Т. гигантская) кедры. См. рис. 2 в табл. 13.

ТЫ́КВА (*Cucurbita*), род одно- и многолетних травянистых растений сем. тыквенных. Ок. 20 видов. Родина — Центр. и Юж. Америка. Возделывают (в Сев. и Юж. Америке, Евразии, меньше в Африке; в СССР — во всех земледельческих р-нах) 3 вида как овощные и кормовые (плоды) и масличные (семена) культуры: Т. мускатную (*C. moschata*), Т. крупноплодную (*C. maxima*) и Т. твёрдокорую, или обыкновенную (*C. pepo*). Все они однодомные перекрёстноопыляющиеся растения, цветут до поздней осени. Обладают широким полиморфизмом; св. 2 тыс. сортов и популяций, различающихся по форме, окраске, величине плодов (сорта с ярко окрашенными мелкими плодами используют как декоративные) и т. д. По вкусовым качествам выделяются плоды Т. мускатной, но этот вид позднеспелый и поэтому культура его ограничена. Разновидности Т. твёрдокорой — патиссоны и кабачки. Культура Т. известна с 3-го тыс. до н. э. на терр. Перу и Мексики, в 1500 н. э. португальцы завезли Т. в Индию, в это же время она попала в Европу и быстро распространилась во всех странах.



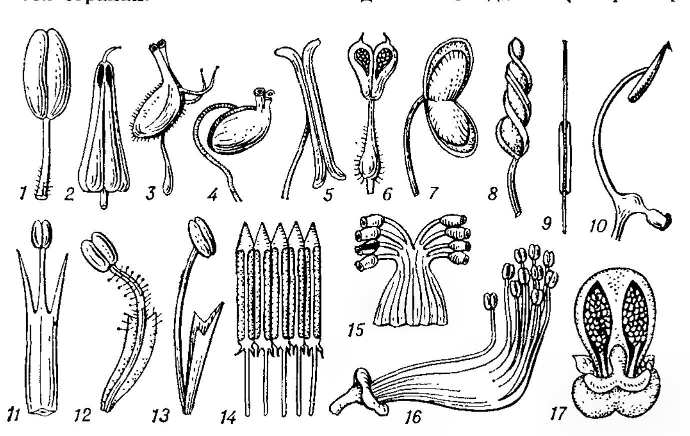
Тыква: *а* — тычиночный цветок в разрезе; *б* — андроцей (сросшиеся тычинки); *в* — пестичный цветок в разрезе; *г* — пестик; *д* — поперечный разрез завязи.

ТЫ́КВЕННЫЕ (Cucurbitaceae), семейство двудольных растений порядка фиалковых. Стелющиеся или лазящие (цепляются усиками) травы, редко полукустарники, 1 вид—*Dendrosicyos socotranus* — древовидное растение. Цветки правильные, б. ч. однополые (растения однодомные или двудомные), жёлтые, одиночные или в соцветиях; опыляются насекомыми. Плод — преим. тыквина, редко ягода; плоды распространяются животными, известна и автохория (бешеный огурец). 130 родов, ок. 900 видов (по др. данным, 90 родов и ок. 700 видов), в тропиках, субтропиках и отчасти в умеренных поясах. В СССР — 6 родов (в т. ч. переступень, бешеный огурец) с 11 видами, кроме того, 9 культивируемых или одичавших родов с 17 видами. К Т. относятся важные овощные (огурец, тыква, арбуз, дыня и др.), лекарств. (переступень, колоцинт), декор. растения. Хоз. значение имеют также люффа и горлянка.

ТЫ́КВИНА (pepo), сочный многосемянный паракарпный плод сем. тыквенных. Отличается твёрдым внеплодником и мясистыми меж- и внутриплодником и плацентой.

ТЫСЯЧЕЛИ́СТНИК (*Achillea*), род многолетних травянистых и полукустарниковых растений сем. сложноцветных. Корзинки многоцветковые, обычно мелкие, б. ч. в общем щитковидном соцветии, реже одиночные. Ок. 100 (по др. данным, 200) видов, преим. в умеренном поясе Сев. полушария (многие — в горах); в СССР — ок. 45 видов. Легко скрещиваются между собой. Т. тонколистный (*A. tenuifolia*) — эдификатор т. н. ахиллейных полупустынь. Каждое растение Т. обыкновенного (*A. millefolium*) образует до 25 тыс. лёгких семянок, к-рые могут разноситься ветром; размножается не только семенным путём, но и вегетативно (корневищем). Этот и близкие к нему виды — лекарственные. 2 вида в Красной книге СССР. См. рис. 5 в табл. 19.

ТЫЧИ́НКА (stamen), муж. генеративный орган цветка; обычно считается гомологичной микроспорофиллу. Типичная Т. состоит из тычиночной нити, содержащей проводящий пучок, пыльника, образованного двумя симметричными половинками (теками), каждая с двумя (реже одним) гнёздами (микроспорангиями), и соединяющего их связника. Совокупность всех Т. в цветке составляет его андроцей. На цветоложе Т. могут располагаться по спирали (у мн. лютиковых) и при этом достигать неопределённо большего числа (до 300 у кактусов) или кругами (1—2), обычно в небольшом кол-ве (чаще от 3 до 10, но у розовых бывает до 4 кругов и более 100 тычинок). Как для отдельных Т., так и для андроцея в целом характерна высокая эволюц. пластичность. Развитие андроцея шло гл. обр. в направлении уменьшения числа Т. (иногда до 1). Т. могут срастаться или склеиваться между собой пыльниками (у сложноцветных) или полностью (у тыквенных), в пучки (у зверобойных) или в окружающие завязь трубки (у мальвовых), а также с др. частями цветка — венчиком (у мн. спайнолепестных), пестиком (у нек-рых орхид-



Тычинки разных растений: *1* — белены чёрной; *2* — подснежника белоснежного; *3* — голубики; *4* — грушанки крупноцветковой; *5* — душистого колоска пахучего; *6* — толокнянки альпийской; *7* — пикульника узколистного; *8* — золототысячника лугового; *9* — вороньего глаза обыкновенного; *10* — шалфея лугового; *11* — лука; *12* — борца; *13* — бурачка Гмелина; *14* — одуванчика лекарственного (5 тычинок, сросшихся пыльниками); *15* — истода (8 тычинок, сросшихся тычиночными нитями); *16* — гороха посевного (9 тычинок, сросшихся в нижней части тычиночными нитями, одна — свободная); *17* — любки двулистной (тычинка и рыльце пестика).

ных). Нередко пучки Т. образуются не срастанием, а ветвлением (у клещевины и др.). В однополых жен. цветках Т. теряют свою осн. функцию и превращаются в стерильные **стаминодии**; последние бывают и в обоеполых цветках и часто представляют собой промежуточное образование между Т. и лепестками (у магнолиевых, каликантовых, нимфейных), а в нек-рых случаях превращены в нектарники. Полагают, что из Т. произошли лепестки венчика. Форма Т. сильно варьирует и служит систематич. признаком.

ТЮЛЕ́НЕВЫЕ, безухие тюлени, настоящие тюлени (Phocidae), семейство отряда ластоногих. Известны со среднего миоцена. Наруж. ушных раковин нет. Конечности сравнительно короткие, в передвижении по суше не участвуют. Волосяной покров жёсткий, без подпуши. 22 рода, в т. ч. 13 совр.: полосатые тюлени, гренландские тюлени, морские зайцы, серые тюлени, морские леопарды, хохлачи, тюлени обыкновенные — в каждом по одному виду; нерпы, тюлени-монахи, морские слоны и др.; всего 18 видов. Ареал — все моря к С. от субтропиков, нек-рые внутр. водоёмы, а также Антарктика и прилежащие воды; тюлени-монахи — в тропич. морях. Обитатели преим. прибрежных вод (кроме антарктических). В СССР — 9 видов из 7 родов, заходит хохлач. Многим свойственны миграции. Объект промысла. В Красных книгах МСОП (3 вида и 1 подвид) и СССР (2 вида и 8 подвидов).

Скелет тюленя.

ТЮЛЕ́НИ-МОНА́ХИ (*Monachus*), род тюленевых. 3 вида: у средиземноморского Т.-м., или белобрюхого тюленя (*M. monachus*), дл. 2,1—2,5 м (редко больше), масса ок. 300 кг; самки несколько мельче. Новорождённый (дл. ок. 100 см) имеет мягкий длинный волосяной покров, сверху тёмный, иногда почти чёрный. Взрослые тёмно-серые, брюхо более светлое. Ареал — зап. часть Чёрного м., Средиземное м., воды Атлантич. ок., прилежащие к Гибралтарскому прол.; в СССР — в сев.-зап. части Чёрного м. (за последние 30 лет постоянных колоний не обнаружено). Образ жизни оседлый. Питаются преим. рыбой. Численность ок. 500 особей (70-е гг. 20 в.). Находится под охраной. Карибский Т.-м. (*M. tropicalis*) обитал в Карибском м. и Мексиканском зал., к 1970 полностью уничтожен. Гавайский Т.-м. (*M. schauinslandi*) встречается у Гавайских о-вов, численность ок. 700 экз. (1980). В Красных книгах МСОП (3 вида) и СССР (1 вид).

ТЮЛЕ́НЬ ОБЫКНОВЕ́ННЫЙ (*Phoca vitulina*), млекопитающее одноим. рода сем. тюленевых. Дл. 1,6—1,8 м, масса 80—100 кг. Новорождённый детёныш (дл. 60—80 см) дальневосточного подвида Т. о.— ларги — имеет длинный, мягкий, белый волосяной покров (белёк). У др. подвидов Т. о. детский волос сбрасывается в утробе матери и детёныши родятся тёмными. Взрослые особи Т. о. с тёмно-серыми пятнами. Ареал — умеренные и холодные воды Атлантического и Тихого океанов. В СССР — в Балтийском, Белом и Баренцевом морях, а также в прибрежных водах Японского, Охотского, Берингова и части Чукотского морей. Размножение на льдах (ларга) или на берегу (остальные подвиды). Пища — преим. рыба. Один из самых осторожных и пугливых тюленей. Примерная численность — неск. сотен тысяч особей (70-е гг. 20 в.). Наиб. многочислен на Д. Востоке. Добыча лимитирована. 2 подвида в Красной книге СССР.

ТЮ́ЛЬКИ (*Clupeonella*), род рыб сем. сельдёвых. Дл. до 10—15 см. От горла до анального отверстия тянется «киль» из шиповатых чешуек. Рот маленький, беззубый, верхний. 4 вида, в Каспийском (наз. кильками), Азовском и Чёрном морях, в низовьях впадающих в них рек, а также в пресных водоёмах — оз. Абрау (ок. Новороссийска) и оз. Абулионд (в Турции). Стайные пелагич. рыбы, планктофаги. Обитают при широком температурном диапазоне (0—24 °С), обычно в верх. слоях воды, только большеглазая каспийская Т. (*C. grimmi*) встречается на глуб. 300—450 м. Живут обычно 3—4 года, созревают на 1—2-м году. Плодовитость 5—60 тыс. икринок. Икра плавучая, с большой жировой каплей фиолетового цвета. Т.— осн. пища мн. промысловых рыб, а в Каспийском м. также и тюленя. Все Т., за исключением абрауской Т. (*C. abrau*),— объект промысла. См. рис. 7 при ст. *Сельдеобразные*.

ТЮЛЬПА́Н (*Tulipa*), род многолетних трав сем. лилейных. Стебель выс. 6—50 см, с 2—3 (5) листьями и 1 (реже несколькими) ярким цветком. Размножаются семенами. Ок. 100 видов, в умеренном поясе Евразии (гл. обр. в Ср. Азии). В СССР — ок. 80 видов, в Ср. Азии, юж. и центр. р-нах Европ. части, на Кавказе и на Ю. Сибири. Растут в полупустынях, пустынях, степях, редко среди кустарников и в широколиств. лесах, во всех поясах гор. Мн. Т.— декор. растения. Цветут весной. Культурные сорта (более 4000) объединяют в сборный вид Т. Геснера (*T. gesneriana*). В культуре с 16 в. (в Турции). Т. Альберта (*T. albertii*), Т. Калье (*T. callieri*), Т. Грейга (*T. greigii*), Т. Кауфмана (*T. kaufmanniana*) — в Красной книге СССР.

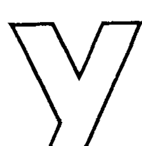
ТЮЛЬПА́ННОЕ ДЕ́РЕВО, лириодендрон (*Liriodendron*), род листопадных деревьев сем. магнолиевых. 2 вида, с разорванным ареалом, характерным для древних групп цветковых растений. Т. д. американское, или лириодендрон тюльпанный (*L. tulipifera*), родом с В. США, выс. 50—60 м, диам. ствола до 3,5 м. Листья лировидные, цветки одиночные, крупные (диам. 5—6 см), похожи на цветки тюльпана. Разводят как декор. дерево, в т. ч. в СССР (гл. обр. на Кавказе, в Крыму и Ср. Азии). Лёгкая, мягкая древесина идёт на производство мебели. Т. д. китайское, или лириодендрон китайский (*L. chinense*), растёт в Китае и на С. Индокитая; в культуре встречается реже. В ископаемом состоянии Т. д. известно с верхнего мела. См. рис. 2 при ст. *Магнолиевые*.

У

УАКА́РИ (*Cacajao*), род цепкохвостых обезьян. Дл. тела 51—55 см, хвост короткий. Оголённые лицо и верх. часть крупной головы окаймлены длинными ярко-рыжими волосами. 3 вида: лысый У. (*C. calvus*), красный У. (*C. rubicundus*) и черноголовый У. (*C. melanocephalus*). Встречаются в дождевых тропич. лесах басс. р. Амазонка. Обитают в кронах высоких деревьев, держатся небольшими группами. Неволю переносят плохо. Все виды в Красной книге МСОП. См. рис. 8, 9 в табл. 56.

УБИКВИ́СТЫ (от лат. ubique — повсюду, везде), виды растений и животных с широкой экологич. амплитудой и поэтому способных нормально развиваться в разнообразных условиях окружающей среды. Напр., тростник обыкновенный (растёт в воде и на суше, на глинистом и песчаном грунте), папоротник орляк (обычное растение умеренных широт Сев. полушария, тропиков и субтропиков Юж. полушария), волк (обитает в тундре, в хвойных и листв. лесах, степях, горах). См. также *Космополиты*.

УБИХИНО́НЫ, коферменты Q, группа замещённых бензохинонов. Присутствуют в тканях животных, растений и в бактериях. В молекулах У. животного происхождения боковая цепь обычно содержит 9 (кофермент Q_9) или 10 (кофермент Q_{10}) изопреноидных звеньев, бактериального — от 5 до 9. В хлоропластах растений содержатся близкие к У. пластохиноны. У. участвуют в процессах окислит. фосфорилирования в качестве переносчиков электронов между флавопротеидами и цитохромом *b*. В организме животных и человека У. синтезируются из фенилаланина или тирозина.



Окисленный убихинон.

УГЛЕВО́ДЫ, сахара, алифатич. полиоксикарбонильные соединения и их многочисл. (в т. ч. полимерные) производные, компоненты всех без исключения живых организмов. У. делят на моносахариды, олигосахариды и полисахариды. Большинство природных У.— производные циклич. форм моносахаридов.

В растениях моносахариды являются первичными продуктами фотосинтеза и используются далее для биосинтеза гликозидов, полисахаридов, аминокислот, жирных к-т, полифенолов и др. В этих превращениях участвуют, как правило,

фосфорилированные производные сахаров, важнейшие из к-рых — нуклеозиддифосфатсахара. У. запасаются как энергетич. резерв в виде крахмала или гликогена; освобождение энергии происходит либо в результате гидролиза (фосфоролиза) резервных полисахаридов с последующим расщеплением освобождающихся моносахаридов, либо в анаэробных условиях (брожение, гликолиз), либо окислит. путём. В виде гликозидов в растениях и у животных осуществляется транспорт разл. метаболитов. Нек-рые углеводные полимеры служат опорным материалом жёстких клеточных стенок (целлюлоза, хитин, пептидогликаны) или выполняют функции цементирующего материала в межклеточном пространстве (пектины, мукополисахариды). Гидрофильные полисахариды способствуют поддержанию водного баланса клеток. Особенно важную роль играют углеводные цепи сложных У. (липополисахаридов, гликолипидов, гликопротеидов) в образовании специфич. клеточных поверхностей и мембран и, следовательно, в таких высокоспецифичных явлениях клеточного взаимодействия, как оплодотворение, «узнавание» клеток при тканевой дифференцировке и отторжении чужеродной ткани и т. д.

У. применяют в пищевой (сахароза, крахмал, пектины), целлюлозно-бумажной, текстильной, химич. пром-сти (целлюлоза и её производные), медицине (глюкоза, аскорбиновая к-та, нек-рые антибиотики, сердечные гликозиды, гепарин).

УГЛОЗУ́БЫЕ (Hynobiidae), семейство наиб. примитивных совр. хвостатых земноводных. Дл. до 110 см. Внешне сходны с саламандрами. Тело вальковатое. Нёбные (сошниковые) зубы изогнуты или расположены под углом (отсюда назв.). Веки подвижные. 5 родов (в т. ч. лягушкозубы и когтистые тритоны), 31 вид, в Азии и Сев.-Вост. Европе; в СССР — 4 вида. Сибирский углозуб, или четырёхпалый тритон (*Hynobius keyserlingi*), дл. 12—13 см, в вост. р-нах Европ. части СССР, на С. проникает за Полярный круг; обитает в таёжных лесах, в горах (до выс. 4000 м). Нек-рые У. почти всю жизнь проводят в воде (лягушкозубы), другие заходят в воду только в период размножения. Питаются мелкими беспозвоночными. Осеменение наружное. Самка откладывает в воде от 7 до 100 яиц, из к-рых через 3—4 нед развиваются личинки. Половая зрелость на 3-м году жизни. См. рис. 8 в табл. 41.

У́ГОЛЬНАЯ РЫ́БА (*Anoplopoma fimbria*), рыба сем. аноплопомовых (Anoplopomatidae) отр. скорпенообразных. Дл. до 40—60 см (иногда до 1 м), масса обычно 1—3 кг. Тело торпедовидное, с тонким хвостовым стеблем. Распространена в сев. части Тихого ок., в СССР — в Беринговом м. Обитает на глуб. 100—900 м. Нерест с осени до весны на глу . св. 400 м. Икра пелагическая. Питается рыбой и беспозвоночными. Объект промысла. Жир печени богат витаминами A и D. См. рис. 1 в табл. 36.

У́ГОРЬ обыкновенный, речной (*Anguilla anguilla*), рыба сем. угрёвых (Anguillidae) отр. угреобразных. Дл. до 2 м, масса до 6 кг (обычно 30—70 см и 500—800 г). Тело змеевидное, покрыто мелкой, погружённой в кожу чешуёй. Спинной плавник начинается далеко позади жаберного отверстия и слит с зачаточными хвостовым и анальным плавниками. Глаза маленькие. Зубы многочисленные. Живёт в реках бассейнов всех европ. морей (в Средиземном м.— также по афр. и азиат. побережьям); в СССР — в басс. Балтийского м., заходит в Ладожское и Онежское озёра; в реках азово-черномор. ассейна редок. Встречается единично в низовьях Печоры, реках Белого м. и в сист.ме Волги, куда проходит по каналам. Б. ч. жизни У. проводит в пресной воде. Для размножения мигрирует в Саргассово м., на расстояние от 4 до 7 тыс. км. Нерест на глуб. 300—400 м. В море не питается. После нереста У. погибают. Личинки, т. н. лептоцефалы, с током Гольфстрима, а затем Сев.-Атлантич. течения пассивно дрейфуют 2,5—3 года к берегам Европы. Затем они превращаются из лептоцефалов в т. н. стеклянных У. с полупрозрачным телом, дл. ок. 6 см. Молодь входит в низовья рек, где завершает развитие. Мигрируя против течения, У. расселяются по протокам, озёрам и др. водоёмам. В пресной воде живут 6, иногда до 10 и более лет. При наступлении половой зрелости меняется окраска У., форма головы, увеличиваются глаза. Питаются мелкой рыбой, икрой, лягушками и беспозвоночными. Ценный объект промысла и разведения.

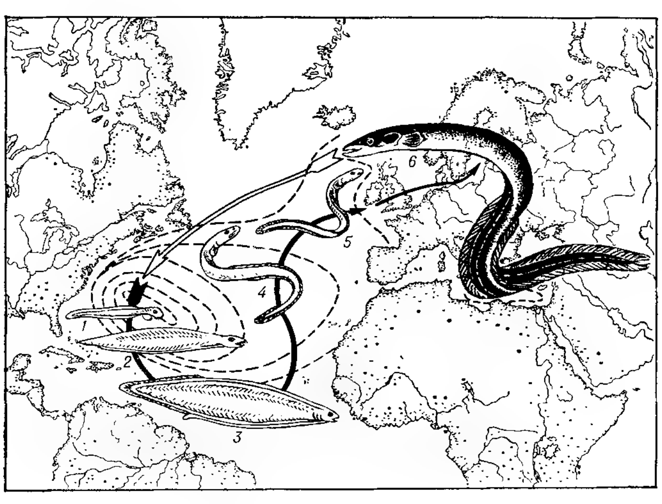


Схема нерестовой миграции (светлая стрелка) и пассивный перенос личинок (чёрная стрелка) обыкновенного угря: *1* — только что вышедшая личинка; *2* — годовалая личинка; *3* — двухгодовалая личинка; *4* — личинка перед началом превращения; *5* — «стеклянный» угорь; *6* — взрослый угорь.

УГРЕОБРА́ЗНЫЕ (Anguilliformes), отряд костистых рыб. Известны с верхнего мела. Родственны тарпонообразным, мешкоротообразным и спиношипообразным. Дл. от 10 см до 3 м, масса от 15 г до 65 кг. Тело змеевидное. Лучей жаберной перепонки 6—51, иногда их нет совсем. Открытопузырные. Плавники без колючек. Спинной и анальный плавники длинные, сзади обычно соединяются с хвостовым. Брюшных, а иногда и грудных плавников нет. Плечевой пояс не соединён с черепом. Чешуя циклоидная или отсутствует. Личинка листовидная, прозрачная (лептоцефал). 2 подотр., 23 сем., в т. ч. муреновые, угрёвые (Anguillidae), конгеровые (Congridae); всего ок. 110 родов и 400 видов, гл. обр. в тропич. водах всех океанов. В пресных водах встречаются (но не размножаются) только угревые. Большинство У. обитает на мелководье, ведут скрытный придонный образ жизни, иногда селятся колониями в норках. Нек-рые У. глубоководные (сем. Synaphobranchidae, на глуб. до 4000 м) или живут в толще воды (сем. Nemichthyidae — на глуб. до 500 м). В осн. хищники. Мн. У.— ценный объект промысла. В СССР в реках и озёрах басс. Балтийского и Чёрного морей обитает речной (обыкновенный) угорь, в Балтийском м.— морской угорь (*Conger conger*), в прилегающих водах Тихого ок.— неск. глубоководных видов.

УДАБНОПИТЕ́К (*Udabnopithecus garedziensis*), вид вымерших человекообразных обезьян. Возраст — верхний миоцен или нижний плиоцен. Известен по двум верхним зубам, обнаруженным в 1939 в Груз. ССР, в местности Удабно. Первая и единств. находка остатков вымершей человекообразной обезьяны на терр. СССР. Филогенетич. положение У. неясно.

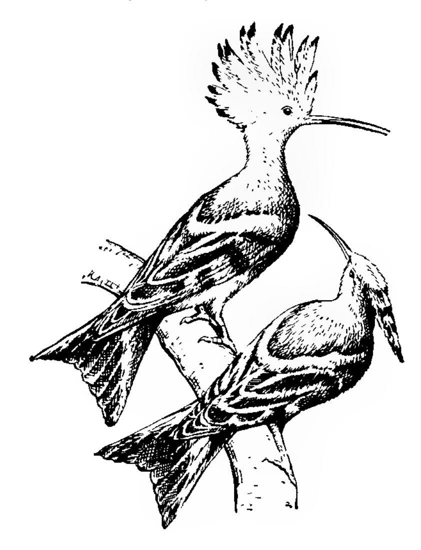
УДА́ВЫ (Boinae), подсемейство змей сем. ложноногих. Дл. от 0,5 до 10 м. От др. представителей сем. отличаются отсутствием надглазничной кости. 16 родов, 58 видов, в Юж. Америке, на Ю.-З. Сев. Америки, в Африке, на о. Мадагаскар, в Ср. и Зап. Азии и на Малайском арх. Обитают в лесах, кустарниковых зарослях по ерегам рек и озёр, в пустынях и полупустынях. Образ жизни древесный, у нек-рых водный и роющий. Питаются преим. позвоночными. Яйцеживородящие. Настоящие У. рода *Constrictor* распространены в Центр. и Юж. Америке. В роде 1 вид — У. обыкновенный, или *боа*. Самые крупные У.— анаконды. 8 видов и подвидов У. в Красной книге МСОП. См. рис. 8 в табл. 43.

УДЕ́ЛЬНАЯ ПРОДУ́КЦИЯ, величина продукции животных или растений, отнесённая к их средней биомассе за один и тот же отрезок времени (т. н. P/B-коэффициент). У. п. определяют в экологии (чаще в гидробиол. исследованиях) для сравнения продуктивности отд. видов, популяций и экосистем. Скорость обмена веществ и роста организмов обычно возрастает со снижением их размеров. В связи с этим У. п. наиб. велика у микроорганизмов и одноклеточных животных, у к-рых величина P/B за год выражается двузначными и трёхзначными числами. У крупных животных P/B менее единицы. См. также *Продукция*.

УДИЛЬЩИКООБРА́ЗНЫЕ, ногоперообразные (Lophiiformes), отряд костистых рыб. Известны с эоцена. Наиб. близки к батрахообразным. Тело короткое, голое или покрыто костными бугорками и шипиками. Длина варьирует в широких пределах. Рёбра отсутствуют; кости жаберной крышки часто редуцированы. Передний луч спинного плавника (иногда единственный) смещён на голову и превращён в «удочку» (иллиций),

к-рая несёт на конце светящуюся «приманку» (эску) для привлечения добычи. На горле — брюшные плавники или их нет. У мн. У. выражен половой диморфизм — самки намного крупнее самцов. 3 подотр.: удильщиковидные (Lophioidei) с 1 сем. морских чертей, клоуновидные (Antennarioidei) с 4 сем., в т. ч. морские клоуны, хаунаксовые (Chaunacidae) и морские нетопыри (Ogcocephalidae), и глубоководные удильщики; ок. 250 видов. Хищники. Обитают в тропич. и умеренных океанич. водах, преим. у дна или в глубинных слоях пелагиали. Нек-рые У. съедобны.

УДО́ДОВЫЕ (Upupidae), семейство ракшеобразных. Единств. вид — удод (*Upupa epops*). Дл. в среднем 28 см. Распространён в Евразии к Ю. от 58—60° с. ш. и в Африке. Из сев. р-нов ареала на зиму отлетает на юг. Более обычен в степях и лесостепях; часто селится у жилья. Гнездится в дуплах, кучах камней, норах или в строениях. Гнездо не очищается от экскрементов и распространяет зловоние (отсюда назв. вонючий петушок). В кладке 4—6 яиц.



Насиживает преим. самка. Кормится чаще на земле, извлекая шиловидным клювом насекомых и червей из навоза или собирая их на земле.

УДОНЕЛЛИ́ДЫ (Udonellida), отряд ресничных червей. 3 вида. Тело цилиндрическое, оканчивается клейкой присоской. Кишечник кольцевидный, охватывает комплекс половых желёз. Ранее У. ошибочно относили к моногенеям, затем выделяли в особый класс типа плоских червей. Наружные комменсалы паразитич. веслоногих ракообразных (*Caligus* и др.), живущих на мор. рыбах. Дл. до 3 мм. Яйца прикрепляют к телу хозяина длинным стебельком. Развитие без личинки и метаморфоза.

УЖО́ВНИК (*Ophioglossum*), род папоротников сем. ужовниковых (Ophioglossaceae). Некрупные наземные растения, нек-рые тропич. виды — эпифиты с листьями дл. до 2,7 (иногда до 4) м. Листья вильчато разделены на вегетативный (обычно цельный) и спороносный сегменты. Спорангии двурядные, погружённые в ткань сегмента или срастающиеся в 2 синангия. Гаметофиты б. ч. цилиндрические, подземные, бесхлорофилльные, долго живущие. Для гаметофита и корней У. характерна облигатная эндотрофная микориза. На корнях образуются выводковые почки, служащие для вегетативного размножения. Ок. 45 видов, широко распространены по всему земному шару, гл. обр. в тропиках; в СССР — 4 вида. Обитают во влажных лесах и на открытых местах. В умеренных областях растут медленно, развивая в год по 1 маленькому листу.

УЖО́ВЫЕ (Colubridae), семейство змей. Дл. от 10 см до 3,5 м. Внеш. вид и окраска разнообразны. Зубы многочисленные, расположены на челюстной, зубной, крыловидной и нёбной костях. У нек-рых задние верхнечелюстные зубы более крупные и соединены с ядовитой железой. 5—8 подсем., св. 200 родов, ок. 1600 видов (более половины всех видов змей). Распространены на всех континентах, кроме Антарктиды. В СССР — 16 родов, в т. ч. полозы, эйренисы; 39 видов. Наземные, роющие, древесные, полуводные и водные змеи. Питаются мелкими позвоночными и беспозвоночными. Большинство яйцекладущие, нек-рые яйцеживородящие. В роде собственно ужей (*Natrix*) — 3 вида, из к-рых в СССР обычны обыкновенный уж (*N. natrix*) и водяной уж (*N. tesselata*). Нек-рые У. (бойга, стрела-змея) ядовиты. 7 видов и подвидов У. в Красной книге МСОП, 10 видов, в т. ч. известный лишь по немногим экземплярам изменчивый олигодон (*Oligodon taeniolatus*), обитающий на Ю. Туркмении,— в Красной книге СССР. См. рис. 2—6, 11 в табл. 43.

У́ЗЕЛ (nodus), часть оси побега растений, на к-рой образуются лист, почка и иногда придаточные корни. Формируется на конусе нарастания при заложении зачатка листа. Через У. проводящие пучки листа переходят в стебель, составляя листовой след, сближаются с его проводящими тканями и внедряются в них через лакуны. Из пучков листовых следов складывается и развивается вся проводящая система молодого побега. Анатомич. строение У. зависит от типа листорасположения, от числа пучков листового следа и числа лакун. Различают однолакунные, трёхлакунные и многолакунные У. Строение У. побегов растений разных таксонов — важный систематич. признак. Участок между двумя У. наз. междоузлием.

УЗКОКРЫ́ЛКИ (Oedemeridae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 5—20 мм. Тело узкое, с мягкими покровами. Ок. 600 видов, распространены широко, но более многочисленны в умеренных поясах; в СССР — св. 60 видов. Растительноядные; жуки обычны на цветках, личинки — в древесине, стеблях травянистых растений и в лесной подстилке. В СССР широко распространена желтоватая У. (*Oedemera flavescens*), дл. 8—11 мм. См. рис. 51 в табл. 28.

УЗКОНО́СЫЕ ОБЕЗЬЯ́НЫ, обезьяны Старого Света (Catarhina), секция человекоподобных приматов. Ископаемые формы известны со второй половины неогенового — начала четвертичного периодов Вост. полушария. 4 сем.: мартышкообразные, гиббоновые, понгиды и гоминиды (последние 3 объединяются в надсем. человекообразных обезьян), ок. 100 видов. У. о. (кроме толстотелов) имеют узкую носовую перегородку, ноздри у них сближены и обращены вниз. Волосяной покров и отд. участки кожи иногда ярко окрашены (гверецы, пигатриксы, нек-рые мартышки и др.). Головной мозг хорошо развит. Образ жизни древесный, полуназемный или наземный. Растительноядные или всеядные животные. Живут семейными группами или стадами. Большинство видов хорошо переносят неволю. См. рис. 10—14 в табл. 56 и табл. 57.

УЗКОРО́ТЫЕ ЗМЕ́И (Leptotyphlopidae), семейство змей. Похожи на слепозмеек. Дл. от 15 до 37 см. Тонкое червеобразное тело покрыто 14 продольными рядами округлых чешуй. Сохраняются рудименты тазового пояса конечностей. Глаза скрыты под кожными щитками. На ниж. челюсти 2 ряда мелких крепких зубов. 1 род, ок. 40 видов, в Африке, Юго-Зап. Азии, Юж. и Центр. Америке. Обитают в почве, под камнями, в термитниках. Активны в сумерках. Питаются преим. термитами, а также муравьями и др. мелкими насекомыми. Яйцекладущие (до 4 яиц).

УЗКОРО́ТЫЕ ЛЯГУ́ШКИ, микроквакши (Microhylidae), семейство бесхвостых земноводных. Дл. до 10 см, чаще 3—4 см. Различны по внеш. виду, окраске и особенностям строения. Голова небольшая, с узким ртом (отсюда назв.). Самки крупнее самцов. Ок. 60 родов, ок. 260 видов, в тропиках обоих полушарий. Ведут наземный или древесный образ жизни. Многие закапываются в землю с помощью больших лопатообразных пяточных бугров (роговых мозолей). Активны преим. в сумерки и ночью. Питаются насекомыми, преим. муравьями и термитами, нек-рые обитают в термитниках. Издают громкие крики, особенно в период размножения, к-рое происходит в водоёмах. Приспособление к засушливому климату привело к выпадению стадии головастика у нек-рых У. л.

УЗКОТЕ́ЛКИ (Colydiidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 1,5—18 мм (у видов фауны СССР до 8 мм), тело вытянутое цилиндрическое или уплощённое, реже овальное. Ок. 1500 видов, распространены широко, но преобладают в тропиках; в СССР — ок. 80 видов. Обитают в осн. под корой в ходах др. насекомых, реже в растит. остатках и грибах. Сапрофаги или хищники, питающиеся короедами и их личинками. Личинки нек-рых видов рода *Bothrideres* — наруж. паразиты жуков древоточцев или пчёл. В СССР широко распространена перевязанная У. (*Bitoma crenata*), дл. 2,6—3,5 мм. См. рис. 50 в табл. 28.

УКЛЕ́ЙКИ (*Alburnus*), род пресноводных рыб сем. карповых. За брюшными плавниками — киль, не покрытый чешуёй. 7 видов, в водах Евразии; в СССР — 4 вида. Стайные рыбы. Широко распространена обыкновенная У. (*A. alburnus*), в слабопроточных и стоячих водоёмах Зап. Европы и Европ. части СССР. Дл. 10—20 см. Половая зрелость в 2—3 года. Нерест порционный, в мае — июле. Икру откладывает на растения. Плодовитость 3—10,5 тыс. икринок. Молодь питается зоопланктоном, взрослые — водорослями, бентосом и воздушными насекомыми. Объект промысла и спортивного лова.

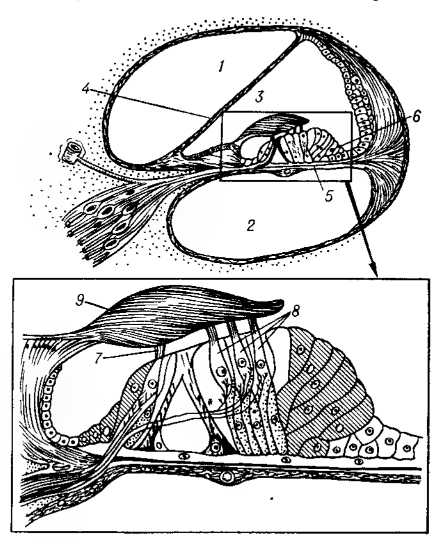
УКРО́П (*Anethum*), род однолетних (реже двулетних) трав сем. зонтичных. 4 вида, в Зап. Азии, Индии и в Сев. Африке. В СССР — 1 дикорастущий вид — У. обёртковый (*A. involucratum*), засоряющий в Ср. Азии посевы пшеницы. У. пахучий (*A. graveolens*) возделывается (в СССР повсеместно) как пряное и эфирномасличное (масло в семенах) растение. Родина — Юго-Зап. Азия и Индия. Древняя культура (использовалась древними греками как лекарственное).

У́КСУСНАЯ КИСЛОТА́, CH_3COOH, монокарбоновая к-та. В свободном виде

присутствует в растениях, в виде солей (ацетатов) и эфиров — в растит. и животных тканях. Большое кол-во У. к. образуется при уксуснокислом брожении, а также в качестве побочного продукта при др. видах брожения (маслянокислом, молочнокислом). Активная форма У. к.— ацетилкофермент А, образующийся в результате окислит. декарбоксилирования пировиноградной к-ты, а также при окислении жирных к-т; играет важнейшую роль в обмене веществ живого организма, участвуя в биосинтезе жирных к-т, стероидов, глюкозы (у растений) и др.

УЛА́РЫ, горные индейки (*Tetraogallus*), род фазановых. Дл. ок. 60 см. Ноги сильные, у самцов — с короткой шпорой. Ходят хорошо, летают только вниз по склону или через ущелья, стремительно планируя на широких крыльях. 5 видов, в Азии (от М. Азии до Вост. Тибета); все в СССР: кавказский У. (*T. caucasicus*) — эндемик СССР, населяет Гл. Кавказский хр.; каспийский У. (*T. caspius*) — горы Закавказья и Копетдаг; темнобрюхий, или гималайский, У. (*T. himalayensis*) — Тянь-Шань и Памиро-Алай; тибетский У. (*T. tibetanus*) — Вост. Памир; алтайский У. (*T. altaicus*) — Алтай, Саяны и хр. Танну-Ола. Гнездятся у верхней границы леса, кормятся на альп. лугах, совершая дальние суточные кочёвки. Зимой откочёвывают на малоснежные склоны гор. 3 вида в Красной книге СССР. См. рис. 4 при ст. *Фазановые*.

УЛИ́ТКА (cochlea), часть внутр. уха наземных позвоночных; образуется как выпячивание круглого мешочка преддверия (саккулюса). У рыб (кроме химер) в саккулюсе появляется особый вырост —



Разрез улитки и кортиева органа человека (схема): *1* — вестибулярная, *2* — барабанная и *3* — средняя лестницы; *4* — рейснерова и *5* — основная мембраны; *6* — кортиев орган; *7* — внутренние и *8* — наружные волосковые клетки; *9* — покровная (текториальная) мембрана.

лагена, со слуховым сосочком, к-рый является зачатком собственно слухового аппарата. У земноводных от слухового сосочка обособляются основной, или базилярный (зачаток кортиева органа), и амфибиальный слуховые сосочки. Часть стенки лагены у базилярного сосочка образует основную (базилярную) мембрану. У пресмыкающихся лагена развита лучше, у крокодилов превращается в длинный, несколько изогнутый канал — У., разделённую осн. мембраной на ниж. и верх. отделы. Над осн. мембраной развивается текториальная покровная мембрана. У птиц и клоачных млекопитающих наряду с У. сохраняется и остаток лагены с макулой, функции к-рой связывают с полётом (у птиц) или со слухом при костной проводимости. Особенно хорошо развита У. у ночных хищных птиц (совы и др.), использующих слух для локации своих жертв. У плацентарных млекопитающих У. удлиняется и изгибается (у нек-рых китообразных 1,5 витка, у человека 2,5—2,75); конечный слуховой сосочек редуцируется, а основной преобразуется в кортиев орган. Костный канал У. разделяется базилярной и рейснеровой мембранами на барабанную и вестибулярную лестницы (каналы), заполненные перилимфой, и среднюю — с эндолимфой. У. как рецепторный аппарат преобразует акустич. энергию звуковых колебаний в энергию возбуждения нервных волокон, а также осуществляет первый этап частотного анализа звука.

УЛИ́ТЫ (*Tringa*), род ржанковых. Дл. 21—30 см. Клюв твёрдый, прямой или слегка загнутый кверху. 10 видов, в Евразии и Сев. Америке; в СССР — 7 видов. Селятся на болотах и по берегам водоёмов от тундры до степей. Гнездятся на земле, некоторые — на деревьях в старых гнёздах дроздов и др. птиц. Пищу добывают, зондируя клювом мягкий субстрат. Охотский У. (*T. guttifer*) — эндемик СССР, под угрозой исчезновения, в Красных книгах МСОП и СССР.

УЛО́ТРИКС (*Ulothrix*), род улотриксовых водорослей. Слоевище гаметофита в виде неразветвлённых прикреплённых нитей из одного ряда клеток с 1 постенным поясковидным хлоропластом с пиреноидами. Спорофит одноклеточный, иногда сидящий на стебельке, производит без периода покоя или после него 4—16 гаплоидных зооспор или апланоспор. Св. 25 видов, преим. в пресных водах. Наиб. широко распространён вид *U. zonata*.

УЛО́ТРИКСОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Ulotrichophyceae), класс зелёных водорослей. Многоклеточные организмы с нитевидным или пластинчатым строением слоевища, клетки к-рого имеют 1 ядро и б. ч. 1 хлоропласт. Разветвлённые, неразветвлённые, распростёртые по субстрату или прямостоячие, плоскопластинчатые или мешковидные, от микроскопич. нитей до макрофитов с пл. пластин в сотни см²; прикреплённые и свободноживущие. Бесполое размножение зооспорами, реже апланоспорами, те и другие могут производиться не только спорофитами, но в определённых условиях и гаметофитами. Половой процесс — изогамия, гетерогамия, в т. ч. и оогамия. Цикл развития изоморфный или гетероморфный. Мейоз происходит в спорофитах. У нек-рых У. в. одноклеточные спорофиты образуют зооспоры после периода покоя (гипнозиготы). 3—7 порядков: улотриксовые (Ulotrichales) с центр. родом улотрикс, ульвовые (Ulvales) с наиб. обширным родом ульва, хетофоровые (Chaetophorales) и др.; в пресных водоёмах и в морях. Нек-рые мор. виды относятся к сверлящим водорослям, живут в известковом грунте и в раковинах моллюсков. Виды родов ульва, монострома (*Monostroma*), энтероморфа (*Enteromorpha*) и ряда др. употребляются в пищу. Монострома — объект марикультуры в Японии.

● Определитель пресноводных водорослей СССР, под ред. М. М. Голлербаха, в. 10 — Мошкова Н. А., Улотриксовые, Л., 1986 (в печати).

У́ЛЬВА, морской салат (*Ulva*), род улотриксовых водорослей. Слоевище пластинчатое, целое, рассечённое или разветвлённое, выс. 30—150 см, состоит из двух плотно сомкнутых слоёв клеток. Спорофит и гаметофит одинакового строения. Половой процесс изогамия или гетерогамия, сливаются гаметы из разных слоевищ. Ок. 20 видов, гл. обр. в морях субтропич. и умеренных поясов. В СССР — 3 вида. В нек-рых странах употребляется в пищу, напр. У. салатная (*U. lactuca*). Служат кормом для мн. обитателей моря. Нек-рые рыбы (сарганообразные, атеринообразные) откладывают на них икру. См. рис. 10 в табл. 9.

УЛЬТИМОБРАНХИА́ЛЬНЫЕ ТЕЛЬЦА́ (от лат. ultimus — последний, крайний и греч. bránchia — жабры), зажаберные тельца, скопления эпителиальных клеток глотки, формирующие у взрослых позвоночных (кроме круглоротых, костистых рыб и млекопитающих) обособленные железы; вырабатывают гормон кальцитонин. У млекопитающих (исключая муравьеда) У. т. не оформлены, состоят из т. н. кальцитониновых, или С-клеток, врастающих в ткань щитовидной железы. Развиваются из последней пары рудиментарных жаберных мешков (отсюда назв.).

УЛЬТРААБИССА́ЛЬ (от лат. ultra — сверх, более и греч. ábyssos — бездонный), хадаль, зона наибольших океанич. глубин (6—11 тыс. м), приуроченных к океанич. желобам, расположенным вдоль материков (напр., Перуанско-Чилийский) или островных цепей (напр., Японский, Марианский). Общая площадь У. менее 1,5% дна океана. Условия жизни в У. существенно не отличаются от таковых в абиссали, исключая гидростатич. давление, равное 60—110 МПа, к-рое создаёт экологич. изоляцию У. от окружающих пространств ложа океана и обусловливает своеобразие её фауны (ок. 60% видов — эндемики). К жизни в У. приспособились лишь разл. барофильные бактерии и 700—800 видов животных. С увеличением глубины в У. происходит всё большее качеств. обеднение фауны. На глубинах св. 9 тыс. м обитает лишь неск. десятков видов (гл. обр. фораминиферы, актинии сем. Galatheanthemidae, многощетинковые черви, эхиуриды, равноногие раки, бокоплавы, моллюски, голотурии, мор. лилии), а глубже 10 тыс. м найдено лишь ок. 20 видов (все — эндемики У.). В фауне У. преобладают стенобатные виды, что обусловливает смену её состава с увеличением глубины и эндемизм фауны разных горизонтов. В фауне каждого жёлоба более половины видов — эндемики. В У. господствуют грунтоядные голотурии (гл. обр. Elasipoda). На дне желобов скапливаются донные осадки, сносимые с меньших глубин прибрежных р-нов, поэтому условия питания здесь даже более благоприятны, чем на ложе океана. Биомасса бентоса в прибрежных желобах (напр., Курило-Камчатском, Перуанско-Чилийском) может достигать 10 г/м². Фауна У. желобов формировалась гл. обр. за счёт абиссальной фауны соседних р-нов ложа океана. См. рис. 1 в ст. *Экологическая зональность водоёмов*.

УЛЬТРАДИА́ННЫЕ РИ́ТМЫ (от лат. ultra — за, по ту сторону и dies — день), биол. ритмы с периодами менее суток (от неск. минут до 12—15 ч). Наиб. изучен У. р., формирующий структуру сна (чередование быстрого и медленного сна). Его период составляет, напр., у мелких грызунов 6—8, у слона — 120, у человека — 90—100 мин. Циклы сходной длительности наблюдаются и в период бодрствования и проявляются в сократительной активности желудочно-кишечного тракта, в экскреторной функции почек, в смене эмоц. состояний, в колебаниях работоспособности у человека и т. д.

У́МБРОВЫЕ, е в д о ш к о в ы е (Umbridae), семейство рыб отр. лососеобразных. Дл. 12—20 см. Рыло короткое. Боковой линии нет. На челюстях мелкие зубы. 2 рода, 4 вида, в Юго-Вост. Европе и на В. Сев. Америки. Наиб. известен род умбра, или евдошка (*Umbra*), с 3 видами, 2 из к-рых обитают в Сев. Америке, а европейская умбра, или евдошка (*U. krameri*), — в Юго-Вост. Европе. В СССР распространена в басс. Дуная и Днестра. Планктофаг. Хорошо переносит недостаток кислорода (обитает в слабопроточных пресных водоёмах). Икру откладывает в гнездо, самка охраняет кладку. Плодовитость 150—1500 икринок. Единств. вид рода *Novumbra* обитает в водоёмах Сев. Америки. В сем. У. иногда включают даллиевых.

УНИВАЛЕ́НТ (от лат. unus — один и valens, род. падеж valentis — сильный), хромосома, к-рая не спарена с гомологичной ей в первом делении мейоза. Возникает в результате нарушений конъюгации гомологичных хромосом во время зиготены или преждевременной терминализации хиазм. Хромосомы, находящиеся в унивалентном состоянии, часто теряются в процессе мейоза, что приводит к анеуплоидии. Ср. *Бивалент*.

У́ОТСОНА—КРИ́КА МОДЕ́ЛЬ, д в о й н а я с п и р а л ь, структурная модель (гипотеза) дезоксирибонуклеиновой к-ты (ДНК), согласно к-рой молекула ДНК состоит из двух антипараллельных полинуклеотидных цепей, образующих правильную правозакрученную перевитую спираль и удерживаемых вместе водородными связями за счёт взаимодействия пар азотистых оснований. Предложена в 1953 Дж. Уотсоном и Ф. Криком. «Чтобы придти к этому правильному решению, потребовалось найти такую конфигурацию, которая была бы стереохимически наиболее выгодной и в то же время не противоречила бы данным рентгеноструктурного анализа» (Дж. Уотсон). Создание модели было подготовлено работами М. Уилкинса и Р. Франклин (получивших в 1950—52 высококачеств. рентгенограммы ДНК), Л. Полинга (создавшего в 1951 теорию, позволявшую предсказывать вид рентгенограмм для разл. спиральных структур), А. Тодда и его сотрудников (выяснивших в 1952 природу химич. связей между нуклеотидами, из к-рых построена ДНК), Э. Чаргаффа (установившего в 1947—50 соотношение азотистых оснований в ДНК). У.—К. м. позволила предсказать возможный механизм полуконсервативной матричной редупликации ДНК, общий принцип кодирования и транскрипции генетич. информации, нек-рые мол. механизмы мутационного процесса. Позднее в многочисл. исследованиях осн. положения и следствия из У.— К. м. получили эксперим. подтверждение. Уточнения коснулись более точного описания геометрич. параметров и конформационных возможностей двойной спирали при разл. условиях. В связи с обнаружением значит. конформационной подвижности структуры ДНК не раз поднимался вопрос о степени соответствия У.— К. м. структуре нативной ДНК. Предлагались др. гипотетич. модели ДНК, напр. неперевитая зигзагообразная модель ДНК, имеющая на границах поворотов-зигзагов право- и левозакрученные участки полинуклеотидных цепей. Существование левозакрученной, т. е. Z-ДНК, на отд. участках генома подтверждено экспериментально в работах А. Рича. Тем не менее нет оснований сомневаться в том, что У.— К. м. в осн. чертах правильно описывает структуру ДНК не только in vitro, но и in vivo. Создание У.— К. м. послужило мощным толчком к развитию мол. биологии, начало к-рой нередко датируют 1953.

● У о т с о н Д., Двойная спираль. Воспоминания об открытии структуры ДНК, пер. с англ., М., 1969.

УРАЦИ́Л, 2, 4-д и о к с и п и р и м и д и н, пиримидиновое основание. Присутствует во всех живых клетках в составе РНК. Нуклеотиды У. играют важную роль в обмене углеводов: уридиндифосфат — переносчик остатков сахаров в реакциях взаимопревращений моносахаридов, уридиндифосфоглюкоза — кофермент фермента гликогенсинтетазы, обеспечивающего синтез гликогена и др. полисахаридов.

```
        O
        ‖
        C
   HN 3   4 5 CH
    |         ‖
 O=C 2  1  6 CH
        N
        H
```

УРЕА́ЗА, фермент класса гидролаз; катализирует расщепление мочевины на угольную к-ту и аммиак. Эта реакция одна из важнейших в круговороте азота в природе. У. широко распространена у растений (особенно много У. в семенах нек-рых бобовых), бактерий (напр., уробактерий), грибов; обнаружена также у нек-рых беспозвоночных. У. из бобов сои — первый фермент, полученный в кристаллич. виде (Дж. Самнер, 1926). Благодаря высокой специфичности У. её применяют для количеств. определения мочевины.

УРЕДОСПО́РЫ (от лат. uredo — ржавчина и *споры*), летние споры ржавчинных грибов. Развиваются на злаках после их заражения. У.— дикариотические, оранжевые, сидячие на ножке, обычно одноклеточные споры.

УРИДИ́Н, у р а ц и л р и б о з и д, нуклеозид, состоящий из остатков пиримидинового основания урацила и рибозы. Обнаружен во всех живых клетках в составе РНК. Входит в состав уридинфосфорных к-т, в частности уридиндифосфата, играющего важную роль в качестве специфич. переносчика остатков моносахаридов в нек-рых реакциях обмена углеводов.

УРИДИНФО́СФОРНЫЕ КИСЛО́ТЫ, у р и д и н ф о с ф а т ы, нуклеотиды, состоящие из остатков урацила, рибозы и фосфорной к-ты. Уридин-5′-монофосфат (УМФ) — один из 4 осн. типов мономеров, входящих в состав РНК; образуется при синтезе пиримидиновых оснований или распаде нуклеиновых к-т и является исходным соединением для синтеза др. пиримидиновых нуклеотидов. В организме обнаружена циклич. форма УМФ, участвующая в определённых регуляторных процессах (см. *Циклические нуклеотиды*). При фосфорилировании УМФ или дефосфорилировании уридин-5′-трифосфата (УТФ) — непосредств. донора фосфата и энергии во мн. реакциях синтеза полисахаридов в тканях животных и субстрата для синтеза РНК — образуется уридин-5′-дифосфат (УДФ). УДФ — специфич. переносчик остатков сахаров при синтезе полисахаридов, дисахаридов и в реакциях взаимопревращений сахаров.

УРОБАКТЕ́РИИ (от греч. úron — моча и *бактерии*), гидролизуют мочевину до аммиака и двуокиси углерода (обычно с помощью фермента уреазы). Образующийся NH_3 служит У. источником азота. Источником углерода могут быть нек-рые органич. к-ты, сахара и др. органич. вещества. Споровые и бесспоровые палочки, кокки; большинство У.— аэробы, адаптированы к высоким значениям pH. Обитают в почве, навозе, сточных водах. Представители: *Bacillus pasteurii*, *Sporosarcina ureae* и др.

УРОБИЛИ́Н, оранжево-красный пигмент, образующийся в результате восстановления билирубина. В организме присутствует в виде предшественника — уробилиногена, к-рый превращается в У. на свету. Нормальное содержание У. в моче человека 0,9—3,7 мг/сут. При нек-рых заболеваниях концентрация его значительно возрастает. См. *Жёлчные пигменты*.

У́РОВНИ ОРГАНИЗА́ЦИИ ЖИВО́Й МАТЕ́РИИ, сложившееся к 60-м гг. 20 в. представление о структурности живого. Жизнь на Земле представлена индивидуумами определённого строения, принадлежащими к определённым систематич. группам, а также сообществами разной сложности. Индивидуумы обладают молекулярной, клеточной, тканевой, органной структурностью; сообщества бывают одновидовые и многовидовые. Индивидуумы и сообщества организованы в пространстве и во времени. По подходу к их изучению можно выделить неск. основных У. о. ж. м. на базе разных способов структурно-функц. объединения составляющих элементов: молекулярный, субклеточный, клеточный, органотканевый, организменный, популяционно-видовой, биоценотический, биогеоценотический, биосферный.

На б и о с ф е р н о м уровне совр. биология решает глобальные проблемы, напр. определение интенсивности образования свободного кислорода растит. покровом Земли или изменения концентрации углекислого газа в атмосфере, связанного с деятельностью человека. На б и о г е о ц е н о т и ч е с к о м и б и о ц е н о т и ч е с к о м уровнях ведущими являются проблемы взаимоотношений организмов в биоценозах, условия, определяющие их численность и продуктивность биоценозов, устойчивость последних и роль влияний человека на сохранение биоценозов и их комплексов. На п о п у л я ц и о н н о - в и д о в о м уровне изучают факторы, влияющие на численность популяций, проблемы сохранения исчезающих видов, динамики генетич. состава популяций, действие факторов микроэволюции и т. д. Для хоз. деятельности человека важны такие проблемы популяционной биологии, как контроль численности видов, наносящих ущерб хозяйству, поддержание оптимальной численности эксплуатируемых и охраняемых популяций. На о р г а н и з м е н н о м уровне изучают особь и свойственные ей как целому черты строения, физиол. процессы, в т. ч. дифференцировку, механизмы адаптации (акклимации) и поведения, в частности — нейрогуморальные механизмы регуляции, функции ЦНС. На о р г а-

Основные уровни живой материи, их элементарные единицы и явления

Уровень	Элементарная единица	Элементарное явление
Молекулярно-генетический	Ген	Конвариантная редупликация, внутриклеточный перенос генетич. информации
Организменный	Организм, особь	Дифференцировка
Популяционно-видовой	Популяция	Изменение генотипического состава популяции
Биогеоценотически-биосферный	Биогеоценоз	Этапы круговорота веществ

нотканевом уровне осн. проблемы заключаются в изучении особенностей строения и функций отд. органов и составляющих их тканей. Особый У. о. ж. м.— клеточный; биология клетки (цитология) — один из осн. разделов совр. биологии, включает проблемы морфологич. организации клетки, специализации клеток в ходе развития, функций клеточной мембраны, механизмов и регуляции деления клетки. Эти проблемы имеют особенно важное значение для медицины, в частности, составляя основу проблемы рака. На уровне субклеточных, или надмолекулярных, структур изучают строение и функции органоидов (хромосом, митохондрий, рибосом и др.), а также др. включений клетки. Молекулярный уровень составляет предмет молекулярной биологии, изучающей строение белков, их функции как ферментов или элементов цитоскелета, роль нуклеиновых к-т в хранении, репликации и реализации генетич. информации, т. е. процессы синтеза ДНК, РНК и белков. На этом уровне достигнуты большие практич. успехи в области биотехнологии и генной инженерии.

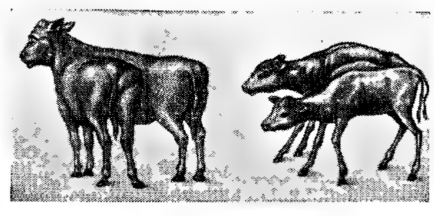
Разделение живой материи и проблем биологии по уровням организации хотя и отражает объективную реальность, но в то же время является условным, т. к. почти все конкретные задачи биологии касаются одновременно неск. уровней, а нередко и всех сразу. Напр., проблемы эволюции или онтогенеза не могут рассматриваться только на уровне организма, т. е. без молекулярного, субклеточного, клеточного, органотканевого, а также популяционно-видового и биоценотич. уровней; проблема регуляции численности опирается на мол. уровень, но касается также всех вышестоящих, включая такие аспекты, как, напр., загрязнение всей биосферы.

По наличию специфич. элементарных единиц и явлений считается достаточным выделение 4 осн. У. о. ж. м. (табл.).

Представление об У. о. ж. м. наглядно отражает системный подход в изучении живой природы. См. также *Биологические системы.*

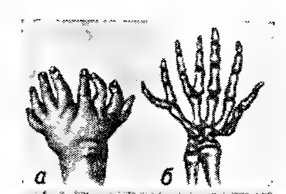
● Кремянский В. И., Структурные уровни живой материи. Теоретические и методологические проблемы, М., 1969; Развитие концепции структурных уровней в биологии, М., 1972; Уровни организации биологических систем, М., 1980.

УРО́ДСТВА, аномалии, тератоморфы; у животных и человека. У., или пороки развития,— врождённые морфологич., а также устойчивые биохимич. и функц. нарушения онтогенеза, гл. обр. эмбриогенеза. К У. относятся неразделившиеся близнецы, акрания (отсутствие у плода черепной крышки), заячья губа (несращение боковых частей верхней губы с её средней частью), волчья пасть (отсутствие перегородки между полостями рта и носа), полидактилия (наличие лишних пальцев на кисти или стопе), врождённые пороки сердца, разл. тератомы и др. Первые эксперим. У. получил Э. Жоффруа Сент-Илер в опытах на куриных зародышах, он же создал учение об У. как естеств. явлениях природы («Философия анатомии», т. 2, 1822). Наследственные У. обусловлены мутациями, нерасхождением хромосом, хромосомными аберрациями, нарушением процессов транскрипции и трансляции, а также др.



Слева — одноголовый телёнок с двойным туловищем и двумя парами задних конечностей; справа — двутуловищный телёнок с двумя парами передних конечностей и одной парой задних.

изменениями генетич. аппарата, возникающими в гаметах или при оплодотворении и на нач. стадиях эмбриогенеза. Ненаследственные У. могут быть следствием повреждающего действия тератогенов — агентов химич., физич. и биол. природы — на развивающийся зародыш. В формировании У. большое значение имеет т. н. тератогенетич. период, в течение к-рого тератоген может вызвать У. Напр., в раннем эмбриогенезе тератоген, как правило, вызывает гибель зародыша, реже — У.; наиб. вероятно их возникновение в период органогенеза (нарушение клеточных взаимодействий и морфогенетич. движений), а также в плодном периоде. Фенотипич. сход-



Полидактилия у человека: *а* — удвоение кисти, количество пальцев увеличилось до восьми; *б* — скелет руки новорождённого с раздвоенными 4-м и 5-м пальцами.

ство наследств. и ненаследств. У. позволяет моделировать и исследовать в эксперименте причины У. генетич. природы. Анализ У. важен для понимания закономерностей индивидуального развития и выяснения особенностей реализации генетич. информации на разных этапах онтогенеза. Изучение причин возникновения У. при действии на зародыш повреждающих физич. и химич. факторов внеш. среды важно для разработки эффективных мер профилактики, ранней диагностики и лечения У. Диагностика, напр. у человека, производится путём взятия амниотич. жидкости (амниоцентез). С помощью спец. биохимич. тестов и метода культуры клеток во взятой пробе можно определить более 40 наследств. нарушений метаболизма, У. мозга, хромосомные болезни. Самостоят. раздел науки об У.— тератологии — представляет изучение устойчивых нарушений поведенч. реакций, вызванных действием повреждающих веществ на развивающийся зародыш.

У высших растений возможны наследств. и ненаследств. У., выражающиеся в аномальном развитии корней, листьев, почек, побегов, цветков, соцветий, плодов, соплодий и семян. Чаще нарушаются размеры и конфигурация органов, их взаимное расположение, изменения их количества и числа составляющих анатомич. элементов и т. д. В основе возникновения У. лежат нарушения ритмов, частоты и продолжительности деления клеток, их растяжения и дифференцировки. Причиной У. может быть заболевание (грибное, вирусное), повреждение насекомыми, воздействие химич. регуляторов роста, удобрений, пестицидов, водный дефицит, мутации и др. К числу У. относятся карликовость и гигантизм, израстание цветка и плода (пролиферация), махровость, «ведьмина метла», разл. нарушения в развитии зародыша и т. д. Нек-рые формы У. (махровость, карликовость пшеницы) используются в селекции с целью выведения ценных форм растений.

● Федоров А. А., Тератология и формообразование у растений, М.— Л., 1958.

УРОМИ́ЦЕС (*Uromyces*), род ржавчинных грибов. Пикнии погружённые, шаровидные или фляжковидные, с высовывающимся хохолком перифиз. Эцидии с перидием. Уредоспоры типичного строения. Телейтоспоры одноклеточные, на ножках. Телейтоспороношения образуют бархатистые тёмные подушечки на поражённых органах растений. Ок. 600 разнохозяинных или однохозяинных видов, паразитирующих чаще на бобовых и молочайных.

УРО́НОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, моносахариды, содержащие в положении С-6 карбоксильную группу. Входят в состав биополимеров растит. и животного происхождения: гемицеллюлоз, камедей, гиалуроновой к-ты, гепарина. Наиб. важные представители У. к.— D глюкуроновая, D-галактуроновая, D-маннуроновая к-ты.

УРОСТИ́ЛЬ (от греч. urá — хвост и stýlos — палочка), палочковидная кость, образованная слиянием тел всех (бесхвостые земноводные) или только последних (костистые рыбы) хвостовых позвонков. У костистых рыб У. загнут вверх и вместе с гипуралиями образует скелет хвостового плавника.

УРОЦИ́СТИС (*Urocystis*), род головнёвых грибов. Головнёвые споры, срастаясь между собой, образуют спорокучки по 5—10 спор, из к-рых прорастают только 2—3 центральные с образованием базидиоспор. Ок. 60 видов. В сев. и сев.-зап. р-нах возделывания ржи распространена *U. occulta*, вызывающая стеблевую головню. Сразу же после цветения на стебле появляются узкие, длинные, позднее сливающиеся полосы. Ткань поражённых стеблей растрескивается, обнажая массу чёрных спор гриба. Больное растение не образует колоса.

УРУ́ТЬ (*Myriophyllum*), род растений сем. сланоягодниковых. Погружённые в воду многолетние травы с длинными стеблями и мутовчатыми перисторассечёнными на нитевидные доли листьями. Иногда наземные формы. Цветки мелкие, незаметные, однополые и обоеполые, в редких колосьях, возвышающихся над водой; опыление ветром, иногда насекомыми или самоопыление. Размножается гл. обр. зимующими почками и обрывками побегов. Ок. 45 видов, по всему земному шару; растут в стоячих или медленно текущих пресных водах. В СССР — 5 видов, из к-рых наиб. распространена У. колосистая (*M. spicatum*).

УСА́ТЫЕ КИТЫ́, беззубые киты (Mysticeti), подотряд мор. китообразных. Крупнейшие (дл. до 33 м) млекопитающие. Самки крупнее самцов. Зубы исчезают ещё до рождения. На верх. челюстях развивается китовый ус, образующий цедильный аппарат (из 180—400 пар

Концевой отдел верхней челюсти финвала (животное лежит на спине). Видны ряды усовых пластин, располагающиеся по всей длине верхнечелюстной кости.

роговых треугольных пластин с бахромчатым внутр. краем), отцеживающий пищу (планктонных рачков, моллюсков и мелкую стайную рыбу) с помощью огромного языка. На макушке — парные ноздри (дыхало). В отличие от зубатых китов череп симметричный, с длинным рострумом; ниж. челюсти длиннее черепной коробки, выгнуты с боков и охватывают верх. челюсти. 3 совр. сем.: гладкие киты, полосатики и серые киты (единств. вид), 10—11 видов. Широко распространены в Мировом ок. Совершают регулярные миграции; как правило, избегают тропич. поясов. Большинство У. к. обычно держится небольшими группами (по 3—5 особей). В водах СССР 8 видов. Малочисленны. В Красных книгах МСОП (5 видов) и СССР (7 видов).

УСАЧИ́, барбусы (*Barbus*), род рыб сем. карповых. Речные, озёрные и проходные формы. 2 пары околоротовых усиков. В спинном плавнике зазубренная, иногда гладкая колючка. Мн. видов, в тропич. водах Африки и Азии, а также в умеренных водах Европы. В СССР — 9 видов, в басс. Балтийского, Чёрного, Азовского, Каспийского и Аральского морей; редки. Проходной аральский **У.** (*B. brachycephalus*) достигает дл. до 1 м, масса до 20 кг. Половая зрелость в 5—6 лет. Идёт на нерест в Амударью и Сырдарью с мая по июль. Плодовитость до 540,7 тыс. икринок. Икра пелагическая, крупная. В море питается гл. обр. моллюсками. Крупные виды У.— объект промысла (особенно в Африке) и разведения. Численность ряда видов У. сокращается. См. рис. 28 в табл. 33.

УСЛО́ВНОЕ ТОРМОЖЕ́НИЕ, внутреннее торможение, форма торможения текущей условнорефлекторной деятельности, возникающего при неподкреплении условного раздражителя безусловным. У. т., в отличие от *безусловного торможения*,— приобретённое свойство. Вырабатывается в процессе онтогенеза путём регулирования поведения соответственно условиям окружающей среды; присуще всем животным с развитой ЦНС. Как поведенческая реакция коррелирует с высоким уровнем активности мозга и сложной координацией работы возбудит. и тормозных корковых нейронов. Способность к выработке У. т. тренируема и может достигать совершенства, но с возрастом ослабевает; прогрессирует в филогенезе. У. т. относится к центр. торможению.

УСЛО́ВНЫЕ РЕФЛЕ́КСЫ, индивидуально приобретённые системные приспособительные реакции животных и человека, возникающие на основе образования временно́й связи между условным (сигнальным) раздражителем и безусловнорефлекторным актом. У. р. свойственны в разной степени всем животным, обладающим ЦНС. Термин «У. р.» был предложен И. П. Павловым в 1903, использовавшим метод У. р. для изучения работы головного мозга. Выработка У. р. начинается с подкрепления условного раздражителя, индифферентного в отношении регистрируемой реакции, безусловным возбудителем этой реакции. Условным раздражителем может быть любое изменение внеш. или внутр. среды, воспринимаемое организмом. Совпадая по времени с осуществлением к.-л. приспособит. деятельности, ранее индифферентный раздражитель становится условным сигналом, подготавливающим организм к этой деятельности. Ведущую роль при формировании У. р. играют высшие (для данного животного) отделы головного мозга (у рыб — средний мозг и мозжечок, у пресмыкающихся и птиц — большие полушария головного мозга, у млекопитающих — кора больших полушарий головного мозга). Предполагают, что в основе У. р. лежит образование двусторонней связи между разнородными *безусловными рефлексами*. Предпосылками образования У. р. является конвергенция условного и безусловного раздражителей на одних и тех же нейронах и синхронизация активности пространственно удалённых участков головного мозга, включённых в системную организацию данного У. р. Рефлексы, не подкрепляемые раздражителями, подвергаются активному торможению, а иногда исчезают. Поэтому биол. значение У. р. состоит в расширении спектра адаптивных возможностей организма и их быстрой динамич. смене, что придаёт поведению высокую степень пластичности. По мере филогенетич. и индивидуального развития организмов обнаруживается всё более выраженная способность к образованию сложных форм У. р. См. также ст. *Высшая нервная деятельность* и лит. при ней.

● Формирование и торможение условных рефлексов, М., 1980; Асратян Э. А., Рефлекторная теория высшей нервной деятельности, М., 1983.

УСНЕ́Я (*Usnea*), род лишайников сем. уснеевых (Usneaceae). Таллом кустистый, обычно повисающий, часто в виде бледно- или серовато-зелёных «бород», дл. от 5 см до 2 м, с округлыми, тонкими веточками, в центр. части к-рых проходит тяж, образованный очень плотно соединёнными между собой гифами. Апотеции развиваются на концах лопастей, чаще образуются соредии и изидии. Ок. 600 видов, в Сев. и Юж. полушариях, в СССР — ок. 80 видов; растут на деревьях, реже на скалах, в лесах, в горах и на равнине. Многие чувствительны к загрязнению воздуха (могут служить биоиндикаторами). Используются для получения антибиотиков (уснинова к-та и др.). См. рис. 10 в табл. 10.

УСОНО́ГИЕ (Cirripedia), подкласс (по др. системе отряд) морских ракообразных. Известны с силура. Ведут прикреплённый образ жизни. Мягкое тело состоит из головного, грудного и рудиментарного брюшного отделов и окружено мантией (соответствующей карапаксу др. ракообразных), выделяющей известковые пластинки, к-рые образуют раковину (домик). Св. 1000 видов; в морях СССР (кроме Каспийского и Аральского) св. 50 видов. Большинство свободноживущие, есть виды, перешедшие к паразитизму (корнеголовые, акроторациковые). У. свойственна типичная для ракообразных личинка — науплиус, превращающаяся после ряда линек в особую, присущую только У., циприсовидную личинку. Рачок лежит на спине в домике, с помощью мышц может раздвигать подвижно сочленённые створки домика (на брюшной стороне) и просовывать в щель усикообразные грудные ноги (отсюда назв.), к-рые расправляются как веер, а затем, складываясь, совершают хватательные движения. В связи с прикреплённым или паразитич. образом жизни большинство видов У. от разнополости перешло к гермафродитизму и получило ряд регрессивных черт организации (атрофированы сложные глаза и антенны, редуцированы головной и брюшной отделы, и др.). 3 отр.: корнеголовые, торациковые (морские жёлуди и морские уточки) и акроторациковые.

● Дарвин Ч., Усоногие раки, Соч., т. 2, М.— Л., 1936.

УСТИЛЯ́ГО (*Ustilago*), род головнёвых грибов. Телиоспоры круглые или продолговатые, диам. меньше 15 мкм; развиваются обычно в завязях, иногда в тычинках или в вегетативных органах растений хозяев. Ок. 350 видов, распространены в р-нах возделывания злаков, на к-рых паразитируют. Широко известна пузырчатая головня кукурузы, вызываемая *U. maydis*. Гриб поражает все части растений, вызывая пузыревидные вздутия диам. от 1 до 20 см, покрытые беловатой или розоватой мицелиальной плёнкой, разрывающейся при созревании телиоспор. Объект генетич. исследований. Также распространена пыльная головня пшеницы, вызываемая *U. tritici*.

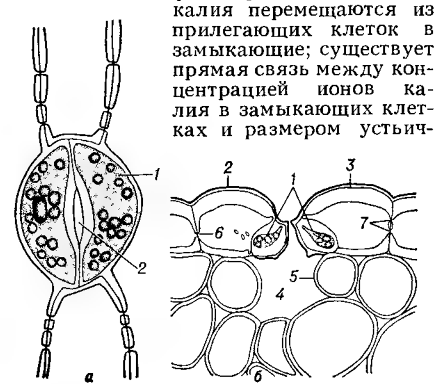
УСТО́ЙЧИВОСТЬ растений, способность растений противостоять воздействию экстремальных факторов среды (почвенная и воздушная засуха, засоление почв, низкие темп-ры и т. д.). Это свойство выработано в процессе эволюции и генетически закрепилось. В р-нах с неблагоприятными условиями сформировались устойчивые дикорастущие формы и местные сорта культурных растений — засухоустойчивых в Ниж. Поволжье и др. р-нах с резким недостатком влаги, солеустойчивых — в долинах Ср. и Передней Азии, изобилующих засолёнными почвами, морозоустойчивых — в Вост. Сибири и т. д. Присущий растениям тот или иной уровень У. выявляется лишь при действии экстремального фактора среды. В результате действия такого фактора наступает фаза раздражения — резкое отклонение от нормы

ряда физиол. параметров и быстрое возвращение их к норме. Затем происходит изменение интенсивности обмена веществ и повреждение внутриклеточных структур. При этом подавляются все синтетические, активизируются все гидролитич. процессы и снижается общая энергообеспеченность организма. При воздействии, превышающем летальный для организма порог, растение гибнет. Если же действие неблагоприятного фактора не достигло порогового значения, наступает фаза адаптации. Адаптированные растения значительно меньше реагируют на повторное или усиливающееся воздействие экстремального фактора. На этом основан процесс закаливания растений. На организменном уровне к механизмам адаптации добавляется взаимодействие между органами. Ослабление передвижения по растению потоков воды, минер. и органич. соединений обостряет конкуренцию между органами, прекращается их рост, органы не полностью развиваются, иногда происходит их сбрасывание (напр., массовое опадение плодов при засухе). На популяционном уровне действует также отбор, базирующийся на различии степени У. растений. Биол. У. растений определяется макс. значением экстремального фактора, при к-ром растения ещё образуют жизнеспособные семена; агрономическая — степенью снижения урожая или иного показателя хоз. полезности возделываемых растений. Уровни У. одного и того же вида или сорта растений к воздействию разных факторов часто не совпадают (напр., зимостойкий вид может быть слабоустойчивым к засухе и т. п.). Поэтому растения характеризуются по их У. к конкретному типу экстремального фактора (зимостойкость, газоустойчивость, солеустойчивость, засухоустойчивость и т. д.).

● Физиология сельскохозяйственных растений, т. 3, М., 1967.

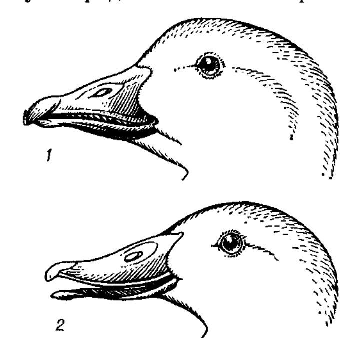
У́СТРИЦЫ (Ostreidae), семейство мор. двустворчатых моллюсков. Известны с палеозоя. Раковина (выс. до 45 см) неправильно-округлой или овально-клиновидной формы. Замок без зубов. Протандрические гермафродиты, нек-рые раздельнополые. Спермии попадают в мантийную полость с током воды из вводного сифона, где и происходит оплодотворение (число яиц 0,3—6 млн.). В воду выходит сформировавшаяся личинка. Неск. десятков видов, в тропич. и умеренных морях. В СССР — 3 вида, два — в Чёрном м., один — Японском и на Ю. Охотского м. Обитают от уреза воды до глуб. 60 м. Неподвижны, прирастают нижней (левой) створкой к субстрату. Могут выносить временное опреснение и осушение. Часто образуют сплошные многослойные поселения — устричные банки. Фильтраторы; съедобная У. (*Ostrea edulis*) может отфильтровывать за 1 ч до 3 л воды. Способны концентрировать в теле тяжёлые металлы и др. токсич. вещества. Съедобны (раковины У. обнаружены в «кухонных кучах» поселений человека каменного века). Годовая добыча У. 0,9—10 млн. т, 95% её получают разведением (гл. обр. в Японии, США и Франции). См. рис. 31 в табл. 32.

У́СТЬИЦЕ (stoma), высокоспециализир. образование эпидермиса растений, состоящее из двух замыкающих клеток и межклетника (устьичной щели) между ними. Через щель осуществляются газообмен, необходимый для дыхания и фотосинтеза, и транспирация. В ночные часы, а также днём, при недостаточном водообеспечении, щель закрывается благодаря понижению тургора в замыкающих клетках. С повышением тургора У. открывается. Считают, что гл. роль в изменении тургора и объёма замыкающих клеток принадлежит ионам калия и сопровождающим анионам. При открывании У. ионы калия перемещаются из прилегающих клеток в замыкающие; существует прямая связь между концентрацией ионов калия в замыкающих клетках и размером устьичной щели. У нек-рых растений (напр., у каланхое) щели открыты ночью и закрыты днём. Нередко к замыкающим клеткам прилегают два или большее число околоустьичных (т. н. побочных) клеток, отличающихся размером и формой от осн. клеток эпидермиса. Замыкающие и околоустьичные клетки вместе образуют устьичный аппарат. У. встречаются в эпидермисе всех наземных растений, их число (и расположение) видоспецифично и обычно колеблется в зависимости от условий жизни от неск. десятков до 300 и более на 1 мм^2 поверхности листа.



Устьице листа ириса: *а* — вид сверху (*1* — замыкающая клетка, *2* — устьичная щель); *б* — поперечный разрез листа через устьице (*1* — замыкающие клетки, *2* — кутикула, *3* — наружная стенка эпидермиса, *4* — дыхательная полость, *5* — клетка мезофилла, *6*, *7* — поры).

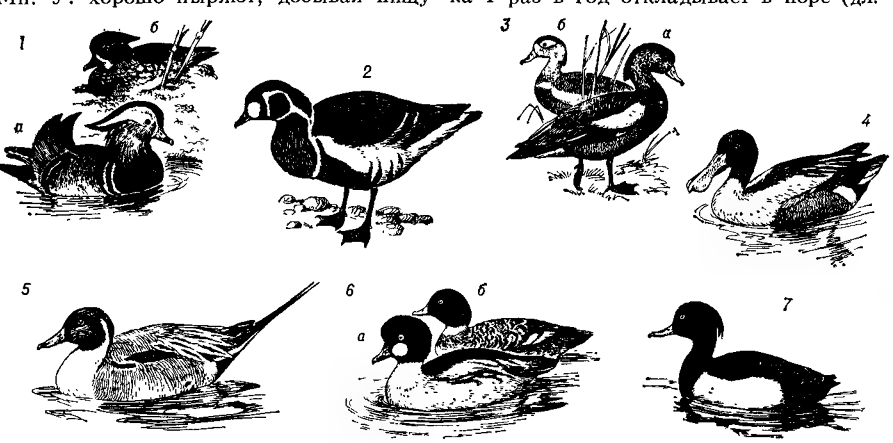
УТИ́НЫЕ (Anatidae), семейство водоплавающих птиц отр. гусеобразных. Дл. 29—150 см. Края клюва с зубцами или с поперечными пластинками, образующими фильтровальный аппарат. У мн. видов резкий половой диморфизм (самцы крупнее и ярче окрашены). Копчиковая железа крупная. Лапы с перепонками. Оперение плотное с развитым пуховым покровом. Есть нелетающие виды. Мн. У. хорошо ныряют, добывая пищу в воде или на дне водоёма. 47 родов (утки, гуси, казарки, лебеди и др.), ок. 150 видов; распространены всесветно. В СССР — 50 гнездящихся видов и 8 залётных. Как правило, моногамы. В кладке от 2 до 16 однотонных яиц. Птенцы выводковые. Южноамериканские утки рода *Heteronetta* паразитируют, подкладывая яйца в гнёзда других У. Многие — объект охоты. В нек-рых местах численность У. резко снижается. В Красных книгах МСОП (12 видов и 3 подвида) и СССР (11 видов).



Головы утиных: *1* — гуся; *2* — утки.

У́ТКИ, группа родов птиц сем. утиных. Распространены всесветно. В СССР — 14 родов (35—36 видов). По ряду особенностей морфологии, биологии и промысловому значению У. подразделяют на 3 осн. группы: речные У., нырковые У. и крохали.

УТКОНО́С (*Ornithorhynchus anatinus*), млекопитающее сем. утконосовых отр. однопроходных. Единств. вид семейства. Дл. тела 30—45 см, хвоста 10—15 см. Голова оканчивается плоским «клювом» (дл. ок. 6,5 см), покрытым богато иннервированной кожей. Глаза и ушные отверстия во время ныряния закрываются кожной складкой. Хвост широкий, плоский. Конечности пятипалые с плавательной перепонкой. Зубы только у молодых животных; у взрослых вместо них роговые пластинки. Мех густой, мягкий; верх тела чёрно-бурый, низ сероватый. Распространён У. в Вост. Австралии и Тасмании. Обитает по берегам рек и водоёмов, на равнинах и в горах до выс. 2 тыс. м. Ведёт полуводный образ жизни. Питается мелкими водными животными. Самка 1 раз в год откладывает в норе (дл.

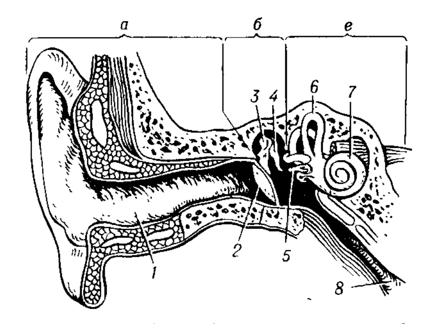


Утиные: *1* — мандаринка (*Aix galericulata*), *а* — самец, *б* — самка; *2* — краснозобая казарка (*Rufibrenta ruficollis*); *3* — хохлатая пеганка (*Tadorna cristata*), *а* — самец, *б* — самка; *4* — широконоска (*Anas clypeata*), самец; *5* — шилохвость (*Anas acuta*), самец; *6* — гоголь (*Bucephala clangula*), *а* — самец, *б* — самка; *7* — хохлатая чернеть (*Aythya fuligula*), самец.

до 18 м) 1—2, реже 3 яйца. Интенсивно промышлялся ради ценного меха. Охота запрещена; численность восстанавливается.

УТКОНО́СЫЕ ДИНОЗА́ВРЫ, гадрозавры, траходонты (Gadrosauridae, Trachodontidae), семейство вымерших динозавров подотр. орнитопод. Известны из верхнего мела Сев. Америки и Азии, реже — Европы и Юж. Америки. Самые крупные позвоночные Земли (выс. до 15 м), передвигавшиеся на задних ногах. Ноздри отодвинуты назад. Зубы многорядные, тесно прилежат друг к другу, образуя «батареи», общее число зубов достигает тысячи. В передней части челюстей зубы замещены роговым клювом, внешне напоминающим утиный. Между 4 и 5 пальцами передней конечности плават. перепонка. Амфибиотические растительноядные формы. Ок. 25 родов, до 40 видов. Типичные представители — завролофы.

У́ХО (auris), орган слуха и равновесия позвоночных; периферич. часть слухо-

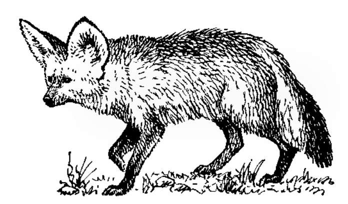


Ухо человека (схема): *а* — наружное, *б* — среднее, *в* — внутреннее ухо; *1* — слуховой проход, *2* — барабанная перепонка, *3* — молоточек, *4* — наковальня, *5* — стремечко, *6* — полукружные каналы, *7* — улитка, *8* — евстахиева труба.

вой системы. Возникло у первичноводных предков позвоночных путём дифференцировки и усложнения комплекса органов боковой линии. Различают внутреннее, среднее и наружное У. (см. соотв. ст.). Внутреннее У. воспринимает звуковые колебания и изменения положения тела в пространстве. Рецепторный аппарат внутреннего У. представлен видоизменёнными эпителиальными, т. н. вторичночувствующими, клетками, на к-рых оканчиваются волокна слухового нерва. У большинства рыб это небольшой выступ круглого мешочка. В филогенезе наземных позвоночных этот выступ всё более развивается и у млекопитающих превращается в сложноустроенную улитку с кортиевым органом в основе. Кроме того, у наземных позвоночных прогрессивно развивается сначала среднее, а затем наружное У. В связи с особенностями образа жизни строение среднего У. у мн. позвоночных резко различается. У нек-рых птиц и мн. млекопитающих с особенно тонким слухом разрастаются резонаторные полости, образуются дополнит. камеры, ячеи, костные губчатые, ячеистые структуры, перегородки и т. п. Зачаток наружного У., впервые появляющийся у крокодилов, прогрессивно развивается у ряда птиц и принимает форму сложно дифференцированной ушной раковины у млекопитающих. При вторичном переходе нек-рых наземных позвоночных к водному образу жизни (китообразные, ластоногие и др.) происходит редукция сначала наружного, а в ряде случаев и среднего У. (дельфины). Редукция наружного У. характерна для роющих форм млекопитающих, а среднего У.— для ряда земноводных и пресмыкающихся. См. также *Слух*.

УША́НЫ (*Plecotus*), род гладконосых летучих мышей. Огромные ушные раковины почти равны по длине предплечью. 6 видов, в умеренной зоне Евразии, Сев. Африки, Сев. Америки. В СССР — 2 вида: бурый У. (*P. auritus*), в лесной зоне (к С. до 60—63° с. ш.), серый У. (*P. austriacus*), в юго-зап. и юж. областях Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии и на Ю. Казахстана. См. рис. 1 при ст. *Гладконосые летучие мыши*.

УША́СТАЯ ЛИСИ́ЦА, большеухая лисица (*Otocyon megalotis*), млекопитающее сем. волчьих. Единств. вид рода.

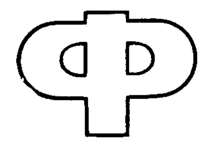


Уши большие (выс. до 13 см). Дл. тела до 60 см, хвоста до 35 см, выс. в плечах ок. 35 см. У. л. имеет 48 зубов — самое большое число среди хищных млекопитающих. Окраска желтовато-бурая. В степях и полупустынях Юж. и Вост. Африки; часто около жилищ. Детёнышей 2—5. Питается мелкими позвоночными, насекомыми (в т. ч. термитами), плодами, падалью.

УША́СТАЯ СОВА́ (*Asio otus*), птица сем. совиных. Дл. 28—40 см. Спинная сторона черновато бурая со светло-охристыми пестринами, брюшная — охристая с тёмными наствольями перьев, с поперечными полосками. По бокам головы длинные перьевые «ушки». Распространена в лесной зоне Евразии и Сев. Америки, местами в Африке и в горах Центр. Азии. Часто встречается в садах и парках. Гнездится на деревьях, используя старые гнёзда врановых и хищных птиц. В кладке 4—10 яиц. Питается гл. обр. мышевидными грызунами. См. рис. 10 при ст. *Совообразные*.

УША́СТЫЕ ТЮЛЕ́НИ (Otariidae), семейство ластоногих. Известны от нижнего миоцена тихоокеанского побережья Сев. Америки. Наружные ушные раковины хорошо видны (отсюда назв.). Конечности удлинённые, оканчиваются голой хрящевидной оторочкой; задние ласты подгибаются под туловище и участвуют в передвижении по суше. У самцов на шее остевые волосы удлинены (подобие «гривы»). Самцы вдвое крупнее самок. 14 родов, в т. ч. 7 совр.: сивучи (1 вид), морские львы (4 рода), морские котики (2 рода); всего 14 совр. видов; в СССР 2 вида — сивуч и северный морской котик. Полигамы. Летом на берегах образуют гаремы. Беременность около года. Совершают сезонные миграции. 3 вида и 1 подвид в Красной книге МСОП.

УШНА́Я РА́КОВИНА (concha), наруж. часть слуховой системы млекопитающих. Образована эластичным хрящом, покрытым кожей, часто подвижна. У мн. водных (напр., настоящие тюлени, китообразные) или подземных (напр., кроты) форм У. р. вторично упрощена или полностью редуцирована. Обычно хорошо развита у ночных животных (летучие мыши), у лесных копытных, пустынных видов волчьих и др. У. р. способствует улавливанию и усилению звуков биологически наиб. важных частот, определению пространств. положения источника звука; защищает орган слуха от механич. повреждений, а также от звуковых перегрузок посредством особых защитных волосков, перекрывания слухового прохода или даже свёртывания всей раковины (нек-рые летучие мыши, грызуны). У мн. млекопитающих участвует в терморегуляции.



ФАБРИ́ЦИЕВА СУ́МКА (bursa Fabricii; по имени Дж. Фабриция), дорсальный мешковидный выступ заднего отдела клоаки птиц. Несёт многочисл. лимфоидные фолликулы, вырабатывающие В-лимфоциты. Хорошо развита у всех молодых птиц до наступления половой зрелости; у взрослых (8—9 мес) подвергается редукции (за исключением нанду). Важная часть иммунной системы, иногда наз. «клоакальным тимусом». Удаление Ф. с. понижает иммунитет птиц. По-видимому, Ф. с. также эндокринный орган, к-рый влияет на развитие семенников.

...ФАГ(О)..., ...ФАГИЯ (от греч. pháġos — пожиратель), часть сложных слов, означающая поедание, поглощение, напр. *бактериофаг, фагоциты*.

ФАГОСО́МА (от *фаго...* и *сома*), окружённый одинарной мембраной пузырёк с содержимым, поглощённым клеткой в результате эндоцитоза. См. *Фагоцитоз* и рис. в ст. *Лизосома*.

ФАГОЦИТЕЛЛООБРА́ЗНЫЕ (Phagocytellozoa), надраздел подцарства многоклеточных животных (Metazoa). Установлен в 1973 А. В. Ивановым. Примитивнейшие многоклеточные, находящиеся ещё на организац. уровне паренхимулы (личинки совр. низших многоклеточных — губок и книдарий) или фагоцителлы — гипотетич. предка всех много-

клеточных. Тело Ф. состоит из наруж. слоя жгутиковых клеток — эктодермы и внутр. массы амёбоцитов — паренхимы, к-рая образуется путём иммиграции клеток наруж. эпителия. Один тип — пластинчатые.

ФАГОЦИТЕ́ЛЛЫ ТЕО́РИЯ, гипотеза происхождения многоклеточных животных, предложенная И. И. Мечниковым в 1886. Согласно Ф. т., исходной формой многоклеточных является гипотетич. животное — фагоцителла (др. назв.— паренхимелла), состоящая (подобно личинке совр. низш. многоклеточных — *паренхимуле*) из слоя поверхностных клеток — эктодермы (кинобласт) и внутр. клеточной массы — паренхимы (фагоцитобласт). Кинобласт выполняет функции отграничения, внеш. обмена и движения; фагоцитобласт — внутр. обмена и внутриклеточного пищеварения (см. *Фагоцитоз*, *Пиноцитоз*). Из кинобласта и фагоцитобласта, согласно Ф. т., в ходе эволюции возникло всё многообразие форм тканей многоклеточных животных. Ср. *Гастреи теория*.

● Мечников И. И., Избранные биологические произведения, М., 1950; Иванов А. В., Происхождение многоклеточных животных, Л., 1968.

ФАГОЦИТО́З, активное захватывание и поглощение микроскопич. инородных живых объектов (бактерии, фрагменты клеток) и твёрдых частиц одноклеточными организмами или нек-рыми клетками

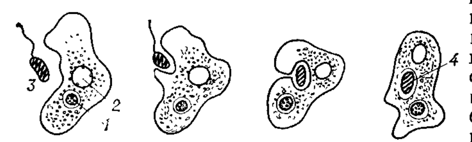
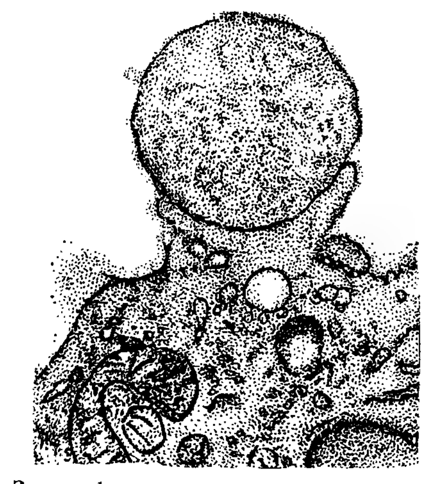


Схема последовательного захвата пищи амёбой: *1* — ядро; *2* — сократительная вакуоль; *3* — пищевая частица; *4* — пищеварительная вакуоль.



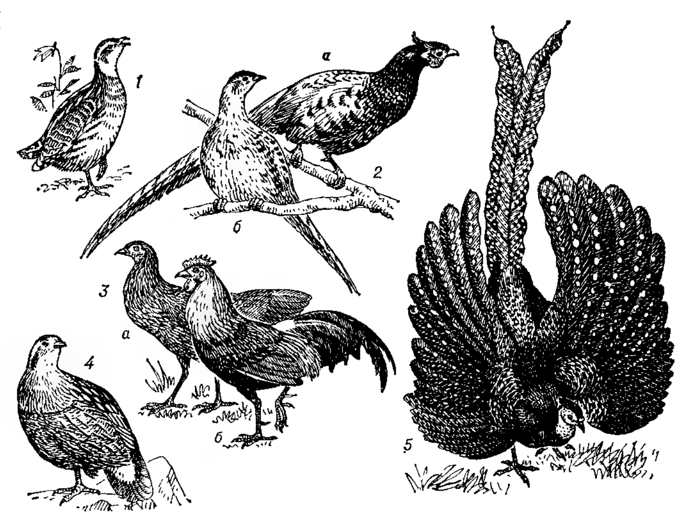
Захват фрагмента клетки псевдоподиями фагоцита.

многоклеточных животных (ср. *Пиноцитоз*). Способность клеток захватывать и переваривать частицы лежит в основе питания примитивных организмов. В процессе эволюции эта способность перешла к специализир. клеткам соединит. ткани — фагоцитам, выполняющим защитную функцию в многоклеточном организме. Явление Ф. обнаружено И. И. Мечниковым в 1882 (доложил в 1883 на 7-м съезде рус. естествоиспытателей и врачей в Одессе). Активно фагоцитируют также ооциты нек-рых животных, клетки плаценты, клетки, выстилающие полость тела, пигментный эпителий глаза. Ф. слагается из последоват. стадий: сближения объекта Ф. и фагоцита, аттракции — расположения объекта на поверхности фагоцитирующей клетки, поглощения, переваривания. В процессе Ф. активная роль принадлежит клеточной мембране, к-рая обволакивает фагоцитируемую частицу и втягивает в глубь цитоплазмы с образованием фагосомы. Из лизосом клетки в фагосомы поступают гидролитич. ферменты, переваривающие поглощённую частицу. Непереваренные частицы могут оставаться в клетке длит. время. Ф. играет важную роль гл. обр. при воспалении, заживлении ран, как фактор неспецифич. иммунитета. Иногда термины «Ф.» и «пиноцитоз» объединяют общим понятием — эндоцитоз. См. также рис. в ст. *Лизосома*.

● Дотри-Варса А., Лодиш Х. Ф., Как рецепторы затягивают белки и частицы внутрь клеток, «В мире науки», 1984, № 7.

ФАГОЦИ́ТЫ (от *фаго*... и ...*цит*), специализированные защитные клетки соединит. ткани животных и человека, способные к фагоцитозу. У беспозвоночных фагоцитоз осуществляют амёбоциты. У млекопитающих активными Ф. являются нейтрофилы (микрофаги) крови, клетки ретикулоэндотелиальной системы и микроглии, способные превращаться в активных макрофагов. Нейтрофилы фагоцитируют мелкие частицы (бактерии и т. п.), макрофаги способны поглощать более крупные частицы (погибшие клетки, их ядра и др. фрагменты), а также накапливать отрицательно заряженные частицы красителей и коллоидных веществ.

ФАЗА́НОВЫЕ (Phasianidae), наиб. богатое видами сем. курообразных. Дл. от 13 до 190 см, масса от 45 г до 5 кг. Ноздри не прикрыты перьями; цевка не оперена; у самцов мн. видов на цевке роговая шпора. Хорошо ходят и бегают, взлетают неохотно. 57 родов, ок. 180 видов, распространены в Евразии, Америке (исключая полярные области) и в Африке. В СССР — 7 родов, 13 видов: 2 вида перепелов, кеклик, 2 вида серых куропаток и пустынная куропатка, 5 видов уларов, турач, 1 вид фазанов. Оседлы (кроме перепелов). Гнёзда на земле, у трагопанов — на деревьях. Моногамы и полигамы. В кладке от 2 до 22 яиц. Для мн. видов характерно сложное токовое поведение. Преим. растительноядные. Банкивский петух дал начало домашним породам кур; павлины и фазаны полуодомашнены. Мн. Ф. служат объектом охоты, нек-рых разводят в охотничьих х-вах. В Красных книгах МСОП (21 вид и 2 подвида) и СССР (4 вида).



Фазановые: *1* — перепел (*Coturnix coturnix*); *2* — обыкновенный фазан (*Phasianus colchicus*), *а* — самец, *б* — самка; *3* — банкивский петух (*Gallus gallus*), *а* — самка, *б* — самец; *4* — каспийский улар (*Tetraogallus caspius*); *5* — большой аргус (*Argusianus argus*).

ФАЗА́НЫ (*Phasianus*), род птиц сем. фазановых. Дл. до 85 см. Самцы окрашены ярко, с металлич. блеском на перьях, самки песочно-серого цвета. 2 вида. Зелёный Ф. (*P. versicolor*) обитает в Японии. Обыкновенный Ф. (*P. colchicus*) распространён от Предкавказья и дельты Волги через Ср. и Центр. Азию до Приморья и Юго Вост. Китая. Обитает в лесах с подлеском, в зарослях по берегам рек или в кустарниках по обочинам полей. Гнёзда на земле, в кладке 8—12 яиц. Обыкновенный Ф.— ценная охотничья птица; во мн. странах его разводят в охотничьих х-вах; в СССР — на Украине и др. р-нах.

ФАКУЛЬТАТИ́ВНЫЙ (франц. facultatif — необязательный, от лат. facultas, род. падеж facultatis — возможность), возможный, необязательный. Напр., Ф. анаэробы способны развиваться не только в бескислородных условиях, но и в присутствии кислорода.

ФАЛА́НГИ (от греч. phálanx, род. падеж phálangos — сустав), небольшие трубчатые кости, образующие скелет пальцев конечностей у большинства позвоночных. Число и форма Ф. варьируют у разных животных. У стегоцефалов и совр. земноводных в разных пальцах передней конечности число Ф. колеблется от 2 до 3, в задней — от 2 до 4, а у пресмыкающихся — от 2 до 5. У вымерших ихтиозавров было до неск. десятков Ф. (гиперфалангия), что повышало гибкость превращённой в плавник конечности. В крыле птиц на 2-м и 4-м пальцах обычно 1 рудиментарная Ф. У млекопитающих (в т. ч. у человека) чаще по 5 пальцев на передних и задних конечностях и формула Ф.— 2,3,3,3,3. У нек-рых китообразных отмечается гиперфалангия. См. также *Кисть*, *Стопа*.

ФАНЕРОЗО́Й (от греч. phanerós — видимый, открытый, явный и zōē — жизнь), эон «явной жизни»; включает три эры: *палеозой*, *мезозой* и *кайнозой*. Начало по абс. исчислению 570 ± 20 млн. лет назад. Богатство органич. остатков позволяет довольно подробно прослеживать эволюцию органич. мира. См. *Геохронологическая шкала*.

ФАНЕРОФИ́ТЫ (от греч. phanerós — видимый, открытый, явный и ...*фит*),

жизненная форма растений, почки возобновления к-рых расположены высоко над поверхностью почвы и испытывают на себе все тяготы зимы и засухи. Поэтому Ф. (деревья, кустарники, деревянистые лианы) количественно преобладают в условиях мягкого климата. У Ф., произрастающих в умеренном и холодном поясах, а также в засушливых областях, почки защищены чешуями, иногда смолой. По высоте Ф. подразделяются на микрофанерофиты (от 2 до 8 м), мезофанерофиты (от 8 до 30 м) и мегафанерофиты (св. 30 м).

ФАРНЕЗО́Л, $C_{15}H_{24}O$, ненасыщенный спирт из группы изопреноидов. Входит в состав эфирных масел мн. растений (розового, апельсинового и др.). Предшественник ювенильного гормона у нек-рых насекомых (напр., у бабочки *Manduca sexta*), обладающий слабой ювенильной активностью. Сложный эфир Ф. с пирофосфорной к-той (фарнезилпирофосфат) — предшественник разл. сесквитерпенов (включая сам Ф.), а также сквалена и дитерпенов, промежуточный продукт при биосинтезе холестерина.

ФАСЕ́ТОЧНЫЕ ГЛАЗА́, сложные глаза (oculi), основной парный орган зрения ракообразных, насекомых и нек-рых других беспозвоночных, образованный омматидиями, роговичная линза к-рых имеет вид выпуклого 6-гранника — фасетки (франц. facette — грань, отсюда назв.). Ф. г. насекомых неподвижно расположены по бокам головы, иногда (у стрекоз, мух и др.) занимая почти всю её поверхность, у нек-рых ракообразных — на подвижных стебелевидных выростах. Наиб. изучены Ф. г. насекомых, у к-рых они сложены большим числом (до 30 тыс.) омматидиев. Различают 3 морфофункц. типа Ф. г. В аппозиционных Ф. г. (свойственны обычно дневным насекомым) смежные омматидии постоянно изолированы друг от друга непрозрачным пигментом, локализованным в спец. пигментных клетках. В оптикосуперпозиционных Ф. г. изоляция омматидиев переменная, и при недостатке света происходит наложение (суперпозиция) лучей, прошедших сквозь разные фасетки. В таких Ф. г. с «прозрачной зоной», свойственных ночным насекомым и ракообразным, тела зрительных клеток и утолщённый рабдом сдвинуты проксимально. Для нейросуперпозиционных Ф. г. мух характерна суммация нервных сигналов от неск. зрительных клеток, получающих свет из одной и той же точки пространства. Нервная проекция сетчатки на оптич. ганглии мозга и свойства оптики таковы, что Ф. г. обеспечивают анализ внеш. мира с точностью до растра омматидиев, а не отд. зрительных клеток, как у позвоночных. Низкая угловая плотность омматидиев (их оптич. оси расходятся под углом от 1 до 6—8° и больше) препятствует различению мелких деталей, но малая инерционность в сочетании с высокой контрастной чувствительностью сетчатки позволяет нек-рым насекомым воспринимать мелькания с частотой до 250—300 Гц. Ф. г. обеспечивают мн. беспозвоночным цветовое зрение с восприятием УФ лучей и анализ направления плоскости линейно поляризованного света, благодаря чему они могут ориентироваться по картине поляризации безоблачного неба. См. также *Омматидий*.

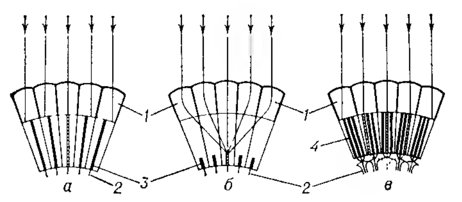


Схема возникновения сетчаточного изображения в аппозиционных *(а)*, оптикосуперпозиционых *(б)* и нейросуперпозиционных *(в)* фасеточных глазах: *1* — отдельные омматидии со слитым *(а, б)* или открытым *(в)* рабдомом; *2* — аксоны зрительных клеток; *3* — рабдом слитый; *4* — рабдом открытый. Заштрихованы те рабдомы, на к-рые попадают параллельно идущие лучи света (показаны стрелками).

● Мазохин-Поршняков Г. А., Зрение насекомых, М., 1965.

ФАСО́ЛЬ (*Phaseolus*), род одно- и многолетних растений сем. бобовых. Св. 200 видов, в тропиках и субтропиках, гл. обр. Америки. Почти все виды — самоопыляющиеся лианы, большинство из них — растения короткого дня. В культуре как пищ. растения — крупносемянные виды, кустовые и вьющиеся растения: Ф. обыкновенная (*P. vulgaris*), Ф. лимская (*P. lunatus*), огородная и декоративная Ф. ярко-красная, или многоцветковая (*P. coccineus*); и мелкосемянные азиатские виды: Ф. угловатая (*P. angularis*) и др. Ф.— древняя культура тропич. Америки (в Перу обнаружены семена среди памятников доинкской культуры). В Европу завезена после открытия Америки Колумбом, в Россию — в 17—18 вв. В СССР возделывается гл. обр. на Украине, в Молдавии, Грузии и Краснодарском кр. Иногда мелкосемянные виды относят к роду вигна. См. рис. 6 в табл. 20.

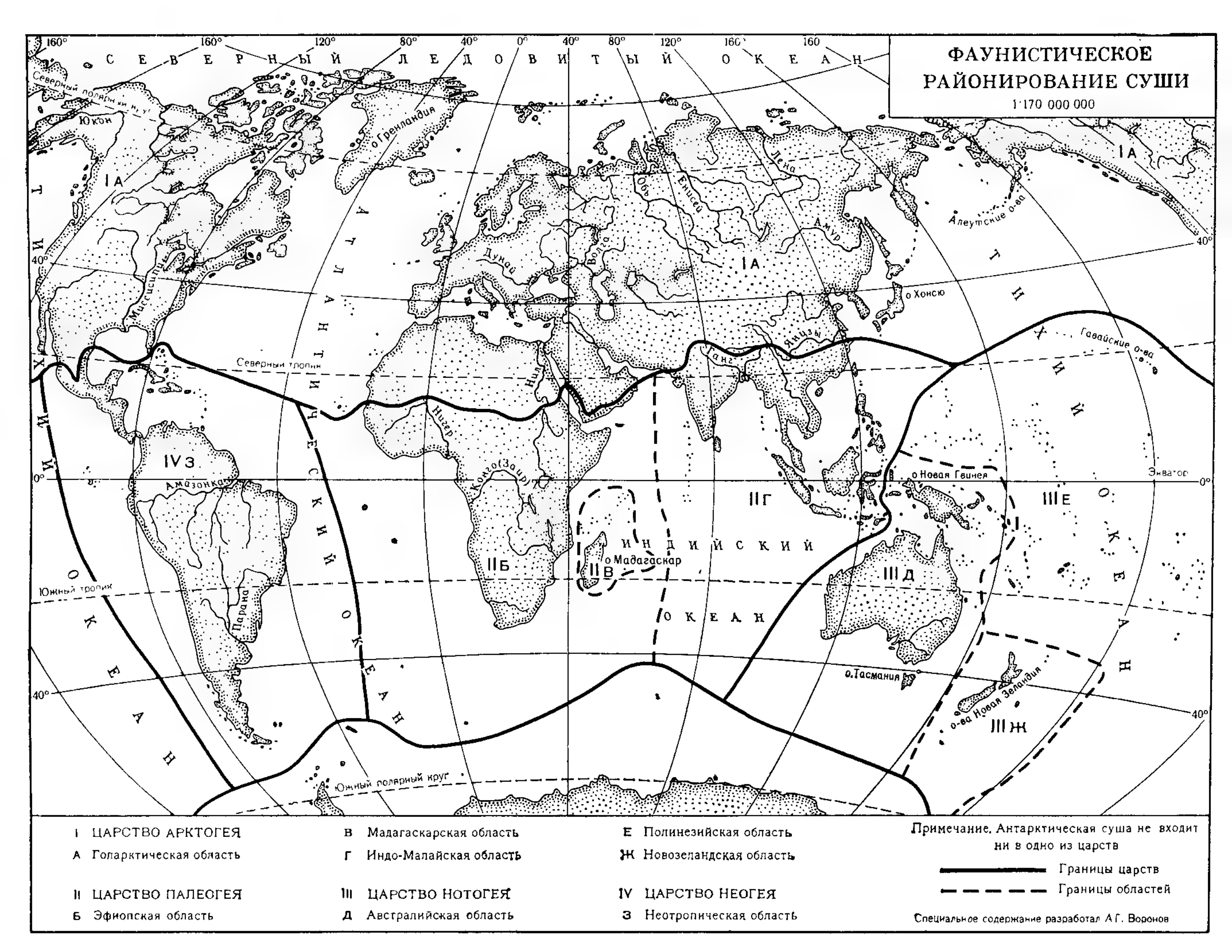
ФАСЦИА́ЦИЯ (от лат. fascia — повязка, полоса), деформация побегов растений. Возникает вследствие срастания стеблей друг с другом, ветвей с гл. побегом, нескольких точек роста, разрастания одной точки роста, смещения ритма деления и дифференцировки клеток. Причина Ф. — поражение растений возбудителями болезней и вредителями (насекомыми, клещами и др.), травмирование, воздействие разл. мутагенами, нарушение режима влажности, освещения, темп-ры и т. д. Ф. цветков, соцветия, плодов, соплодий и пр. иногда используют в селекции растений (напр., при выведении крупноплодных сортов гречихи, махровых цветков декор. растений).

ФА́СЦИЯ (от лат. fascia — повязка, полоса), соединительнотканная оболочка, покрывающая внутр. органы и мышцы позвоночных. Ф. выполняют опорную и трофическую функции, по ним к органам подходят сосуды и нервы. Отростки Ф., покрывающих отд. мышцы, образуют межмышечные перегородки, к-рые могут служить местом начала или прикрепления мышечных волокон. См. также *Апоневроз*.

ФАСЦИО́ЛЫ (*Fasciola*), род червей класса трематод. Дл. 20—76 мм, шир. 5—12 мм. 2 вида: печёночная двуустка, или листвяница (*F. hepatica*), с листовидным телом, и Ф. гигантская (*F. gigantica*). В СССР — оба вида. Паразиты жёлчных протоков рогатого скота, реже человека. Кишечник и половые железы сильно разветвлены. Промежут. хозяин печёночной двуустки — моллюск малый прудовик (*Limnaea truncatula*), в теле к-рого из мирацидия развиваются спороцисты, редии и церкарии. Последние выходят из моллюсков, инцистируются на влажной траве, превращаясь в адолескарии. Окончат. хозяева (скот) заражаются, поедая траву с адолескариями, к-рые в кишечнике освобождаются от цист и проникают в жёлчные протоки печени, вызывая опасное заболевание — фасциолёз, иногда приводящее животных к гибели.

ФА́УНА (новолат. fauna, от лат. Fauna — богиня лесов и полей, покровительница стад животных в рим. мифологии), совокупность видов животных, обитающих на опред. территории. Ф. следует отличать от животного населения — совокупности особей животных, входящей в к.-л. сообщество (напр., светлохвойной тайги, высокотравной саванны) и характеризующейся не только видовым составом, но и численностью особей, структурной организованностью и типологией слагающих животное население группировок (напр., болотные, луговые животные; сапрофаги, хищники, паразиты). Ф. любой территории складывается из разных фаунистических комплексов (каждый такой комплекс включает виды животных, к-рые имеют сходные ареалы). Напр., Ф. степной зоны образована господствующим здесь степным фаунистич. комплексом, комплексом видов космополитов, представителями пустынного фаунистич. комплекса. В каждой Ф. выделяют также животных разного происхождения — автохтонов, аллохтонов, иммигрантов. Формирование Ф. к.-л. региона происходит в зависимости от его рельефа, климата и наличия в нём физико географич. преград (пустыни, горные цепи, широкие реки и пр.). В истории Земли мн. Ф. сменяли одна другую (особенно при резких изменениях окружающей среды); такие смены влекли за собой, с одной стороны, радиацию и распространение новых видов, с другой — уменьшение численности и вымирание ранее доминирующих видов. Термин «Ф.» применяют к животным разл. систематич. категорий (напр., орнитофауна), к животным, объединённым общностью места обитания и образа жизни (напр., почвенная Ф., солоноватоводная Ф., лесная Ф.), к животным, имеющим значение для человека (напр., Ф. сельскохозяйственных вредителей), и др. Под назв. «Фауна» составляют и издают систематич. сборники, напр. многотомная «Фауна СССР» (издаётся с 1911). Исследованием Ф. занимается фаунистика (раздел зоогеографии). Изучение любой конкретной Ф. начинается с её инвентаризации — составления возможно полного списка видов животных (совр. Ф. Земли насчитывает, вероятно, не менее 1 500 000 видов, причём ежегодно открывают и описывают ок. 10 000 новых видов). Конечный результат фаунистич. исследований — выделение на поверхности Земли соподчинённых регионов, Ф. к-рых различаются по составу и степени эндемизма видов, особенностям их истории развития и расселения (см. *Фаунистическое районирование*). Изучение Ф. имеет практич. значение при регулировании численности животных, работах по акклиматизации и по охране природы.

ФАУНИСТИ́ЧЕСКОЕ РАЙОНИ́РОВАНИЕ суши и Мирового океана, разделение поверхности Земли и отд. её территорий и акваторий на регионы, различающиеся составом и степенью эндемизма их фауны и особенностями истории её развития и расселения. Ф. р. (иногда менее точно наз. зоогеографическим) строится по иерархич. принципу: выделяются соподчинённые пространств. регионы — царства, области, провинции и др. Ф. р. суши основывается на



сходстве происхождения и, следовательно, на древности осн. характерных для региона групп животных и на распространении в нём преим. позвоночных (гл. обр. млекопитающих и птиц). Многочисл. беспозвоночные, распространение к-рых известно хуже, привлекаются лишь для характеристики отд. частей к.-л. региона. При Ф. р. учитывается также численность животного населения и его роль в жизни биоты. Суша Земли разделяется на 4 фаунистич. царства: Арктогею, Палеогею, Неогею, Нотогею. Антарктич. суша, населённая преим. животными, связанными с морем, не входит ни в одно из царств. При Ф. р. Мирового ок. приняты самостоят. системы районирования, в т. ч. для толщи воды (границы фаунистич. областей в общем совпадают с климатич. широтными поясами Земли) и для дна (выделяют фаунистич. регионы литорали и абиссали). Ф. р.— предмет биогеографии и зоогеографии.

● Гептнер В. Г., Общая зоогеография, М.— Л., 1936; Нейл У., География жизни, пер. с англ., М., 1973; Биология океана, т. 1, М., 1977, с. 219—98; Второв П. П., Дроздов Н. Н., Биогеография, М., 1978.

ФАЭТО́НОВЫЕ (Phaethontidae), семейство морских пеликанообразных. Дл. 40—48 см, не считая длинных средних рулевых перьев (дл. до 53 см). В отличие от др. птиц отряда Ф. лишены горлового мешка. Клюв жёлтый или оранжевый, конический, с зазубринами по краям. Крылья длинные, узкие. Ноги короткие, по земле Ф. передвигаются с трудом. 3 вида, на субтропич. и тропич. о-вах Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Гнездятся обычно на скалах, колониями. В кладке 1 яйцо. Питаются рыбой, кальмарами и ракообразными, к-рых добывают падая в воду с высоты 15—20 м. На кормёжку улетают в открытое море за 100 км и более от гнездовий. См. рис. 4 при ст. *Пеликанообразные*.

ФЕЙХО́А (*Feijoa*), род растений сем. миртовых. Вечнозелёные деревья или кустарники. Листья супротивные, цельные, эллиптические, с сизым опушением на ниж. стороне. Цветки пазушные, одиночные или в небольших щитковидных соцветиях. Плод — овальная ягода, с чашелистиками, остающимися на верхушке. 2 вида, в субтропиках Юж. Америки. Иногда Ф. объединяют с др. южноамериканским родом — акка (*Acca*). Ф. Селлова (*F. sellowiana*, или *A. sellowiana*) — плодовое дерево выс. до 4 м, издавна культивируемое во мн. тропич. и субтропич. странах; в Европу завезена в кон. 19 в.; в СССР — на Черномор. побережье Кавказа и Юж. берегу Крыма. Тёмно-зелёные плоды Ф. дл. 4—7 см и диам. 3—5 см очень душистые, кисло-сладкие, ценный лечебный продукт. См. рис. 3 при ст. *Миртовые*.

ФЕЛЛОГЕ́Н (от греч. phellós — пробка и gennáō — рождаю, произвожу), пробковый камбий, вторичная образоват. ткань растений; даёт начало перидерме и входит в её состав. Состоит обычно из одного слоя вакуолизированных тонкостенных паренхимных клеток, к-рые делятся и откладывают наружу клетки пробки, внутрь — феллодермы. Ф. закладывается в эпидермисе стеблей (у ивы, яблони), в субэпидермальном слое (у ясеня, бузины), в первичной коре (у смородины, лиственницы), в центр. цилиндре (у винограда), в клетках перицикла вокруг проводящих тканей в корнях (у хвойных и двудольных). Во вторичной флоэме древесных растений Ф. формирует корку. См. также *Перидерма*.

ФЕЛЛОДЕ́НДРОН, бархат (*Phellodendron*), род двудомных деревьев сем. рутовых. Выс. до 25 м. Листья непарноперистые, со специфич. запахом. Цветки мелкие, невзрачные. Плод костянковидный, чёрный. Ок. 10 видов, в Вост. Азии; в СССР — 2 вида. Ф. амурский (*P. amurense*) растёт в Приморском и Хабаровском кр.; даёт промышленную пробку, ради которой выращивается. Древесина прочная, используется в мебельной промышленности.

ФЕЛЛОДЕ́РМА (от греч. phellós — пробка и *дерма*), внутр. слой перидермы растений. Возникает вследствие деления клеток феллогена в тангентальном направлении; состоит из живых клеток, располагающихся радиальными рядами. В корнях Ф. часто разрастается, превращаясь в запасающую ткань (напр., у сосны). См. рис. при ст. *Перидерма.*

ФЕМИНИЗА́ЦИЯ (от лат. femina — женщина, самка), развитие у особи муж. пола жен. вторичных половых признаков. Ф. может наблюдаться у самцов рыб, земноводных, птиц, млекопитающих (в т. ч. у человека) в результате нарушения гормонального баланса. Экспериментально Ф. может быть вызвана у кастрированных самцов пересадкой яичника или введением жен. половых гормонов (эстрогенов). Так, пересадка яичника кастрированным петухам вызывает у них появление оперения, головного убора и полового инстинкта, характерных для курицы. У кастрированных самцов млекопитающих (крысы, обезьяны и др.) под влиянием трансплантированного яичника или введения эстрогенов развиваются молочные железы, появляется жен. половой инстинкт. Ср. *Маскулинизация.*

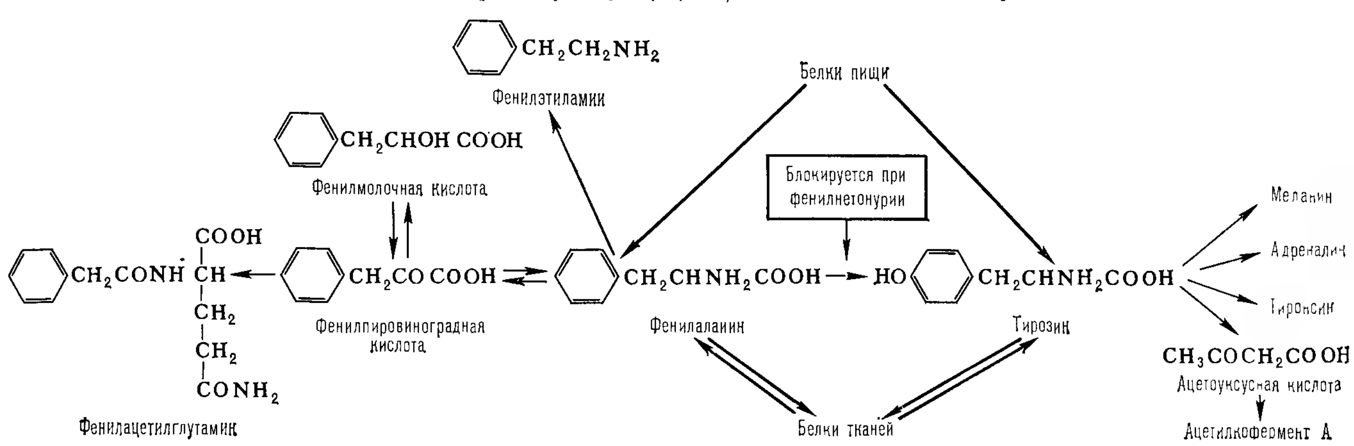
ФЕН (от греч. pháinō — являю, обнаруживаю), вариация признака, обусловленная генотипически и неподразделяемая на составные компоненты без потери качества. Термин «Ф.» употребил (считая, однако, его некорректным) В. Иогансен в 1909 для обозначения «простого» наследств. признака. Пример Ф.— качеств. и количеств. признаки гороха, с к-рыми работал Г. Мендель. Существуют Ф. также для признаков физиологических (способность или неспособность ощущать вкус фенилтиокарбамида у человека), поведенческих (выбор разной оптимальной темп-ры мышами разл. линий), биохимических (наличие или отсутствие ферментативной активности, присутствие ферментов, различающихся по первичной структуре, контролируемой разными аллелями одного гена). Генотипич. обусловленность Ф. послужила фундаментом для развития фенетики. Но поскольку фенетика не пользуется гибридологич. анализом, а большинство признаков организма контролируются мн. генами, очень часто в качестве Ф. выделяют полигенные варианты признаков (см. *Комплементарность, Полимерия*). Полигенность контроля признаков приводит к тому, что одни и те же Ф. могут появляться за счёт разл. изменений генотипа. Тем не менее, в таких случаях при рассмотрении действия генов на биохимич. уровне удаётся либо дифференцировать такие Ф., либо подразделять их на неск. новых, самостоятельных Ф.

ФЕНАКО́ДУСЫ (*Phenacodus*), род вымерших млекопитающих отр. кондилартр. Известны из нижнего эоцена Сев. Америки и Зап. Европы. Размеры средние — с тапира; хвост длинный. По общему виду Ф. были похожи скорее на хищных, чем на копытных. Передние конечности значительно короче задних. На концевых фалангах острые копыта. Ок. 10 видов. Ф.— одни из предков более поздних непарнокопытных. См. рис. 5 в табл. 6 Б.

ФЕ́НЕК (*Fennecus zerda*), млекопитающее сем. волчьих. Единств. вид рода. Похож на миниатюрную лисичку. Дл. тела 35—40, хвоста до 30 см. Уши большие (выс. до 15 см), широкие, мордочка короткая, острая. Окраска песчано-жёлтая, снизу белая. В Сев. Африке, на Синайском и Аравийском п овах. Живёт в глубоких норах, активен ночью. Рождает 2—5 детёнышей. Питается мелкими позвоночными, насекомыми (в т. ч. саранчой), плодами. Может долго обходиться без воды.

ФЕНЕ́ТИКА (от греч. pháinō — являю, обнаруживаю), раздел биологии, изучающий появление и распределение фенов. Теоретич. основа Ф.— закон гомологич. рядов в наследств. изменчивости, позволяющий предполагать наследств. обусловленность к.-л. признака (фена) у генетически не изучавшегося вида по аналогии с б. или м. отдалёнными генетически изученными формами. Геогр. распространение фенов и их комплексов изучает феногеография. С помощью методов Ф. можно выделять границы популяций и их групп, изучать структуру популяций, действие факторов эволюции, реконструировать филогенез видовых форм и т. п. Термин «Ф.» введён Н. В. Тимофеевым-Ресовским в 1973. В систематике нумерической (числовой) Ф. наз. иногда направление, основанное на придании равного значения любым признакам, используемым при построении системы.

● Яблоков А. В., Фенетика. Эволюция, популяция, признак, М., 1980; Фенетика популяций, М., 1982; Яблоков А. В., Ларина Н. И., Введение в фенетику популяций, М., 1985.



Пути обмена фенилаланина в организме человека.

ФЕНИЛАЛАНИ́Н, *L*-β-фенил-α-аминопропионовая к-та, незаменимая аминокислота. Входит в состав почти всех природных белков (кроме протаминов), встречается в организмах в свободном состоянии. Биохимич. предшественник в биосинтезе Ф. у растений и микроорганизмов — фенилпировиноградная к-та. Потребность в Ф. возрастает при отсутствии в пище тирозина. При нормальном обмене Ф. через тирозин превращается в ДОФА (диоксифенилаланин), меланины, адреналин, норадреналин и в незначит. степени переаминируется. Нарушение ферментативного гидроксилирования вследствие генетически обусловленного дефекта приводит к наследств. заболеванию — фенилкетонурии.

ФЕНОГЕНЕ́ТИКА (от греч. pháinō — являю, обнаруживаю и *генетика*), раздел генетики, изучающий действия генов в ходе развития особи. См. *Фен, Фенотип, Фенокопия.*

ФЕНОКО́ПИЯ, ненаследств. изменение фенотипа (модификация), сходное с проявлением определ. изменений генотипа (мутаций). Термин «Ф.» предложен Р. Гольдшмидтом в 1935. Как правило, Ф. является результатом действия физич. и химич. агентов на генетически нормальный (немутантный) развивающийся организм. Так, у беременных женщин, принимавших препарат талидомид, часто рождались дети с фекомелией (укороченными ластовидными руками), к-рую могут вызывать и мутантные аллели. Ф. индуцируются с высокой частотой на определённых (т. н. фенокритических) стадиях онтогенеза, причём, один и тот же агент на разных стадиях может вызывать разные Ф., а разные факторы при действии на одну и ту же стадию — одинаковые Ф. Напр., инъекция инсулина в желточный мешок эмбриона курицы на ранних стадиях обусловливает бесхвостость кур, а на более поздних стадиях способствует вылуплению цыплят с коротким верх. клювом (для обоих случаев известны соотв. мутации). У дрозофилы Ф. рецессивной мутации, обусловливающей четверокрылость, можно получить, обрабатывая личинок на ранних стадиях развития эфиром или высокой темп-рой. Т. о., причиной Ф. является нарушение нормального протекания процессов онтогенеза под действием применяемых агентов без специфич. изменения генотипа. Возможность получения Ф. указывает на дискретность процесса онтогенеза и на существование «критических» стадий действия определённых генов. Это позволяет использовать фенокопирование как метод изучения закономерностей реализации генетич. информации в ходе онтогенеза.

ФЕНОЛО́ГИЯ (от греч. phainómena — явления и ...*логия*), система знаний о сезонных явлениях природы, сроках их наступления и причинах, определяющих эти сроки. Основоположником Ф. считают Р. Реомюра, к-рый в 1735 установил зависимость сезонного развития растений от разл. метеорологич. факторов. В 1748 К. Линней предложил создать сеть наблюдат. фенологич. пунктов. В России А. Т. Болотов на протяжении 50 лет (сер. 18 — нач. 19 вв.) проводил метеонаблюдения с одновременной регистрацией отд. этапов в развитии деревьев и др. растений. Фенологич. наблюдениями занимались также К. Ф. Рулье, Н. А. Северцов, Д. Н. Кайгородов, Г. И. Танфильев и др.

При фенологич. исследованиях у растений регистрируются наступление сезонных фаз (фенофаз) развития — набухание и раскрывание почек, начало и конец цветения, полное созревание плодов и пр.; у животных — пробуждение от спячки, сезонные миграции, выход взрослых насекомых из куколок и пр. Обычно фенологич. наблюдения над растениями проводятся на специально выделенных участках, при этом используются визуальный, количественный (напр., учёт нарастания массы травостоя) и интегральный (подсчёт процента растений, вступивших в ту или иную фенофазу) методы. Ежегодные данные наблюдений оформляются в виде фенологич. спектров; ср. многолетние сроки наступления в данной местности разл. фенофаз в виде справочных таблиц и графиков-схем входят в Календарь природы. В состав «Летописей природы» включают фенологич. наблюдения, ведущиеся в заповедниках. Пространств. динамика сроков наступления тех или иных фенофаз изображается на фенологич. картах, к-рые часто помещают в комплексные или спец. геогр. атласы. Данные Ф. используют для определения оптимальных сроков посадочных или уборочных работ, при выборе растений-медоносов для пасек, древесных пород для зелёного строительства, при определении пожароопасных периодов (напр., для леса). Работой сети фенологич. станций (в СССР создана в 1924) руководит фенологич. сектор Географического об-ва СССР.

● Шульц Г. Э., Общая фенология, Л., 1981.

ФЕНОТИ́П (от греч. pháinō — являю, обнаруживаю и *тип*), совокупность всех признаков и свойств особи, формирующихся в процессе взаимодействия её генетич. структуры (генотипа) и внешней, по отношению к ней, среды. Термин «Ф.» введён В. Иогансеном в 1903. В Ф. не реализуются все генотипич. возможности, и он является лишь частным случаем реализации генотипа в конкретных условиях. Поэтому даже между однояйцовыми близнецами, имеющими полностью идентичные генотипы, можно выявить заметные фенотипич. различия, если они развивались в разных условиях. Однозначного соответствия между генотипом и Ф. нет: изменения генотипа не всегда сопровождаются изменением Ф., а изменения Ф. не обязательно связаны с изменениями генотипа. В процессе *микроэволюции* отбор идёт по Ф. особей. Тем самым в популяциях сохраняются особи либо с широкой нормой реакции, пределы к-рой определяются генотипом, либо особи нужного Ф., определяемого генотипом достаточно жёстко. При наличии в популяции особей разного генотипа отбор по Ф. приводит опосредованно к отбору по генотипу. При отсутствии генотипич. изменчивости отбор по Ф. не даёт результатов, что было продемонстрировано экспериментально В. Иогансеном в опытах по отбору в чистых линиях.

ФЕ́НХЕЛЬ (*Foeniculum*), род растений сем. зонтичных. Дву- или многолетние травы с многократно перисторассечёнными на нитевидные сегменты листьями. Цветки жёлтые, в сложных зонтиках. 5 видов, в Европе и Средиземноморье. В СССР 1 вид — Ф. обыкновенный (*F. vulgare*), встречающийся в Крыму, на Кавказе и в Ср. Азии; растёт на сухих склонах, вдоль дорог и у жилья. Ф. обыкновенный и его разновидность Ф. итальянский, или сладкий (*var. italica*), возделывают как эфирномасличные, лекарств. и пряные растения в Европе, Азии, Африке, Сев. Америке; в СССР — гл. обр. в Крыму, на Кавказе, в Ср. Азии. В пищу используют как пряность листья и плоды. Ф.— древняя культура Египта и Китая, в России выращивается с нач. 20 в.

ФЕРМЕНТАТИ́ВНЫЙ КАТА́ЛИЗ, биокатализ, избирательное ускорение химич. реакций, протекающих в живом организме, под влиянием ферментов. Основан на снижении энергетич. барьера (т. н. энергии активации) за счёт образования промежуточных комплексов фермента с субстратом. Отличается от небиол. катализа высокой эффективностью (повышение скорости реакции вплоть до 10^{10}—10^{12}-кратной), строгой избирательностью и направленностью действия (субстратной и реакционной специфичностью), а также доступностью к тонкой и точной регуляции (активность фермента может увеличиваться или уменьшаться в зависимости от условий, в к-рых протекает реакция). Эти особенности обусловлены строением и свойствами белковой молекулы ферментов. В ней содержатся уникальные по своей структуре активные центры и регуляторные участки. В активном центре происходит сближение реагирующих веществ (субстратов, кофакторов), их упорядоченная ориентация относительно друг друга и молекулы фермента, т. н. индуцированное соответствие. Последовательные превращения реагентов осуществляются в составе фермент-субстратного комплекса по энергетически выгодному пути. При Ф. к. химич. превращение может складываться из ряда промежуточных стадий. Образование первичного фермент-субстратного комплекса даёт выигрыш энергии, достаточный для ускорения процесса в целом. Представления о необходимости образования такого комплекса следовали из изучения зависимости скорости ферментативной реакции от концентрации фермента и субстрата, к-рая описывается в простейших случаях уравнением Михаэлиса — Ментен. Важную роль в Ф. к. играет *аллостерическая регуляция*. Изучение тонких механизмов Ф. к. показало, что в их основе лежат те же законы и принципы, на к-рых основаны обычные химич. реакции. Разработаны модели Ф. к. для отд. классов ферментов. Единая теория Ф. к. не разработана, т. к. механизмы протекания ферментативных реакций сложны и разнообразны, зависят от большого числа переменных величин и в ряде случаев пока не поддаются математич. описанию.

● Дженкс В., Катализ в химии и энзимологии, пер. с англ., М., 1972; Химическая энзимология. М., 1983; Биокатализ. История моделирования опыта живой природы, М., 1984.

ФЕРМЕ́НТНЫЕ Я́ДЫ, вещества разл. химич. природы, специфически тормозящие активность определ. ферментов. В низких концентрациях подавляют жизненно важные физиол. функции организма и могут использоваться в качестве ядохимикатов, отравляющих веществ и т. п. Термин «Ф. я.» используют иногда по отношению к ферментам, входящим в состав яда змей, пчёл, скорпионов и др.

ФЕРМЕ́НТЫ (от лат. fermentum — брожение, закваска), энзимы, биокатализаторы, специфич. белки, присутствующие во всех живых клетках и играющие роль биол. катализаторов. Через их посредство реализуется генетич. информация и осуществляются все процессы обмена веществ и энергии в живых организмах. Ф. бывают простыми или сложными белками, в состав к-рых наряду с белковым компонентом (апоферментом) входит небелковая часть — кофермент. Эффективность действия Ф. определяется значит. снижением энергии активации катализируемой реакции в результате образования промежуточных фермент-субстратных комплексов (см. *Ферментативный катализ*). Присоединение субстратов происходит в активных центрах, к-рые обладают сродством только к определённым субстратам, чем достигается высокая специфичность (избирательность) действия Ф. Одна из гл. особенностей Ф.— способность к направленному и регулируемому действию. За счёт этого контролируется согласованность всех звеньев обмена веществ. Эта способность определяется пространств. структурой молекулы Ф. Она реализуется через изменение скорости действия Ф. и зависит от концентрации соотв. субстратов и кофакторов, pH среды, темп-ры, а также от присутствия специфич. активаторов и ингибиторов (напр., адениловых нуклеотидов, карбонильных, сульфгидрильных соединений и др.). Нек-рые Ф. помимо активных центров имеют дополнительные, т. н. аллостерические регуляторные центры (см. *Аллостерическая регуляция*). Биосинтез Ф. находится под контролем генов. Различают конститутивные Ф., постоянно присутствующие в клетках, и индуцируемые Ф., биосинтез к-рых активируется под влиянием соотв. субстратов. Нек-рые функционально взаимосвязанные Ф. образуют в клетке структурно организованные полиферментные комплексы (как, напр., пируватдегидрогеназа). Многие Ф. и ферментные комплексы прочно связаны с мембранами клетки или её органоидов (митохондрий, лизосом, микросом и т. д.) и участвуют в активном транспорте веществ через мембраны.

По типу катализируемых ими химич. превращений Ф. в действующей международной классификации разделены на 6 классов: оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы и лигазы. Классы Ф. подразделены на подклассы и подподклассы. Каждый фермент имеет определённый шифр (индекс), содержащий 4 числа, разделённых точками. Первая цифра указывает класс, вторая — подкласс, третья — подподкласс, четвёртая — порядковый номер в данном подподклассе. Напр., шифр аргиназы 3.5.3.1 означает, что Ф. относился к классу гидролаз, подклассу Ф., действующих на непептидные C-N-связи, и подподклассу Ф., расщепляющих эти связи в линейных (нециклических) соединениях. Кроме шифра классификация и

номенклатура Ф. включает систематич. и тривиальные (рабочие) названия. Напр., систематич. назв. карбоксилиаза 2-оксокислот соответствует рабочему назв. пируватдекарбоксилаза. Известно более 2000 разл. Ф., из к-рых многие выделены из живых клеток и получены в индивидуальном состоянии. Первый кристаллич. Ф. (уреаза) выделен амер. биохимиком Дж. Самнером в 1926. Для ряда Ф. изучена последовательность аминокислот и выяснено расположение полипептидных цепей в трёхмерном пространстве. В лабораторных условиях осуществлён искусств. химич. синтез фермента рибонуклеазы. Ф. используют для количеств. определения и получения разл. веществ, для модификации молекул нуклеиновых к-т методами генной инженерии, диагностики и лечения ряда заболеваний, а также в ряде технологич. процессов, применяемых в лёгкой, пищ. и фармацевтич. пром-сти. Созданы т. н. иммобилизованные Ф., обладающие повышенной устойчивостью к денатурирующим воздействиям. См. также *Изоферменты*.

● Номенклатура ферментов (рекомендации 1972), пер. с англ., М., 1979; Фершт Э., Структура и механизм действия ферментов, пер. с англ., М., 1980; Диксон М., Уэбб Э., Ферменты, пер. с англ., т. 1—3, М., 1982; Кретович В. Л., Введение в энзимологию, 2 изд., М., 1986.

ФЕРОКА́КТУС (*Ferocactus*), род растений сем. кактусовых. Стебли шаровидные или короткоцилиндрические, выс. 0,15—3 м и диам. 20—80 см, с многочисл. рёбрами, несущими мощные прямые и крючковидные колючки. Цветки одиночные, колокольчатые, с короткой цветочной трубкой, покрытой чещуями. Ок. 30 видов, в субтропич. пустынях США (от Калифорнии до Техаса) и Мексики на выс. 150—2000 м, на известковых и вулканич. почвах и галечниках. Ф. мощный (*F. robustus*) и Ф. жёлто-зелёный (*F. flavovirens*) образуют подушки диам. до 3 м. Мн. виды выращивают в оранжереях и комнатах. См. рис. 7 при ст. *Кактусовые*.

ФЕРОМО́НЫ (от греч. phérō — несу и hormáō — привожу в движение, возбуждаю), биологически активные вещества, выделяемые животными в окружающую среду и специфически влияющие на поведение или физиол. состояние др. особей того же вида. Одним из первых в чистом виде выделен (и установлено его химич. строение) половой Ф. самки тутового шелкопряда — бомбикол (Ф. Бутенандт, 1961). Обычно Ф. секретируются специальными железами, а их восприятие осуществляется посредством хеморецепторов (у мн. животных — органами обоняния). По химич. строению Ф. весьма разнообразны и не образуют однородной группы химич. соединений (терпеноиды, стероиды, насыщенные или непредельные к-ты, альдегиды, спирты и др.). Ф. наземных животных должны обладать нек-рой минимальной летучестью, что, в частности, ограничивает их мол. массу (обычно не выше 300). Ф. активны в чрезвычайно низких концентрациях. Часто выделяемый животными Ф. представляет собой смесь неск. компонентов, каждый из к-рых в той или иной степени может обладать феромонной активностью. Ф. обычно видоспецифичны, однако известно мн. примеров, когда Ф. одного вида оказывает заметное действие на представителей др. родств. видов.

$$HO-CH_2-(CH_2)_8-CH=CH-CH=CH-(CH_2)_2-CH_3$$

Бомбикол.

$$(CH_3)_2CH-(CH_2)_4-HC\overset{O}{\frown}CH-(CH_2)_3-CH_3$$

Диспарлюр — феромон самки непарного шелкопряда.

Существуют разл. классификации и соотв. разл. терминология Ф. В зависимости от характера вызываемого эффекта различают половые Ф. (половые аттрактанты, афродизиаки), обеспечивающие встречу и узнавание особей разного пола и стимулирующие половое поведение; Ф. тревоги, следовые Ф., агрегационные Ф. (вызывают скопления большого числа особей), Ф. для мечения территории. Наиб. подробно изучены Ф. насекомых, играющие в их жизни исключительно важную роль. Так, у обществ. насекомых Ф. регулируют всю сложную систему иерархии в колонии, активность и характер деятельности каст и др. У рыб и земноводных обнаружены половые Ф. и Ф. тревоги. Пахучие выделения млекопитающих (лучше изучены Ф. грызунов, нек-рых копытных и приматов) могут влиять на половое, материнское, территориальное, агрессивное и др. формы поведения, а также на физиол. и эмоциональное состояние др. особей. У свиней половой Ф. самца выделяется слюнными железами и содержит два стероидных компонента, к-рые вызывают у самки характерную позу неподвижности.

а) R = O
б) R = OH

Компоненты феромона самца свиньи: 5α-андрост-16-ен-3-он (*а*) и 5α-андрост-16-ен-3α-ол (*б*).

Ф.— потенциально эффективные средства управления поведением животных. Половые аттрактанты и агрегационные Ф. применяются в биол. методе борьбы с насекомыми - вредителями (в качестве приманок в ловушках, агентов, нарушающих нормальную коммуникацию между полами), заменяя в ряде случаев пестициды. См. также *Кайромоны*, *Алломоны*, *Аттрактанты*.

● Барбье М., Введение в химическую экологию, пер. с франц., М., 1978; Феромоны и поведение, М., 1982; Лебедева К. В., Миняйло В. А., Пятнова Ю. Б., Феромоны насекомых, М., 1984; Pheromones and reproduction in mammals, N. Y., 1983.

ФЕРРИТИ́Н, сложный белок (металлопротеид), молекула к-рого содержит трёхвалентное железо. Присутствующий в печени, селезёнке, костном мозге и слизистой кишечника млекопитающих Ф. осуществляет запасание и мобилизацию железа в организме (Ф. и функционально связанный с ним гемосидерин содержат ок. 25% всего Fe организма). Ф. обнаружен также у беспозвоночных (моллюсков), растений и грибов. Ф.— наиб. богатое Fe соединение в живых организмах (молекула Ф. содержит ~4500 атомов Fe). В отличие от гемопротеидов Fe не входит в состав гема в Ф., а представлено железосодержащим соединением $(FeO\cdot OH)_{18}(FeO\cdot OPO_3\cdot H_2)$. Белковая часть Ф.— апоферритин — состоит из 24 идентичных субъединиц с мол. м. 18 500. Апоферритин поглощает избыток Fe, всасываемого в кишечнике и транспортируемого в печень и др. органы трансферрином. Накопленное Ф. железо используется для синтеза гемоглобинов, цитохромов и др. соединений.

ФЕРТИЛИЗИ́Н (от лат. fertilis — оплодотворяющий), вещество, выделяемое яйцами многих животных и вызывающее агглютинацию сперматозоидов. Ф. обнаружен Ф. Р. Лилли (1912) у морских ежей и в соответствии с его концепцией до последнего времени считался необходимым звеном, связывающим сперматозоид с яйцом при оплодотворении. Способствует предотвращению полиспермии. См. *Гамоны*.

ФЕРТИ́ЛЬНОСТИ ФА́КТОР, плазмида, контролирующая способность бактерии к конъюгации. Наличие Ф. ф. придаёт бактериальной клетке свойства донора (мужская клетка), отсутствие — свойства реципиента (женская клетка). Классич. пример Ф. ф.— F-фактор кишечной палочки, представляющий собой двунитевую, замкнутую молекулу ДНК с мол. м. $34\cdot10^6$—$64\cdot10^6$, включающую ок. $6\cdot10^4$ нуклеотидов, что составляет примерно 2% ДНК бактериальной хромосомы. Как и нек-рые другие плазмиды, F-фактор может находиться либо в автономном состоянии (в цитоплазме клетки), либо в интегрированном (в составе хромосомы бактерии). В первом случае при конъюгации передаётся лишь одна плазмида, во втором случае с высокой вероятностью осуществляется перенос хромосомы донора в клетку реципиента, сопровождаемый рекомбинацией и приводящий к включению генов донора в хромосому реципиента. Штаммы, содержащие Ф. ф. в интегрированном состоянии, получили назв. Hfr (от англ. high frequency of recombination — высокая частота рекомбинации). Гены Ф. ф., придающие клетке свойства донора, ранее наз. половым фактором, обозначаются как tra-гены (от англ. transfer — переносить). Помимо F-фактора к Ф. ф. относят также колициногенные факторы (Col-факторы), факторы резистентности (R-факторы) и нек-рые др. См. также *Конъюгация*, *Плазмиды*, *Сексдукция*.

ФЕРУ́ЛА (*Ferula*), род многолетних растений сем. зонтичных. Поли- или монокарпические, нередко гигантские травы выс. до 1—2 м. Листья рассечённые, прикорневые — в розетке, стеблевые часто с хорошо развитым влагалищем. Цветки жёлтые, в сложных зонтиках, образующих метельчатое соцветие. Св. 130 видов, от Средиземноморья до Центр. Азии. В СССР — ок. 110 видов, преим. в Ср. Азии, растут в пустынях, полупустынях, на сухих горных склонах. Мн. виды Ф., напр. Ф. вонючая (*F. foetida*), Ф. шаир (*F. schair*, или *F. varia*), Ф. камеденосная (*F. gumosa*) — смолоэфироносные, пряные, лекарств. и кормовые растения. Ф. мускусную (*F. moschata*, или *F. sumbul*) и ряд др. видов, содержащих в плодах эфирные масла с мускусным запахом, применяют в парфюмерии. Крахмал из корней многих Ф. пригоден в пищу, крупные листья — ценный корм для скота. 4 вида, в т. ч. Ф. мускусная и Ф. гигантская (*F. gigantea*),— редкие эндемики Ср. Азии, в Красной книге СССР.

ФЕТАЛИЗА́ЦИЯ (от лат. fetus, foetus — зародыш), способ эволюц. изменений организмов, характеризующийся замедлением темпов онтогенеза отд. орга-

нов или их систем (отрицат. *гетерохрония*) и в результате этого сохранением у взрослого организма эмбрионального состояния соотв. признаков. Напр., обилие хряща (т. е. эмбриональной скелетной ткани) в скелете совр. земноводных, хрящевой скелет совр. хрящевых рыб и круглоротых; у человека фетализированы общие пропорции черепа, форма ушной раковины, характер волосяного покрова. Ф. может затрагивать любые особенности фенотипа (морфологич., физиол., поведенческие). Она позволяет избавиться от специализир. особенностей взрослой формы, оказавшихся невыгодными для организма при изменении внеш. среды. Ср. *Педоморфоз*.

ФЕТОПРОТЕЙНЫ, белки, синтезируемые у животных и человека клетками эмбриональной печени или желточного мешка. Во внутриутробной жизни Ф. образуются клетками опухолей (напр., при первичном раке печени, тератобластоме, фиброаденоме молочной железы и миоме матки). Функция Ф. заключается, по-видимому, в транспорте эстрогенов, защите плода от материнских эстрогенов и в торможении иммунологич. ответа матери на отцовские антигены плода. По электрофоретич. подвижности различают: α_1-Ф., α_2-Ф., β-Ф. и γ-Ф. Обнаружение α_1-Ф. (АФП) имеет практич. значение в диагностике опухолей, патологии беременности и заболеваний печени. АФП — первый ассоциированный с опухолями антиген, к-рый удалось выделить в чистом виде (гликопротеид, мол. м. 60 000—70 000).

ФИА́ЛКА (*Viola*), род растений сем. фиалковых. Многолетние травы, иногда полукустарники. Листья очередные, с крупными прилистниками или в розетке. Цветки одиночные. У мн. видов наряду с хазмогамными и обычно бесплодными цветками есть клейстогамные, плодущие; пыльцевые зёрна прорастают внутри невскрывающихся пыльников, и пыльцевые трубки проникают через их стенки к рыльцу. Семена активно выбрасываются («выстреливаются») из коробочек при их подсыхании, имеют масляничстые придатки (элайосомы), распространяются муравьями. Ок. 500 видов, по всему земному шару, но гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария и Андах. В СССР — ок. 110 видов. Ф. душистая (*V. odorata*), растущая преим. в широколиственных лесах, издавна разводится как декор., иногда как эфирномасличное растение. Ф. трёхцветная, или анютины глазки (*V. tricolor*), вместе с Ф. алтайской (*V. altaica*) и европейской Ф. жёлтой (*V. lutea*) послужили, вероятно, материалом для выведения гибридной садовой Ф. Витрокка, или садовых анютиных глазок (*V. × wittrockiana*).

ФИА́ЛКОВЫЕ, порядок (Violales) и семейство (Violaceae) двудольных растений. Порядок Ф. близок к чайным и мальвовым и, вероятно, имеет общее с ними происхождение от предков диллениевых. Деревья, кустарники и травы б. ч. с очередными листьями с прилистниками. Цветки обычно обоеполые, с двойным околоцветником, в соцветиях, реже одиночные. Гинецей паракарпный. Семена б. ч. с эндоспермом. Св. 10 семейств: флакуртиевые (Flacourtiaceae), Ф., ладанниковые (Cistaceae), страстоцветные (Passifloraceae), кариковые, или папайевые (Caricaceae), тыквенные и др. В сем. Ф.— травы, реже небольшие кустарники или полукустарники, очень редко невысокие деревья. Цветки часто неправильные, со шпорцем. Завязь верхняя. Плод — б. ч. трёхстворчатая коробочка. Ок. 900 видов (22 рода), по всему земному шару, от Арктики и высокогорий до тропиков. В СССР 1 род — фиалка. Среди Ф.— декор., эфирномасличные и лекарств. растения.

ФИБРИ́ЛЛЫ (новолат. fibrilla — волоконце, ниточка), нитевидные структуры цитоплазмы, выполняющие в клетке двигательную или скелетную функции. Состоят из протофибрилл. Сократимые Ф. содержат белок — актин, специальные Ф. мышечных клеток имеют также миозин. Миофибриллы изменяют свою структуру в процессах сокращения и расслабления. Тонофибриллы (нек-рые из них содержат кератин) придают клеткам упругость и жёсткость.

ФИБРИЛЛЯ́РНЫЕ БЕЛКИ́, белки, полипептидные цепи к-рых, располагаясь упорядоченно относительно одной оси, образуют длинные волокна (фибриллы) или слои. Устойчивы к действию протеолитич. ферментов. К Ф. б. относятся осн. структурные белки соединит. ткани животных коллаген и эластин, кератины волос и роговых образований, фиброин натурального шёлка и др., придающие тканям и структурам жёсткость, прочность, эластичность. Фибриллярные белковые структуры обнаруживаются как внутри клеток (миофибриллы, кератины), так и вне клеток (коллагеновые волокна, шёлк). Конформации осн. типов Ф. б. относятся к структурам типа α-спирали (α-кератин), складчатого слоя (β-кератин, фиброин) или суперспирали (коллаген). Широкое разнообразие мол. структур Ф. б. обеспечивается также за счёт различий в упаковке цепей. Нек-рые глобулярные белки могут превращаться в фибриллярную форму (напр., при денатурации), а из Ф. б. в определённых условиях могут образовываться глобулярные структуры. См. также *Склеропротеины*.

ФИБРИ́Н, белок, образующийся из фибриногена плазмы крови под действием фермента тромбина; конечный продукт свёртывания крови, структурная основа тромба. Образуется в неск. стадий. Сначала под действием тромбина от α-цепей фибриногена последовательно отщепляются два фибринопептида А (мол. м. ок. 2000) и от β-цепей — два фибринопептида Б (мол. м. ок. 2500). Затем происходит спонтанная полимеризация образовавшихся фибрин-мономеров в сгустки, к-рые стабилизируются свёртывающим фактором XIII а в прочный фибрин-полимер, способный выполнять кровеостанавливающую функцию. Мол. аномалии фибриногена (часто врождённые) у людей приводят к нарушению одной из стадий превращения фибриногена в Ф., что нарушает свёртывание крови и проявляется кровоточивостью.

ФИБРИНОГЕ́Н, сложный белок (гликопротеид) плазмы крови, важнейший компонент системы свёртывания крови (фактор 1). Мол. м. ок. 340 000. Состоит из двух одинаковых соединённых дисульфидными связями субъединиц, каждая из к-рых представлена тремя полипептидными цепями (α, β, γ), также соединёнными между собой дисульфидными мостиками. Под действием тромбина Ф. превращается в фибрин. Биосинтез происходит преим. в клетках печени. Содержание в плазме крови здорового человека 300—500 мг%. Препараты Ф. используют в медицине.

ФИБРИНО́ЛИЗ (от *фибрин* и *...лиз*), растворение внутрисосудистых тромбов и внесосудистых сгустков фибрина под действием протеолитич. ферментов плазмы крови и форменных элементов, в первую очередь плазмина. Белки, осуществляющие Ф.,— составная часть противосвёртывающей системы организма, направленной на поддержание жидкого состояния крови.

ФИБРОБЛА́СТЫ (от лат. fibra — волокно и *...бласт*), наиб. распространённая клеточная форма соединит. ткани животных организмов. Развиваются из мезенхимы. Содержат хорошо развитый аппарат Гольджи, множество рибосом. Ф. синтезируют и секретируют осн. компоненты межклеточного вещества соединит. ткани — коллаген, эластин и мукополисахариды (глюкозаминогликаны). При патологич. состояниях Ф. участвуют в закрытии ран, развитии рубцовой ткани, в образовании соединительнотканной капсулы вокруг инородного тела. В результате дальнейшей дифференцировки Ф. превращаются в относительно неактивные зрелые клетки — фиброциты.

ФИБРОИ́Н, фибриллярный белок из группы склеропротеинов, составляющий осн. массу (ок. $^2/_3$) натурального шёлкового волокна, а также паутины. Представляет собой вязкую сиропообразную жидкость, затвердевающую на воздухе в прочную нерастворимую нить. Волокно шёлка состоит из 2 элементарных нитей Ф., окружённых оболочкой из др. белка — серицина. Ф. содержит большое кол-во глицина, аланина, серина, тирозина. Вторичная структура Ф. (типа складчатого слоя) образуется за счёт антипараллельного расположения пептидных цепей и поддерживается межмол. водородными связями.

ФИЗА́ЛИС (*Physalis*), род растений сем. паслёновых. Особенность Ф.— наличие вздутой чашечки — «фонарика», замыкающего плод-ягоду. Ок. 100 видов, в тропиках и субтропиках преим. в Америке. В культуре 3 вида, возделываемые гл. обр. в Мексике, Юж. Америке, Австралии и в Юж. Африке. В СССР (в Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии) выращивают Ф. клейкоплодный, или мексиканский томат (*P. ixocarpa*), и Ф. опушённый, или земляничный (*P. pubescens*), плоды к-рых идут в пищу. Размножают семенами и рассадой. Чашечка при плодах Ф. обыкновенного (*P. alkekengi*) большая, ярко-оранжевая или красная, благодаря чему растения используют как декоративные.

ФИЗИОЛОГИ́ЧЕСКИЕ РИ́ТМЫ, периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера процессов, протекающих внутри клетки, органа, целого организма. Ф. р. являются основой большинства биол. ритмов. Примерами Ф. р. являются ритмич. активность нейронов и мозга, сокращения желудка и перистальтика кишечника, ритмы дыхательных движений и сердечных сокращений, ритмы деления клеток, эстральный и менструальный циклы и т. д. Большинство физиол. процессов имеет ритмич. характер с периодом от миллисекунд до месяцев и более. Ф. р. у каждого индивидуума на определённой стадии онтогенеза имеет б. или м. устойчивый средний период (напр., частота пульса). Однако в зависимости от внеш. условий и состояния организма как период, так и амплитуда и фаза Ф. р. могут существенно изменяться. Высокочастотные Ф. р. модулируются более низкочастотными (многочасовыми, суточными, годичными) и вместе составляют ритмич. систему организма.

● Коштоянц Х. С., Основы сравнительной физиологии, т. 2, М., 1957; см. также лит. к ст. *Биологические ритмы.*

ФИЗИОЛО́ГИЯ (от греч. phýsis — природа и ...*логия*), наука, изучающая процессы жизнедеятельности (функции) животных и растит. организмов, их отд. систем, органов, тканей и клеток.

Физиологию человека и животных разделяют на неск. тесно связанных между собой дисциплин. Общая Ф. исследует природу процессов, общих для организмов разл. видов, а также общие закономерности реакции организма и его структур на воздействие внеш. среды (напр., электрофизиология изучает электрич. явления в организме, Ф. развития — закономерности видового и индивидуального развития функций, экологич. Ф.— основы адаптационных приспособлений к разл. условиям существования). Ф. отд. классов и групп (напр., с.-х. животных, птиц), отд. органов (напр., печени) или систем (напр., нервной) является предметом исследования частной специальной Ф. Функциональные особенности организма человека в специфич. условиях жизнедеятельности изучает прикладная Ф. (авиац. Ф., космич. Ф., подводная Ф., Ф. труда и др.). Спец. физиол. дисциплиной является патологическая Ф., к-рая в отличие от нормальной Ф. выясняет закономерности развития и течения патологич. процессов в организме.

Первые данные о физиол. функциях (дыхания, пищ варения и др.) относятся к древности. Однако вплоть до 18 в. Ф. развивается как часть анатомии и медицины. Рождение Ф. как науки связывают с работами У. Гарвея, описавшего работу сердца и циркуляцию крови в организме (1628). Уже на первом этапе становления в Ф. используются идеи и методы механики, физики и химии. Ведущими достижениями Ф. 17—18 вв. явились открытие рефлекторного принципа деятельности организма (Р. Декарт), изучение механизма дыхательных движений и принципов движения крови (Дж. Борелли), анализ лучепреломления глазных сред (К. Шейнер), формирование представлений о химич. сущности процессов дыхания (А. Лавуазье) и пищеварения (Р. Реомюр, Л. Спалланцани), открытие биоэлектрич. явлений (Л. Гальвани). К 1-й пол. 18 в. относится начало развития Ф. в России.

Для развития Ф. в 19 в. определяющее значение имели открытия в органич. химии, доказательство закона сохранения и превращения энергии, клеточная и эволюц. теории. Значит. роль сыграли также достижения в физике, создание новых приборов и разработка эксперим. методов (К. Людвиг). Происходит полное отделение Ф. от анатомии, формируются самостоят. разделы Ф. (напр., нейрофизиология, эндокринология, физиол. химия). Наиб. крупные успехи Ф. этого столетия — установление нервного механизма регуляции функций внутр. органов, создание рефлекторной теории нервной деятельности (Ф. Мажанди, К. Бернар, И. Миллер, И. М. Сеченов и др.) и установление нервного механизма регуляции функций внутр. органов, исследование механизмов секреции, всасывания, выделения (Р. Гейденгайн), разработка основ теории зрения и слуха (Г. Гельмгольц) и др. Существенный вклад в развитие Ф. внесли русские физиологи: Ф. В. Овсянников (открыл сосудодвигат. центр), Н. Е. Введенский (развил представления о роли частоты импульсации в нервной деятельности), И. М. Сеченов (анализировал газовый состав крови). На рубеже 19 и 20 вв. мировую известность получили труды И. П. Павлова, поставившего на науч. основу Ф. пищеварения, открывшего условный рефлекс и создавшего учение о высшей нервной деятельности. Развитие Павловым представлений о ведущей роли нервной системы в регуляции функций живого организма обусловило выбор осн. направления исследований в русской и советской Ф. Русские физиологи положили начало изучению физиол. основ психики.

20 в. отмечен рядом открытий в области Ф. внутр. органов, в установлении закономерностей эволюции функций и физиол. механизмов поведения; создано учение о вегетативной нервной системе (Дж. Ленгли), сформулировано представление о гомеостазе (У. Кеннон), исследованы адаптационно-трофич. функции симпатич. нервной системы (Л. А. Орбели), создано учение о доминанте (А. А. Ухтомский), установлены осн. принципы интегративной функции мозга (Ч. Шеррингтон), получила развитие мембранная теория возбуждения (А. Ходжкин, А. Хаксли и др.) и др.

Развитию совр. Ф. способствуют как новые теоретич. концепции, так и развитие и усовершенствование методов, основанных на достижениях физики, радиотехники и электроники. Перед совр. Ф. стоят задачи исследования мол. механизмов разл. функций, изучение принципов передачи и переработки информации в сенсорных системах, центр. механизмов регуляции вегетативных функций и нейронных механизмов психич. деятельности и т. д. Совр. Ф. использует данные физики, кибернетики и математики. Физич. и химич. закономерности протекающих в организме процессов исследуются совместно с биохимией, биофизикой и бионикой. Традиционно Ф. связана с морфологич. науками (анатомия, гистология, цитология) и медициной, использует данные общей биологии, эволюц. учения и эмбриологии. Ф. высшей нервной деятельности тесно связана с этологией, психологией и педагогикой. Ф. с.-х. животных имеет большое значение для решения мн. проблем ветеринарии, животноводства и зоотехники.

● Коштоянц Х. С., Очерки по истории физиологии в России, М.— Л., 1946; его же, Основы сравнительной физиологии, т. 1—2, М.— Л., 1951—57; Шмидт-Ниельсен К., Физиология животных. Приспособление и среда, пер. с англ., кн. 1—2, М.. 1982; Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 1—3, М., 1977—78; Очерки истории физиологических наук в СССР. Истоки и особенности развития, Л., 1984; Основы физиологии, пер. с англ., М., 1984; Физиология человека, пер. с англ., т. 1—4, М., 1985—86.

Физиология растений первоначально развивалась как составная часть ботаники. Начало экспериментальной Ф. растений было положено опытами Яна ван Гельмонта по питанию растений (1-я пол. 17 в.). Осн. этапы её дальнейшего развития связаны с открытием фотосинтеза (кон. 18 в.— Дж. Пристли, Ж. Сенебье), изучением ростовых движений — тропизмов (Ч. Дарвин и др.), разработкой теории минерального (почвенного) питания растений (2-я пол. 19 в.— Ю. Либих, Ж. Буссенго). В кон. 19 — нач. 20 вв. началось интенсивное изучение механизмов дыхания растений (В. Палладин, А. Бах). Основатели отечественной Ф. растений — А. С. Фаминцын (фундаментальные исследования обмена веществ и энергии у растений) и К. А. Тимирязев (исследование роли хлорофилла в фотосинтезе, обоснование космич. роли зелёных растений). Достижения Ф. растений в СССР связаны с трудами С. П. Костычева (биохимия растений, экологич. физиология), Н. А. Максимова (водный режим растений, физиология засухо- и морозоустойчивости), Д. А. Сабинина (функциональная роль корней, физиология роста и развития), А. Л. Курсанова (интеграция функциональных систем в растительном организме, транспорт ассимилятов), А. А. Ничипоровича (теория фотосинтетич. продуктивности), М. Х. Чайлахяна (гормональная теория онтогенеза, регуляция цветения), Р. Г. Бутенко (морфогенез в культуре изолированных клеток и тканей). Методология Ф. растений основана на представлении о растит. организме как сложной саморегулируемой системе, включающей иерархию разных структурных уровней — от целого растения до макромолекул. Познание физиол. функций осуществляется изучением простых уровней организации с последующей интеграцией данных при рассмотрении физиол. систем возрастающей сложности. Наряду с классич. методами исследований (полевой и вегетативный, водные культуры и др.) Ф. растений использует методы физико-химич. биологии, метод культуры клеток и тканей, на к-ром основана клеточная биотехнология, и др. Осн. разделы Ф. растений — фотосинтез и транспорт веществ, дыхание и обмен вторичных соединений, почвенное (корневое) питание, водный обмен, рост и развитие, устойчивость, физиология иммунитета.

● Либберт Э., Физиология растений, пер. с нем., М., 1976; Новые направления в физиологии растений, М., 1985; Encyclopedia of plant physiology, v. 1—16, B.— [u. a.], 1975—83; Advanced plant physiology, L., 1984.

ФИЗОСТИГМИ́Н, эзерин, алкалоид, производное индола. Содержится в семенах (т. н. калабарских бобах) африканского растения физостигма ядовитая (*Physostigma venenosum*) сем. бобовых. Ф. ингибирует фермент холинэстеразу, вызывая в организме действие, внешне сходное с эффектами ацетилхолина и холиномиметич. средств (сужение зрачка, замедление сердцебиения, усиление сокращения матки, перистальтики желудка, кишечника и т. д.). Стабилизация ацетилхолина Ф. позволила открыть ацетилхолин, выделяющийся на окончаниях парасимпатич. нервов, и установить факт химич. передачи нервного импульса. Ф.— одно из противоядий при отравлениях атропином, кураринами.

ФИКОБИЛИ́НЫ, пигменты красных водорослей и цианобактерий (фикоэритрины — красные, фикоцианины — синие). По химич. природе — белки из группы хромопротеидов, в состав небелковой части к-рых входят хромофоры билины — аналоги жёлчных к-т. В клетках локализованы в особых частицах — фикобилиносомах. Поглощают излучение в зелёной области спектра, где поглощение хлорофиллом незначительно. Участвуют в фотосинтезе в качестве сопровождающих пигментов, доставляя поглощённую энергию света к молекулам хлорофилла.

ФИКОБИО́НТ (от греч. phýkos — водоросль и *бионт*), водорослевый компонент таллома лишайника. Может быть представлен синезелёными, зелёными, редко желтозелёными и бурыми водорослями. Большинство из них встречаются в сво-

бодноживущем состоянии, нек-рые известны только в виде Ф. лишайников. Наиб. распространённый Ф.— одноклеточная зелёная водоросль требуксия (*Trebouxia*), являющаяся Ф. почти половины всех известных лишайников.

ФИКОМИ́ЦЕС (*Phycomyces*), род низших грибов порядка мукоровых (Mucorales) класса зигомицетов. Спорангиеносцы одиночные, дл. до 30 см, кутинизированные, с металлич. блеском, обладают положит. фототропизмом. Спорангии крупные, с расплывающейся при созревании оболочкой, содержат до 70 тыс. спор. 3 вида, распространены широко. Развиваются в почве, на конском навозе. Используются (особенно *P. blakesleeanus*) в микробиол. пром-сти для получения β-каротина, в генетич., биохимич. и др. исследованиях.

ФИКОМИЦЕ́ТЫ (Phycomycetes), ранее выделявшийся класс низших грибов. Объединял 2 подкласса: оомицеты и зигомицеты, к-рые в совр. систематике рассматриваются как самостоят. классы.

ФИКОЦИАНИ́НЫ, синие пигменты из группы фикобилинов, содержащиеся в синезелёных водорослях (цианобактериях) и красных водорослях. Мол. м. 134 000—273 000. Белковая часть молекулы состоит из неск. субъединиц, содержащих по 2—4 хромофорные группы, спектр к-рых зависит от характера четвертичной структуры белка. Сопровождающие фотосинтетич. пигменты, участвуют в поглощении энергии света и её передаче на хлорофилл.

ФИКОЭРИТРИ́НЫ, красные пигменты из группы фикобилинов, содержащиеся в клетках красных и синезелёных водорослей (цианобактерий). Три вида Ф., обозначаемых лат. буквами Р, В и С, различают по спектру поглощения с максимумами в области 500—570 нм. Мол. м. 72 000—300 000. Белковая часть хромопротеида состоит из неск. субъединиц, несущих по 2—4 хромофорные группы, ответственные за окраску органич. соединения. Ф.— дополнит. фотосинтетич. пигменты; поглощают и передают энергию света на осн. фотохимически активный пигмент — хлорофилл.

ФИКСА́ЦИЯ ФАЗ (позднелат. fixatio, от лат. fixus — прочный, закреплённый), тип эволюц. изменений органов, при к-ром одна из периодически повторяющихся фаз активной функции органа предков становится единств. фазой функции этого органа у потомков. Ф. ф. обычно связана с интенсификацией гл. функции органа. Сам орган при этом перестраивается. Напр., у стопоходящих млекопитающих (медведи) опора на пальцы является последней фазой опоры при ходьбе и единственной — при беге, а у пальцеходящих (кошачьи) эта фаза стала единственной и при ходьбе, и при беге, что увеличило скорость передвижения животных.

ФИ́КУС (*Ficus*), род растений сем. тутовых. Вечнозелёные, реже листопадные деревья и кустарники, иногда лианы. В тропич. лесах крупные, иногда гигантские деревья, нередко с досковидными корнями у основания. Многие Ф. образуют воздушные корни, к-рые могут так плотно оплетать ствол дерева-хозяина, что оно гибнет (т. н. Ф.-удушители). У нек-рых видов, напр. у баньяна, придаточные корни сильно утолщаются, приобретая вид стволов. Все Ф. содержат млечный сок, к-рый иногда, как у Ф. каучуконосного (*F. elastica*), богат каучуком, не имеющим, однако, пром. значения. Цветки в соцветиях — сикониях (округлой или грушевидной формы, внутри полые, на верхушке с отверстием, внутри полости мелкие, б. ч. однополые цветки), нередко развивающихся непосредственно на стволах или ветвях (каулифлория). 800—1000 видов, в обоих полушариях, преим. во влажных тропич. лесах Юж. Азии. Опыление — перепончатокрылыми сем. агаонид. У нек-рых Ф. опыление и образование соплодий происходит под землёй. Ряд видов (инжир, сикомор) — со съедобными соплодиями. Мн. Ф. дают ценную древесину, нек-рые служат растениями-хозяевами лакового червеца; декор. растения (в т. ч. комнатные).

ФИЛАМЕ́НТЫ (от позднелат. filamentum — нитевидное образование, нить), общее назв. внутриклеточных цитоплазматич. фибриллярных (нитеподобных) белковых структур. Электронно-микроскопически различают 3 класса Ф: *микрофиламенты*; толстые Ф.— миозиноподобные, участвующие в сокращении мышц, диам. 10—25 нм; средние, или промежуточные, Ф. диам. 10 нм, образованные разл. белками (напр., прекератин, виментин, десмин) в клетках разных тканей; они не способны к сокращениям. Промежуточные Ф. из прекератина характерны для эпителиальных клеток и часто образуют плотные пучки; в клетках соединит. ткани они состоят из виментина и располагаются довольно рыхлой сетью в цитоплазме. Их функциональная роль в большинстве случаев не известна. В нейронах средние Ф. (т. н. нейрофиламенты) участвуют в аксонном транспорте.

ФИЛЕТИ́ЧЕСКАЯ ЭВОЛЮ́ЦИЯ (от греч. phylē — род, племя), эволюция группы организмов, характеризующаяся прогрессирующим приспособлением особей последоват. поколений под действием направленного (или движущего) отбора. Термин «Ф. э.» предложен Дж. Г. Симпсоном (1944). При Ф. э. генофонд данного вида изменяется как целое, без обособления дочерних видов (т. е. без *дивергенции*). В результате Ф. э. возникает единств. неветвящаяся филетич. линия в виде непрерывного ряда последоват. во времени групп (популяций, видов), каждая из к-рых является потомком предшествующей группы и предком последующей.

ФИ́ЛИНЫ (*Bubo*), род совиных. Дл. 30—72 см. Перьевые «ушки» хорошо выражены, пальцы оперены. 12 видов, на всех материках, кроме Австралии и Антарктиды. Обыкновенный Ф. (*B. bubo*) распространён в Евразии и Сев. Африке, в СССР — до сев. границы лесов (кроме Камчатки). Дл. тела 46—72 см. Населяет глухие места в лесах, степях, пустынях, горах; образ жизни оседлый и кочевой, близости человека избегает. Везде редок. Голос — «уханье» и «хохот». Гнёзда на земле, среди скал, иногда на деревьях в старых гнёздах др. крупных птиц. В кладке 2—6 яиц. Питается разл. животными (от зайцев, уток, тетеревов до мышевидных грызунов и мелких птиц). См. рис. 5 при ст. *Совообразные*.

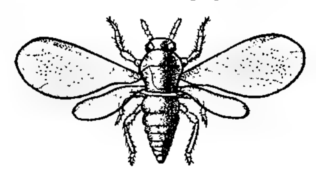
...ФИЛ, ...ФИЛИ́Я (от греч. philéō — люблю, philía — дружба, любовь, склонность), часть сложных слов, означающая любовь, наклонность, расположение к чему-либо (напр., *криофилы, базофилия, гидрофилия*).

...ФИЛЛ (О)... (от греч. phýllon — лист), часть сложных слов, означающая лист, похожий на лист, имеющий отношение к листьям, листве (напр., *спорофилл*).

ФИЛЛО́ДИЙ (греч. phyllṓdēs — листовидный, от *филло...* и éidos — вид), уплощённый черешок листа в виде листовой пластинки. Отличается ксероморфным строением и обычно ориентирован ребром к солнцу. Свойствен преим. растениям засушливых областей (напр., австралийским акациям). В онтогенезе таких растений листовые пластинки редуцируются, а черешки превращаются в Ф., к-рые становятся осн. органом фотосинтеза.

ФИЛЛО́ИД (от *филло...* и греч. éidos — вид), микрофилл, лист высших растений (плауновидных, моховидных) энационного происхождения (вырост поверхностных тканей). Проводящие пучки в них идут из стебля, не образуя листовых прорывов (лакун). Иногда Ф. наз. вегетативные теломы, часто — листовидные лопасти водорослей (напр., ламинарии).

ФИЛЛОКСЕ́РЫ (Phylloxeridae); семейство насекомых подотр. тлёвых. Дл. 0,5—7 мм. Крылатые и бескрылые, двудомные и однодомные формы. Самка откладывает только одно яйцо. Ок. 60 видов; в СССР — 9 видов, в юго-зап. р-нах, на Кавказе. Обитают на листв. породах деревьев, многочисленны на дубах, американском орехе, виноградной лозе. Широко известна виноградная Ф. (*Viteus vitifolii*), высасывающая соки клеток корней и листьев виноградной лозы.



Филлоксера виноградная, крылатая форма.

ФИЛЛО́М (от *филл...*), боковой орган побегов высших растений. Это — вегетативные листья, спорофиллы и все боковые части цветка. Вегетативные листья и спорофиллы возникли одновременно, имеют общее происхождение; в процессе эволюции развивались параллельно, независимо друг от друга. Термин ввёл К. Негели (1884).

ФИЛЛОМЕДУ́ЗЫ (*Phyllomedusa*), род бесхвостых земноводных сем. квакш. Дл. 2—11 см. У Ф., приспособленных к жизни на деревьях, узкое тело, обычно зелёное сверху, короткий тупой нос, хватательные лапы (первый палец передних и задних конечностей может противопоставляться остальным), пальцы без плават. перепонок и концевых, способствующих прилипанию, дисков. Ок. 30 видов, в Центр. и Юж. Америке. Обитают в кроне высоких деревьев, хорошо лазают по тонким ветвям и листьям; на землю не спускаются. Активны ночью и в сумерки. Питаются насекомыми, хватая их длинным липким языком. Самка откладывает ок. 100 яиц в свёрнутые листья или между 2—3 листьями, к-рые склеиваются в «гнездо» студенистыми оболочками яиц, обычно на деревьях, растущих по берегам водоёмов. Кладка яиц напоминает медузу в листе (отсюда назв.). Развитие идёт быстро: на 6—7-е сутки вылупляются прозрачные головастики, к-рые падают в воду, где завершается их развитие.

ФИЛЛОФО́РА (*Phyllophora*), род флоридеевых водорослей. Слоевища выс. до 50 см, с плоскими ветвями. У нек-рых видов спорофиты развиваются на гаметофитах в виде небольших выростов. Ок. 15

видов, в холодных и умеренных морях. В СССР — 5 видов. Используются для получения агарообразного вещества — филлофорана. См. рис. 6 в табл. 9.

ФИЛОГЕНЕ́З (от греч. phу́lon — род, племя и ...*генез*), филогения, историч. развитие мира живых организмов как в целом, так и отд. таксономич. групп: царств, типов (отделов), классов, отрядов (порядков), семейств, родов, видов. Термин Ф. введён Э. Геккелем (1866). Раздел биологии, изучающий Ф. и его закономерности, наз. филогенетикой. Исследование Ф. и реконструкция его необходимы для развития общей теории эволюции и построения естеств. системы организмов; выводы филогенетики важны также для историч. геологии и стратиграфии. Геккель предложил использовать для исследования Ф. метод тройного параллелизма — сопоставление данных палеонтологии, сравнит. анатомии и эмбриологии. Ныне в филогенетике всё шире используются данные генетики, биохимии, мол. биологии, этологии, биогеографии, физиологии, паразитологии. Ф. большинства групп имеет характер адаптивной радиации. Графич. изображение Ф.— родословное (или филогенетич.) древо. Осн. движущая сила, определяющая адаптивный характер филогенетич. преобразований организмов,— естеств. отбор. Конкретные направления Ф. ограничиваются исторически сложившимися особенностями генетич. системы, морфогенеза и фенотипа каждой конкретной группы. Любые филогенетич. преобразования происходят посредством перестройки онтогенезов особей; при этом приспособит. ценность могут иметь изменения любой стадии индивидуального развития. Т. о., Ф. представляет собой преемственный ряд онтогенезов последоват. поколений. Ф. разл. групп организмов изучен неравномерно, что определяется разной степенью сохранности ископаемых остатков, древностью данной группы и т. д. Наиб. известен Ф. позвоночных (особенно высших групп), из беспозвоночных — Ф. моллюсков, иглокожих, членистоногих, плеченогих. Плохо изучен Ф. прокариот и низших растений. Дискуссионной остаётся проблема происхождения разл. типов организмов и взаимоотношений между ними.

ФИЛЬТРА́ТОРЫ, водные животные, питающиеся мелкими организмами планктона или взвешенными органич. частицами (детритом), отцеживаемыми из воды. Активные Ф. создают ток воды через спец. приспособления для фильтрации: решетчатый фильтр у аппендикулярий, жабры мн. двустворчатых моллюсков, лофофоры плеченогих и мшанок, ножки усоногих и листоногих раков, ротовые придатки веслоногих раков, жаберные тычинки нек-рых рыб, пластины китового уса усатых китов и т. д. Пассивные Ф. расставляют в текучих водах своеобразные ловчие сети (венчик перистых лучей морских лилий, пучки щетинок на верх. губе личинок комаров, ловчие воронки личинок мошек и др.). Ф., к к-рым относятся многочисл. представители мор. и пресноводной фауны, участвуют в процессах самоочищения загрязнённых вод (только планктонные мор. веслоногие раки *Calanus* за неск. лет способны профильтровать воды всего Мирового ок., т. е. примерно 1,37 млрд. км³). Многие активные Ф., обитающие на дне, способствуют осаждению из воды взвешенных частиц, т. е. одновременно являются и седиментаторами.

ФИЛЭМБРИОГЕНЕ́З (от греч. phу́lon — род, племя, émbryon — зародыш и ...*генез*), эволюц. изменение хода индивидуального развития (эмбриогенеза) организмов. Термин ввёл А. Н. Северцов (1910). Осн. положением учения о Ф. является представление о первичности онтогенетич. изменений по отношению к филогенетическим. Путём Ф. происходят филогенетич. изменения как взрослого организма, так и на промежуточных и начальных стадиях его развития. В зависимости от времени возникновения и характера эволюц. преобразований различают модусы (способы) Ф.: *анаболию, девиацию, архаллаксис*. Посредством модусов Ф. может происходить как усложнение строения и функций организмов, так и упрощение их строения и функций вследствие приспособления к новым, менее разнообразным условиям существования, напр. при паразитизме.

ФИ́МБРИИ (от лат. fimbriae — бахрома), нитевидные и трубчатые придатки, расположенные на полюсах, латерально или по всей поверхности клеток нек-рых видов бактерий. Одни типы Ф. представлены ворсинками (диам. 25 нм, дл. до 12 мкм), состоящими из гидрофобного белка, другие — волосками (диам. 2—5 нм, дл. 0,01—10 мкм и больше) полисахаридной природы, третьи — копуляционными Ф. (пили). Ф. отличаются от жгутиков прямой или слабоизогнутой (но не спиралевидной) формой и химич. составом. Встречаются у жгутиковых и безжгутиковых форм. Участвуют, повидимому, в передаче генетич. материала из одной клетки в другую (пили), в прикреплении клеток к почвенным частицам, органич. остаткам и др. поверхностям.

ФИНАЛИ́ЗМ (от лат. finalis — конечный, являющийся целью), составная часть многих эволюц. концепций, постулирующих строго запрограммированный характер органич. эволюции, идущей к определ. цели. Финалистич. идеи занимают центр. место в ламаркизме, номогенезе, разл. телеологич. и теологич. концепциях эволюции.

● Назаров В. И., Финализм в современном эволюционном учении, М., 1984.

ФИНВА́Л, сельдяной кит (*Balaenoptera physalus*), млекопитающее сем. полосатиков. Дл. до 27,3 м. Спина тёмно-серая, брюхо белое. На брюхе 70—90 полос. Пластины китового уса серо-голубые, выс. до 70 см, ок. 360 пар. Распространён от Арктики до Антарктики, в тропиках редок; в СССР — в дальневост. морях, очень редко — в Баренцевом м. Дл. новорождённого 5—6,5 м. Гл. объект китобойного промысла в 20 в. Численность Ф. сокращается. Промысел почти везде запрещён Международной конвенцией. В Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 3 в табл. 39.

ФИ́НИКОВАЯ ПА́ЛЬМА, феникс (*Phoenix*), род пальм. Стволы с остатками листовых черешков, на вершине — густая крона перистых листьев. Цветки однополые (растения двудомные), ветроопыляемые, в метельчатых соцветиях. Плод — ягода с твёрдым семенем, у нек-рых видов съедобная. 17 видов, в тропиках и субтропиках Африки и Азии. Растут в засушливых областях, вблизи рек, в оазисах, на болотах, образуют густые заросли в зоне мангров, напр. Ф. п. мангровая (*P. paludosa*). Собственно Ф. п. (*P. dactylifera*) — древнейшее культурное растение засушливых субтропич. областей Африки и Азии; в культуре с 4-го тыс. до н. э., в Шумере, Ассирии, Вавилоне, Др. Египте. В диком виде неизвестна. Стволы прямые, выс. до 15—20 м, диам. 80 см, у основания образуют отпрыски. Листья дл. 4—6 м. Корневая система глубокая, достигает грунтовых вод, благодаря чему Ф. п. растут в самых жарких и засушливых местах. Выращивают в Сев. Африке, на Аравийском п-ове, в Ираке, Иране, Афганистане, Пакистане. Плоды (финики) служат пищей (часто основной) местному населению; предмет экспорта. Из сока стволов готовят вино, выпаривают сахар. Благодаря Ф. п. стало возможным оазисное земледелие (даёт тень для др. культур). В СССР Ф. п. разводят с 1939 в Туркмении. Мн. виды как декоративные выращивают на Черномор. побережье Кавказа, напр. Ф. п. канарскую (*P. canariensis*), Ф. п. отклонённую (*P. reclinata*), в оранжереях — Ф. п. Робелена (*P. robelenii*) и др.

ФИ́ННА, финка (нем. Finne), личинка ленточных червей. Паразитирует в промежуточном хозяине (беспозвоночные и позвоночные). Развивается из *онкосферы*, имеет вид пузыря, в полость к-рого ввёрнута одна или неск. сформированных головок червей, развивающихся в окончат. хозяине (позвоночные животные или человек) во взрослые формы. Разл. группам ленточных червей соответствуют свои разновидности Ф. См. *Ценур, Цистицерк, Цистицеркоид, Эхинококк*.

ФИСТА́ШКА (*Pistacia*), род невысоких листопадных или вечнозелёных древесных растений сем. анакардиевых. Листья простые, тройчатые или перистые. Цветки однополые (растения, как правило, двудомные), собраны в метёлки. Плод — костянка. Ок. 20 видов, в Средиземноморье, Зап., Ср. и Вост. Азии, Сев.-Вост. Африке и Центр. Америке. В СССР — Ф. настоящая (*P. vera*), растущая в низкогорьях Ср. Азии, и Ф. туполистная, или кевовое дерево (*P. mutica*), образующая редкостойные леса на Юж. берегу Крыма. Ф. настоящая — многоствольное листопадное дерево (реже кустарник), используемое как и нек-рые др. виды в качестве орехоплодной культуры. Растёт медленно, в течение всей жизни. Живёт 300—400 (иногда 700) лет. Древняя культура (в Средиземноморье известна 2 тыс. лет); в СССР её выращивают в Ср. Азии, Закавказье и Крыму. Кора и древесина кевового дерева содержат смолу, к-рая используется для жевания под назв. кевы.

...ФИТ(О)... (от греч. phytón — растение), часть сложных слов, указывающая на отношение их к растениям или науке о растениях — ботанике (напр., *гаметофит, фитоценология*).

ФИТОГОРМО́НЫ (от *фито...* и *гормоны*), гормоны растений, органич. вещества, вырабатываемые специализир. тканями высших растений и действующие в ничтожно малых кол-вах как регуляторы и координаторы онтогенеза. Известны 5 типов Ф., для к-рых установлено химич. строение и в осн. чертах выяснен механизм регуляторного действия: ауксины, гиббереллины, цитокинины (стимуляторы), а также абсцизовая к-та и этилен (ингибиторы). Имеются данные о существовании у высших растений и др. типов Ф., напр. фактора цветения (флоригена); в регуляции роста и развития принимают участие фрагменты клеточной стенки — олигосахарины. Признаки Ф.: способность перемещаться от места образования к месту действия; регуляторное влияние на биосинтез ферментов и др. белков (для нек-рых

физиол. процессов доказано, что биосинтез необходимых ферментов индуцируется вызываемой Ф. дерепрессией соотв. генов); универсальное распространение среди высших растений. По сравнению с гормонами животных специфичность Ф. выражена слабее. Хотя каждый тип Ф. может проявить специфич. активность в тщательно выбранном биотесте, обычно все типы Ф. сильно перекрываются по своей активности и затрагивают почти каждый аспект развития: деление и растяжение клеток, дифференциацию, органогенез, рост стебля, листьев, корней и плодов, образование цветков, увядание, покой почек и семян, коррелятивный рост, ответную реакцию на водный стресс и т. п. Взаимодействие Ф. при обработке им интактного растения может иметь как синергич., так и антагонистич. характер. На разных стадиях развития у растения не только изменяется содержание тех или иных Ф. в отд. органах, но и чувствительность этих органов к разл. Ф. Помимо 5 осн. типов Ф. в высших растениях обнаружено большое число регуляторов роста растений негормональной природы. Нек-рые из них (напр., фенольные к-ты — ингибиторы оксидазы β-индолилуксусной к-ты) могут влиять на метаболизм Ф., подавляя ферменты, участвующие в биосинтезе и деградации Ф. Функц. и химич. аналоги Ф. обнаружены и у низших растений.

● Дерфлинг К., Гормоны растений, пер. с нем., М., 1985; Элберсгейм П., Дарвилл А., Олигосахарины, «В мире науки», 1985, № 11.

ФИТОЛЕ́ЙМЫ (от *фито...* и греч. léimma — остаток), обугленные или слабо изменённые остатки ископаемых растений, иногда сохраняющие клеточное строение; разновидность *фоссилий*.

ФИТОМА́ССА (от *фито...* и масса), суммарная масса всех растительных организмов, к.-л. их группы или отдельных растений в любом природном сообществе. Ф. выражают в тех же единицах, что и биомассу. В наземных сообществах Ф., как правило, больше зоомассы. В водных пелагич. экосистемах Ф. относительно мала, т. к. представлена гл. обр. фитопланктоном, к-рый благодаря быстрому росту и размножению образует продукцию, достаточную для питания значит. массы более крупных организмов, обладающих меньшей скоростью обмена веществ. См. также *Биомасса*.

ФИТОМАСТИГИ́НЫ, растительные жгутиконосцы (Phytomastigina, или Phytomastigophorea), класс простейших подтипа жгутиконосцев. Несколько тысяч видов. Гл. обр. окрашенные свободноживущие одиночные и колониальные организмы. Содержат в хлоропластах хлорофилл и др. пигменты, способны к фотосинтезу; типичные автотрофы. Есть виды (ночесветка), вторично утратившие хлорофилл и перешедшие к гетеротрофному питанию. Нек-рые виды эвглен в темноте легко обесцвечиваются и переходят от автотрофного к гетеротрофному питанию. Резервные питат. вещества — гл. обр. крахмал и близкие к нему полисахариды. Размножение бесполое и половое (вольвокс). Широко распространены в мор. и пресных водах. Планктонные виды (напр., перидинеи) играют важную роль в круговороте веществ в биосфере как первичные продуценты органич. вещества. Гл. отряды: Chrysomonadida, Dinoflagellida, Euglenida и Phytomonadida. Ботаники рассматривают эти организмы в отделах *Зелёные водоросли*, *Пирофитовые водоросли*, *Хризомонадовые водоросли*.

ФИТОНИСТИ́ЧЕСКИЕ ТЕО́РИИ, фитонизм (от греч. phytón — растение), объединяются концепцией, согласно к-рой осн. структурный элемент тела растений — фитон — лист с прилежащим к нему участком стебля (узлом и нижележащим междоузлием), а также пазушная почка и придаточный корень на узле или междоузлии. Истоки Ф. т. лежат в представлениях Гёте. Основоположники Ф. т.— Ш. Годишо (1841) и К. Шульце (1843). В Ф. т. отражено метамерное строение побега высших растений и решающее влияние листа на формирование стебля, в частности его проводящей системы — *стелы*. Развитие побега в онтогенезе вполне отвечает этой концепции, т. к. на его апексе сначала ритмично закладываются зачатки листьев со своими узлами, а затем разрастаются междоузлия. Образование последоват. фитонов, или «филлориз» (лист + корень), хорошо прослеживается в онтогенезе нек-рых папоротников. Однако с эволюц. точки зрения лист нельзя считать исходным органом всех высших растений, т. к. первенцы наземной флоры не имели листьев и возникновение листостебельной структуры шло разными путями.

● Синнот Э. В., Морфогенез растений, пер. с англ., М., 1963.

ФИТОНЦИ́ДЫ (от греч. phytón — растение и лат. caedo — убиваю), образуемые растениями биологически активные вещества, убивающие или подавляющие рост и развитие др. организмов (гл. обр. микробов); играют важную роль в иммунитете растений и во взаимоотношениях организмов в биоценозах (см. *Аллелопатия*). По хим. природе Ф. разнообразны — гликозиды, терпеноиды и др. вторичные метаболиты. Способность древесных растений (особенно хвойных) выделять Ф. представляет интерес для специалистов по озеленению городов и пр. Препараты, содержащие Ф. лука, чеснока, хрена и др. растений, применяют в медицине.

● Токин Б. П., Целебные яды растений, 3 изд., Л., 1980; Айзенман Б. Е., Смирнов В. В., Бондаренко А. С., Фитонциды и антибиотики высших растений, К., 1984.

ФИТОСТЕРИ́НЫ, стерины, выделяемые из неомыляемой части липидов растений. Распространённые Ф.— ситостерин и стигмастерин у высших растений и фукостерин у водорослей (C_{29}-стерины); к числу Ф. относятся также эргостерин (C_{28}-стерин) и ряд тритерпеноидных C_{30}-стеринов. В растениях Ф. находятся как в свободном состоянии, так и в виде сложных эфиров с высшими жирными к-тами (стериды) и гликозидов (фитостеролины). У нек-рых растений Ф.— предшественники прогестерона и др. стероидов, а у ряда папоротников и хвойных — C_{28}—C_{29}-фитоэкдизонов. Растительноядные ракообразные и насекомые способны превращать Ф. в холестерин, из к-рого синтезируют *экдизоны*. Получаемые из растит. масел и отходов целлюлозного произ-ва Ф. используются в химико-фармацевтич. пром-сти как сырьё для синтеза стероидных гормонов.

ФИТОФА́ГИ (от *фито...* и *...фаг*), животные, питающиеся растениями. Среди позвоночных абс. Ф. не существует, все они частично используют и животную пищу (напр., сев. олени при случае поедают леммингов), т. к. нуждаются в незаменимых аминокислотах животного происхождения. Из пищеварит. ферментов у них преобладают амилазы. У нек-рых беспозвоночных обнаружены ферменты, расщепляющие целлюлозу (целлюлаза, гемицеллюлаза, лихеназа и др.); у позвоночных они отсутствуют. У большинства позвоночных усвоение клетчатки осуществляется при помощи микрофлоры кишечника. Ф.— консументы первого порядка, обеспечивают первоначальный этап переработки биомассы живых растений в экосистемах. При нарушении стабильности экосистемы Ф. могут давать вспышки численности, нанося большой вред растениям.

ФИТОФТО́РА (*Phytophthora*), род паразитич. грибов порядка пероноспоровых (Peronosporales) класса оомицетов. Мицелий развивается в тканях растений-хозяев. Спорангиеносцы симподиально ветвятся и несут лимоновидные зооспорангии, прорастающие в капле воды двужгутиковыми зооспорами (реже гифами), к-рые распространяются с водой. Внутри тканей растения-хозяина в результате полового процесса образуются шаровидные ооспоры, прорастающие ростковой гифой с зародышевым зооспорангием. Оогоний Ф. имеет одну яйцеклетку в отличие от более низко организованных водных оомицетов. Ок. 70 видов (в СССР — ок. 20), многие из к-рых — возбудители заболеваний (фитофторозов) разл. с.-х. культур (картофеля, томата, пальм, какао, цитрусовых и мн. других). Появившийся в Европе в сер. 19 в. возбудитель фитофтороза картофеля *P. infestans* является причиной массовых эпифитотий, особенно сильных в р-нах с влажным климатом.

● Новотельнова Н. С., Фитофторовые грибы (Сем. Phytophthoraceae), Л., 1974.

ФИТОХРО́М, голубой пигмент растений из группы сложных белков — хромопротеидов. Хромофорная группа Ф. относится к группе билинов. В основе функции Ф. лежит взаимопревращение двух его форм, поглощающих в красной ($Ф_{660}$) и дальней красной ($Ф_{730}$) областях (цифры указывают положение макс. поглощения). Под действием красного света неактивная форма $Ф_{660}$ превращается в активный $Ф_{730}$; обратный переход совершается в темноте или под действием света в дальней красной области. Ф. участвует во мн. физиол. процессах у растений — в фоторегуляции прорастания семян, цветении и др. Контролирует синтез биополимеров, нек-рых важнейших фотосинтетич. пигментов; возможно, участвует в регуляции дыхания и окислит. фосфорилирования, проницаемости мембран.

ФИТОЦЕНО́З (от *фито...* и *ценоз*), растительное сообщество, совокупность растений на относительно однородном участке земной поверхности. Для Ф. характерны определённый видовой состав и структура, сформировавшиеся в результате отбора видов, способных существовать совместно друг с другом и с иными организмами в определённых условиях. Ф.— открытая система, представляющая существ. часть биогеоценоза, в к-рой осуществляется продуцирование органич. веществ, необходимых для гетеротрофных организмов и человека. Растения к.-л. Ф. изменяют среду обитания, используя необходимые ресурсы (свет, воду, элементы минер. питания и др.), выделяют во внеш. среду продукты обмена, оставляя в почве и на её поверхности отмершие органы, способствуют формированию особого микроклимата. Ф.— динамичная система, изменяющаяся в течение года и по годам.

ФИТОЦЕНОЛО́ГИЯ (от *фитоценоз* и ...*логия*), раздел геоботаники и биогеоценологии (иногда синоним геоботаники), изучает растит. сообщества и взаимоотношения растений, образующих эти сообщества, между собой, с гетеротрофными компонентами биоценозов, с др. компонентами окружающей среды, а также организацию фитоценозов и их смены во времени и закономерности распределения в пространстве, их классификацию. В задачу Ф. входит изучение не только природных, но и созданных человеком фитоценозов (напр., агрофитоценозов). В Ф. широко используются методы маршрутного и стационарного изучения растит. сообществ, эксперим. и математич. методы, включая методы математич. моделирования. Ф.— одна из науч. основ охраны, рационального использования и повышения продуктивности растит. покрова.

● Работнов Т. А., Фитоценология, 2 изд., М., 1983; Василевич В. И., Очерки теоретической фитоценологии, Л., 1983; Миркин Б. М., Теоретические основы современной фитоценологии, М., 1985.

ФИТОЦЕНОТИ́ПЫ, группы видов растений, имеющие разное значение в создании свойств фитоценозов. Предложен ряд систем Ф. Напр., по В. Н. Сукачёву (1928) выделяют след. Ф.— эдификаторы (строители сообщества, определяющие его среду) и ассектаторы (соучастники в построении сообщества, мало влияющие на создание фитосреды); по Л. Г. Раменскому (1938) — виоленты (конкурентно мощные растения), патиенты (выносливы к неблагоприятным условиям), эксплеренты (быстро реагирующие на нарушения в фитоценозе). Один и тот же вид в разл. фитоценозах может иметь разл. значение и может быть отнесён к разным Ф.

ФЛАВИВИ́РУСЫ (*Flavivirus*), род РНК-содержащих вирусов сем. тогавирусов. Диам. вирусных частиц в среднем 60 нм. Размножаются в цитоплазме клеток членистоногих, млекопитающих и птиц. Передаются клещами, комарами или с молоком заражённых животных. Вызывают обычно бессимптомные инфекции у животных и поражение внутр. органов, сыпь и энцефалиты у человека. Наиб. изучен вирус жёлтой лихорадки. Ф. наз. также арбовирусами группы В.

ФЛАВИНАДЕНИНДИНУКЛЕОТИ́Д, ФАД, рибофлавин-5′-аденозиндифосфат, кофермент мн. флавинзависимых дегидрогеназ, широко распространённых в живых организмах. Молекула Ф. состоит из аденозин-5′-фосфата и ФМН. Содержащие Ф. флавопротеиды входят в состав дыхат. цепи. Осн. функция Ф.— окисление восстановленного НАД. В качестве коферментов оксидаз D- и L-аминокислот восстановленные Ф. и ФМН могут непосредственно взаимодействовать с молекулярным кислородом с образованием перекиси водорода. Ф. синтезируется из ФМН и АТФ в присутствии фермента аденилилтрансферазы.

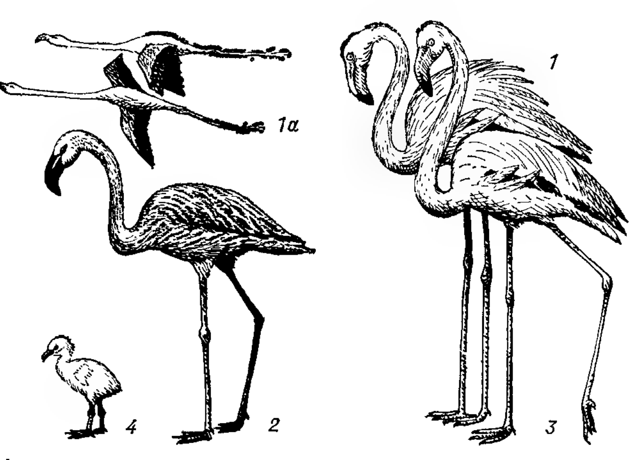
Флавинмононуклеотид (ФМН)

Флавинадениндинуклеотид (ФАД)

ФЛАВИНМОНОНУКЛЕОТИ́Д, ФМН, рибофлавинфосфат, 5′-фосфорный эфир рибофлавина (витамина B_2), кофермент нек-рых флавинзависимых дегидрогеназ (оксидаз L-аминокислот, НАД·Н- и НАДФ·Н-дегидрогеназ и др.), присутствующих во всех живых клетках. Изоаллоксазиновое кольцо Ф. способно претерпевать обратимое окисление-восстановление, присоединяя 2 атома водорода от восстановленных никотинамидных коферментов или окисляемых субстратов. Ф. синтезируется из свободного рибофлавина и АТФ при участии фермента флавокиназы. Ф.— предшественник др. флавинового кофермента флавинадениндинуклеотида (ФАД). Ф. содержит производное рибозы — сахароспирт D-рибит и не является истинным мононуклеотидом.

ФЛАВОНО́ИДЫ, фенольные соединения, содержащиеся в высших растениях. Синтезируются в организме из шикимовой, пировиноградной, малоновой к-т. Большинство из них присутствует в клетках в виде соединений с сахарами (гликозидов) и органич. к-тами. Многие из Ф.— пигменты, придающие окраску разл. органам растений (антоцианы — красную, синюю, фиолетовую и их оттенки, флавоны, ауроны, халконы — жёлтую и оранжевую), другие — катехины, лейкоантоцианы — родоначальники конденсированных дубильных веществ. Нек-рые Ф. обладают Р-витаминной активностью (напр., рутин), антисептич. действием. Используют в фармацевтич. пром-сти, для изготовления красителей, пищ. антиоксидантов. Анализ растит. тканей на содержание и состав Ф. применяют в хемосистематике растений.

● Flavonoids and bioflavonoids, Bdpst, 1982.



Обыкновенный фламинго: *1* — самец, *1а* — летящие птицы; *2* — молодая птица; *3* — самка; *4* — птенец.

ФЛАМИ́НГО (Phoenicopteriformes), отряд птиц. Предковые формы Ф. известны с эоцена, близкие к современным — с верхнего олигоцена. Дл. 91—120 см. Клюв изогнут под углом; на языке и краях челюстей — роговые пластинки, действующие как сито при отцеживании из жидкого ила и взмученной воды рачков, червей, семян и пр. 4 сем., из них 1 совр.; 3 рода, 6 видов. Распространены в субтропиках и тропиках; отсутствуют в Австралии. В СССР 1 вид — обыкновенный Ф., или краснокрыл (*Phoenicopterus roseus*, или *P. ruber*), в Казахстане на солёных озёрах (Тенгиз, Шалкартениз и др.) и на мелководьях вост. побережья Каспийского м.; наблюдается периодич. смена мест гнездования. Зимует на Ю. Каспия. Селится колониями (от 50 до 25 тыс. пар). Гнёзда в виде конусов из ила или песка. В кладке 1—2 яйца (редко 3), насиживают самка и самец ок. 30 сут. Птенцы держатся крупными стаями под присмотром неск. взрослых птиц. Был объектом промысла, особенно на зимовках, численность подвержена резким колебаниям (на нач. 1980-х гг. общая численность оценивалась примерно в 500 тыс. особей, в СССР — ок. 55 тыс.). В Красной книге СССР.

ФЛЕКСИБАКТЕ́РИИ (от лат. flexus — изогнутый и *бактерии*), скользящие бактерии, обладающие выраженной способностью изгибаться. Нитевидные одноклеточные (*Flexibacter*) или многоклеточные трихомные формы (*Herpetosiphon*, *Saprospira*, *Flexithrix*, *Vitreoscilla*, *Leucothrix*). Все перечисленные роды — аэробные хемоорганотрофы, распространённые в пресной и мор. воде. Трудно поддаются выделению; изучены недостаточно.

ФЛО́КС (*Phlox*), род многолетних, реже однолетних трав, иногда полукустарников сем. синюховых. Ок. 60 видов, большинство в Сев. Америке и в Азии; в СССР 1 вид — Ф. сибирский (*P. sibirica*), горное, стелющееся растение. Неск. видов разводят как декоративные: многолетний Ф. метельчатый (*P. paniculata*), стелющийся Ф. шиловидный (*P. subulata*) и однолетний Ф. Друммонда (*P. drummondii*).

ФЛО́РА (новолат. flora, от лат. Flora — Флора, богиня цветов и весны в римской мифологии; от лат. flos, род. падеж floris — цветок), исторически сложившаяся совокупность таксонов растений, произрастающих или произраставших в прошлые геол. эпохи на данной территории. Ф. следует отличать от растительности — совокупности разл. растит. сообществ. Напр., во Ф. умеренной зоны Сев. полушария богато представлены виды семейств ивовых, осоковых, злаков, лютиковых, сложноцветных и др.; из хвойных — сосновых и кипарисовых, а в растительности — растит. сообщества

тундры, тайги, степи и пр. Историч. развитие Ф. непосредственно обусловлено процессами видообразования, вытеснения одних видов растений другими, миграциями растений, их вымиранием и т. д. Каждой Ф. присущи специфич. свойства — разнообразие составляющих её видов (богатство Ф.), возраст, степень автохтонности, эндемизм и др. Различия между Ф. определ. территорий объясняются в первую очередь геол. историей каждого региона, а также отличиями в орографических, почвенных и особенно климатич. условиях. По терр. рангам среди совр. Ф. выделяют Ф. Земли (насчитывает ок. 375 тыс. видов, в т. ч. ок. 250 тыс. видов цветковых растений), Ф. отд. материков и их частей, островные Ф., Ф. горных систем и пр., а также Ф. гос-в и отд. административных р-нов. Кроме того, рассматривают Ф. отд. систематич. подразделений, напр. Ф. водорослей, Ф. мхов, ископаемые Ф. и др.

Исследование Ф.— предмет раздела ботаники — флористики. Изучение к.-л. Ф. начинается с выявления её видового и родового состава на данной терр. Виды, сходные по геогр. распространению, составляют геогр. элемент Ф. (тропический, бореальный и пр.), виды, близкие по месту происхождения и истории расселения,— генетич. элементы Ф. (среднеазиатский, восточносибирский и пр.). Для выяснения происхождения и распространения совр. Ф. важно изучение Ф. прошедших геол. эпох; так, анализ ископаемых Ф. Гренландии, Шпицбергена и др. (характерны виды троходендроидеса, дуба, бука, орешника, тополя и др., из хвойных — таксодиума и др.) показывает, что третичная Ф. в пределах совр. Арктики была не арктической, а умеренно субтропической. По наличию комплексов эндемич. семейств и родов выделяют региональные соподчинённые подразделения Ф., наиб. крупные из к-рых составляют флористич. царства (Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Австралийское, Капское, Голантарктическое).

Выявленные виды и роды растений к.-л. региона чаще всего оформляются в спец. списки (с описанием их распространения, типичных местообитаний, биол. особенностей) и издаются в виде книг под назв. «Ф.». Так, во «Флоре СССР» описано св. 18000 видов цветковых, среди к-рых ок. 2000 видов сложноцветных, 1600 — бобовых, ок. 1000 — злаковых, св. 750 — зонтичных растений. Во «Ф.» обычно включают и широко распространённые культурные растения данной терр. и не включают все растения, культивируемые в ботанич. садах, питомниках, парках и пр. В нек-рых работах термин «Ф.» употребляют вместо термина «растения», что нежелательно (напр., говорят культурная Ф., а не культурные растения и т. д.). См. также ст. *Флористическое районирование*, *Палеофлористическое районирование*.

● Флора СССР, т. 1—30, Л., 1934—64; Вульф Е. В., Историческая география растений. История флор земного шара, М.—Л., 1944; Толмачев А. И., Введение в географию растений, Л., 1974; его же, Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза, Новосиб., 1986; Юрцев Б. А., Флора как природная система, «Бюлл. МОИП. Отд. биол.», 1982, т. 87, в. 4.

ФЛОРИДЕЕВЫЕ ВОДОРОСЛИ (Florideophyceae), класс красных водорослей. Слоевища многоклеточные, от микроскопических до выс. 0,5—2 м, иногда сложного тканевого строения, у нек-рых твёрдые от содержащейся в них извести (*Lithothamnion*, кораллина). У большинства цикл развития изоморфный. 6—7 порядков, ок. 550 родов, 3600 видов, во всех морях; в пресных водах — неск. родов (в т. ч. батрахоспермум). Существуют виды, паразитирующие на др. Ф. в. Используются в пищу (грацилярия), в медицине, для произ-ва агара и агароподобных веществ (анфельция, филлофора и др.).

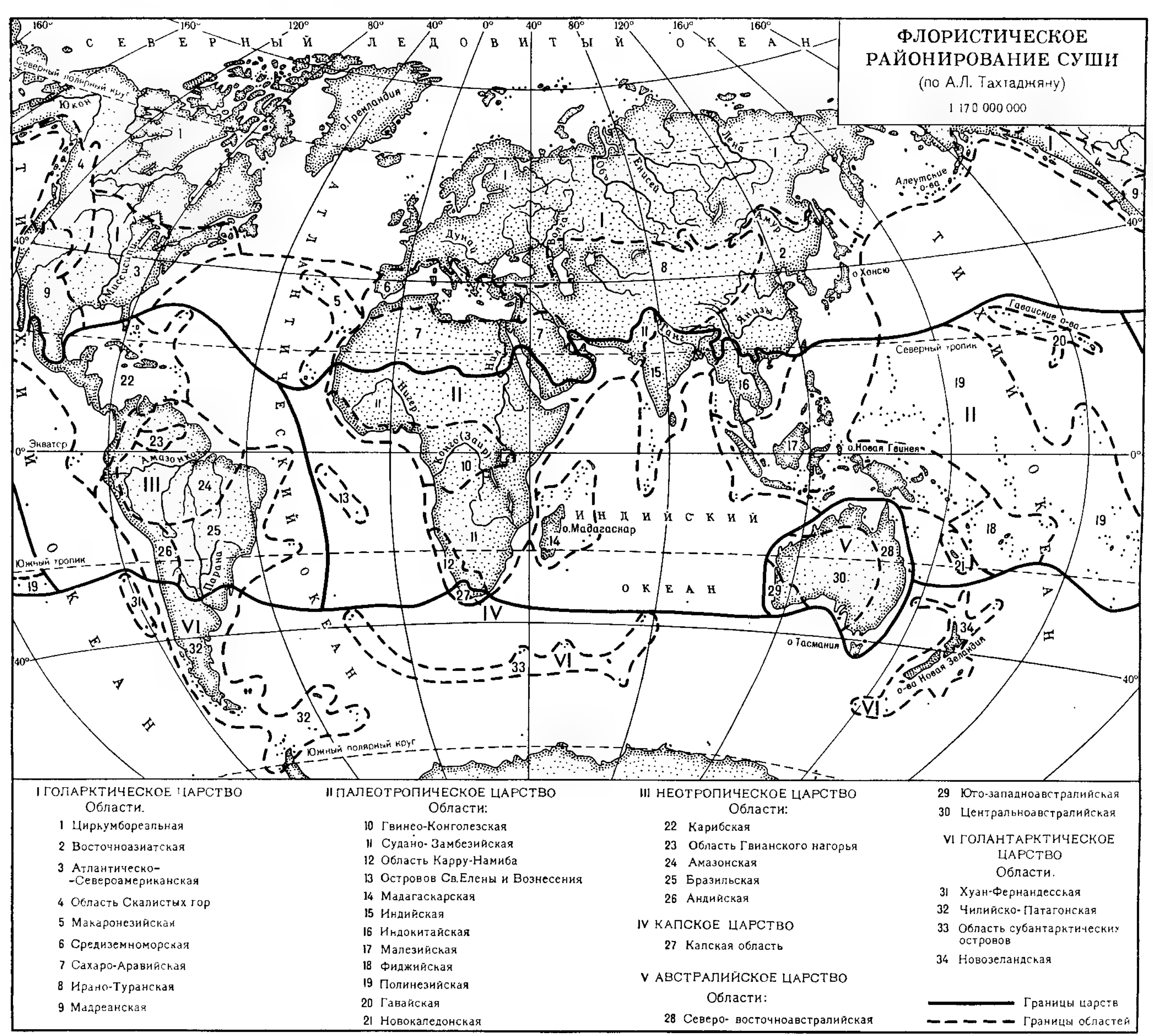
ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ, разделение поверхности Земли на регионы, различающиеся гл. обр. по составу эндемичных таксонов и истории становления и развития их флор. Ф. р. строится по иерархич. принципу: выделяются взаимоподчинённые пространств. единицы (фитохории) разл. ранга — царства, области, провинции, округа и др. Основой Ф. р. служит сравнит. изучение распространения разл. систематич. групп растений (в осн. цветковых и папоротниковидных как лучше изученных) в результате миграций и геогр. изоляции. Чем выше ранг единиц Ф. р., тем по более высоким таксонам они разграничиваются, напр. для флористич. царств характерно наличие эндемичных семейств, подсемейств, триб, для областей — эндемичных родов и т. п. При проведении границ между отд. царствами (областями, округами и др.) большое значение имеет статистич. анализ флоры и учёт палеогеогр. (в осн. с мелового периода) характеристик соотв. территорий, а также взаимосвязь Ф. р. с геоботаническим и ландшафтным районированием. Большинство совр. авторов, в т. ч. А. Л. Тахтаджян (1974, 1978), подразделяют флору суши на 6 царств (нек-рые выделяют ещё особое Океаническое царство, охватывающее весь Мировой ок.), 34—37 областей, ок. 150 провинций. В размещении флористич. царств прослеживается след. закономерность: к Ю. их территории оказываются всё менее крупными и сильнее расчленёнными. Вся внетропич. часть суши Сев. полушария занята Голарктическим царством, тропич. и отчасти субтропич. районы Земли — Палеотропическим и Неотропическим, а остальная суша Юж. полушария разделяется на 3 царства — Капское, Австралийское и Голантарктическое. В этом делении находит отражение история развития поверхности Земли и связанная с ней история развития флор (см. *Палеофлористическое районирование*). Благодаря Ф. р. информация о геогр. размещении генофонда растит. мира Земли обозрима и сопоставима, что делает её теоретич. основой охраны флор разл. биомов.

● Тахтаджян А. Л., Флористические области Земли, Л., 1978.

ФЛОЭМА (от греч. phloiós — кора), ткань растений, осуществляющая транспорт продуктов фотосинтеза от листьев к местам потребления и отложения в запас (подземным органам, точкам роста, зреющим плодам и семенам и т. д.). Первичная Ф., к-рую подразделяют на протофлоэму и метафлоэму, дифференцируется из прокамбия, вторичная (луб) — производная камбия. В стеблях Ф. находится снаружи (у нек-рых растений и с внутр. стороны) от ксилемы. В листьях Ф. обращена к ниж. стороне пластинки, в корнях с радиальным проводящим пучком тяжи Ф. чередуются с тяжами ксилемы. Ф. участвует также в отложении запасных веществ, выделении конечных продуктов обмена, создании опорной системы растения. Ф. состоит из проводящих элементов, клеток флоэмной паренхимы, волокон и склереид. У растений с активным вторичным утолщением имеются радиальные слои паренхимных клеток — лубяные лучи. У архегониальных растений проводящие элементы представлены прозенхимными ситовидными клетками, на боковых стенках к-рых расположены участки с тонкими канальцами — ситовидные поля. Для цветковых растений характерны ситовидные трубки — однорядные тяжи удлинённых клеток (члеников), конечные стенки к-рых, несущие ситовидные поля, наз. ситовидными пластинками. Зрелые ситовидные элементы обычно безъядерные, поэтому для их нормального функционирования важно наличие контактов с живыми паренхимными клетками. У голосеменных это клетки Страсбургера, находящиеся в тяжевой паренхиме или лучах, прилегающих к ситовидным клеткам, у цветковых — сопровождающие клетки, развивающиеся из той же материнской клетки, что и членик ситовидной трубки. Остальные клетки флоэмной паренхимы могут быть крахмалоносными, кристаллоносными, нек-рые из них участвуют в образовании вместилищ выделений (напр., смолы) или склерифицируются, превращаясь в склереиды. Состав элементов Ф., особенности их строения и расположения специфичны для каждого вида растений. См. рис. при ст. *Корень*, *Стебель*.

ФОЛАДЫ, морские сверла (*Pholas*), род мор. двустворчатых моллюсков сем. Pholadidae из группы камнеточцев. Раковина (дл. до 15 см) удлинённая, со смещённой вперёд макушкой, покрытой 5 защитными пластинками. Створки лишены замка и связки, соединены лишь мышцами; передние части створок, покрытые зубчиками, напоминают напильник. Гермафродиты. 5 видов, в тропич. и умеренном поясе Атлантич. и Тихого океанов. В СССР — 1 вид (*P. dactylus*), в Чёрном м. Обитают от литорали до глуб. 500 м, на твёрдых грунтах (на 1 м^2 поселяется до 100 особей); живут в проделанных ими ходах (за 2 года могут просверлить ход дл. 24 см). Иногда Ф. находят и на мягких грунтах. Могут наносить вред гидротехнич. сооружениям. Способны к биолюминесценции.

ФОЛАЦИН, фолаты, витамин B_c, группа водорастворимых соединений, молекулы к-рых содержат птеридиновое ядро, остатки парааминобензойной и глутаминовой к-т. Наиб. распространены в природе: фолиевая к-та (птероилглутаминовая к-та) и её полиглутаматы. Присутствуют во всех животных тканях, растениях и в микроорганизмах. Животные и человек не синтезируют Ф. и должны получать его с пищей; может синтезироваться микрофлорой кишечника. Восстановленная форма фолиевой к-ты — тетрагидрофолиевая к-та — и её производные участвуют в качестве коферментов в ферментативных реакциях переноса одноуглеродных фрагментов (CH_3, CH_2, CHO и др.) при обмене аминокислот (серина, глицина, гистидина), биосинтезе метионина, пуриновых и пиримидиновых оснований. Недостаточность Ф. в организме ведёт к нарушению роста и развитию макроцитарной анемии. Богаты Ф. свежие овощи, земляника, печень, дрожжи. Суточная потребность взрослого человека 400 мкг. Антиметаболиты Ф. (аминоптерин и аметоптерин) обладают цито- и канцеростатич. действием, применяются для лечения лейкемии и как иммунодепрессанты при трансплантации органов.



ФОЛЛИ́КУЛЫ (от лат. folliculus — мешочек), круглые, овальные или грушевидные многослойные полые образования в разл. органах позвоночных, выполняющие разные функции. В Ф. яичника млекопитающих развиваются яйцеклетки. В Ф. щитовидной железы вырабатываются предшественники тиреоидных гормонов. В Ф. волоса открываются выводные протоки сальных желёз. Множество лимфатич. Ф. находится в слизистой оболочке пищеварит. тракта, дыхат. и мочевых путей.

ФОЛЛИТРОПИ́Н, фолликулотропин, фолликулостимулирующий гормон, гонадотропный гормон позвоночных, вырабатываемый базофильными клетками передней части аденогипофиза; стимулирует развитие фолликулов до момента овуляции у самок, сперматогенез, усиливает секрецию половых стероидов (эстрогенов, андрогенов), повышает чувствительность половых желёз к лютропину. Гликопротеид, состоящий из α, β-субъединиц. Мол. м. Ф. человека 34000. Действует совместно с лютропином. Регуляция синтеза и секреции Ф. осуществляется рилизинг-гормоном фоллиберином, вырабатываемым гипоталамусом, а также содержанием в крови андрогенов и эстрогенов.

ФО́МА (*Phoma*), род несовершенных грибов порядка сферопсидальных. Спороношения в виде темноокрашенных, погружённых в ткани растений-хозяев пикнид. Конидиеносцы бесцветные, короткие. Конидии одноклеточные. Ок. 200 видов. Паразитируют гл. обр. на стеблях растений. Наиб. известны Ф. незначительный (*P. exigua*), поражающий растения из 46 сем., вызывающий пятнистость стеблей, фомозные гнили корней и клубней, и Ф. травяной (*P. herbarum*), часто встречающийся на сухих стеблях.

ФОНОРЕЦЕ́ПТОРЫ (от греч. phōnē — звук и *рецепторы*), специализир. клетки, осуществляющие преобразование механич. энергии звуковых колебаний в биоэлектрич. потенциал и обеспечивающие восприятие животными и человеком звуковых сигналов. Ф. возбуждаются при смещении характерных для них выростов: у насекомых — волосков, щетинок и др. образований, у позвоночных — волосковых клеток (стерео- и киноцилий). У насекомых Ф. расположены в тимпанальных и джонстоновых органах, обычно воспринимают низкочастотные звуковые сигналы (0,15—0,7 кГц), у нек-рых (бабочки, саранчовые, цикадовые) — более высокочастотные звуки вплоть до 170 кГц, т. е. ультразвуки. У позвоночных Ф.— изменённые эпителиальные клетки в слуховой части внутреннего уха (у наземных позвоночных — в улитке, у млекопитающих — в кортиевом органе). Возбуждение Ф. вызывает импульсную активность в волокнах слухового нерва, к-рая передаётся в центр. отделы слуховой системы.

ФОРАМИНИФЕ́РЫ (Foraminiferida), отряд простейших подкласса корненожек

(рассматривается также как самостоят. класс саркодовых, входящий в надкласс корненожек). Известны с кембрия. Размеры обычно 0,1—1 мм, редко до 20 см. Наруж. скелет в виде раковинок, у большинства известковых, изредка хитиноидных или состоящих из агглютинированных посторонних частиц (песчинок и т. п.). Раковинки однокамерные и многокамерные, расположены в один или два ряда, по спирали, иногда ветвящиеся. Через устье и поры раковинок выдаются тончайшие ветвящиеся и анастомозирующие псевдоподии (ризоподии). Для Ф. характерно чередование полового и бесполого размножения. Св. 1000 совр. видов (с ископаемыми ок. 30 тыс. видов). Все Ф.— морские, преим. бентосные организмы (за исключением 2 планктонных семейств Globigerinidae и Globorotaliidae). Раковины Ф. образуют значит. часть океанич. илов, мор. осадков и осадочных пород.

Фораминиферы: *1* — *Astrorhiza arenaria* (увеличено в 2,5 раза); *2* — *Saccamina sphaerica* (в 3,5); *3* — *Dendrophrya erecta* (в 7,5); *4* — *Plagiophrys cylindrica* (в 55); *5* — *Ammodiscus incertus* (в 67,5): *а* — вид сбоку, *б* — со стороны устья; *6* — *Miliammina circularis* (в 12,5); *7* — *Nonion labradoricum* (в 30); *8* — *Nodosaria affinis*, ископаемые (в 17,5); *9* — *Peneroplis planatus* (в 17,5); *10* — *Turrilina andreaei*, ископаемое (в 32,5); *11* — *Quinqueloculina seminula* (в 40).

● Введение в изучение фораминифер, Л., 1981.

ФОРЕ́ЛЕВЫЕ О́КУНИ, форелеокуни (*Micropterus*), род пресноводных рыб сем. центрарховых. Дл. до 50—60 см, масса до 3—5 кг, иногда до 10 кг. 2 вида: большеротый Ф. о. (*M. salmoides*) и малоротый (*M. dolomieu*), в пресных водах Сев. Америки. Акклиматизированы в Европе и Африке; в СССР в оз. Абрау (под Новороссийском) и неск. подмосковных водохранилищах акклиматизирован большеротый Ф. о. Нерест весной и в начале лета. Плодовитость большеротого Ф. о. ок. 70 тыс. икринок. Икру откладывают в гнездо, к-рое охраняет самец. Хищники. Объект разведения и спорт. лова.

ФОРЕ́ЛИ, общее назв. пресноводных (жилых) форм кумжи (европейские, или ручьевые, Ф.) и стальноголового лосося (радужные Ф.). От проходных форм отличаются меньшими размерами и меньшей плодовитостью. Радужные Ф. озёр Сев. Америки ярко и пёстро окрашены. Обитают в горных ручьях и реках или озёрах, где есть и проходные формы кумжи и стальноголового лосося. Дл. тела ручьевой Ф. обычно до 37 см, масса от 200—500 г до 2 кг; озёрная Ф. крупнее (до 34 кг). Половозрелость в 3—4 года. Нерест поздней осенью. Плодовитость ручьевой Ф. ок. 0,2—5 тыс. икринок. Молодь питается мелкими беспозвоночными, взрослые — насекомыми и мелкой рыбой. Объект разведения и спортивного лова. Ищхана, обитающего в оз. Севан, часто наз. севанской форелью. См. рис. 5—7 в табл. 34.

ФО́РМА (forma), внутривидовая таксономич. категория. В ботанич. номенклатуре Ф. (и изредка выделяемая подформа — subforma) в иерархич. системе рангов таксонов занимает самое низкое положение. Лат. назв. (эпитеты) Ф. (и подформы) образуются так же, как и эпитеты видов: как правило, это прилагательные, грамматически согласованные с родовым названием. В зоол. номенклатуре Ф. обычно рассматривают как синоним *вариетета*. Термин «Ф.» чаще применяют для выделения индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости (см. *Морфа*). В биол. лит-ре термин «Ф.» широко используется не только в строго таксономич. значении, но и как «нейтральный» термин для того, чтобы отметить разл. особенности, связанные с циклом развития, динамикой и становлением вида (напр., полнокрылые и короткокрылые Ф. насекомых, сезонные Ф. растений, архаичные, прогрессивные, специализированные и многие др. Ф. у всех живых организмов).

ФО́РМЕННЫЕ ЭЛЕМЕ́НТЫ КРО́ВИ, клетки крови — эритроциты, лейкоциты и тромбоциты; у млекопитающих тромбоцитам соответствуют кровяные пластинки. Образуются гл. обр. в красном костном мозге. Наиб. многочисленны эритроциты. У низших позвоночных Ф. э. к. по объёму составляют до 40% крови, у высших — до 54%. Ф. э. к. имеют бо́льшую плотность, чем плазма крови, поэтому легко отделяются от неё центрифугированием. См. *Кроветворение*.

ФОРМИА́Т, анион муравьиной кислоты ($HCOO^-$) или соль этой к-ты.

ФОРМ-РО́ДЫ (forma-genus), формальные роды, родовые названия разрозненных частей (листьев, семян и т. п.) ископаемых растений, систематич. положение к-рых мало известно; виды одного Ф.-р. могут быть отнесены к разным родам, установленным по остаткам более полной сохранности. В отличие от орган-родов могут объединять части растений, имеющие лишь внеш. сходство, независимо от их родства.

ФО́РМУЛА ЦВЕТКА́, условное обозначение строения цветка латинскими буквами, символами и цифрами. Обычно употребляются следующие обозначения: P — околоцветник, Ca (или K) — чашечка, Co (или C) — венчик, A — андроцей, G — гинецей, ✱ — актиноморфный цветок, ↑ — зигоморфный цветок, ♂ — мужской цветок, ♀ — женский цветок, + — наличие двух или неск. кругов (гл. обр. в андроцее или околоцветнике), ( ) — срастания; черта под цифрой, обозначающей число плодолистиков, напр. $\underline{(3)}$, — верхняя завязь, черта над цифрой, напр. $\overline{(3)}$, — нижняя завязь. Так, Ф. ц. тюльпана ✱ $P_{3+3}A_{3+3}\ G\ \underline{(3)}$ означает, что актиноморфный цветок тюльпана имеет околоцветник из 2 кругов лепестков (по 3), андроцей из 2 кругов тычинок (по 3) и гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, образующих верхнюю завязь; Ф. ц. одуванчика ↑ $Ca_0Co_{(5)}A_{(5)}G\ \overline{(2)}$ означает, что зигоморфный цветок одуванчика не имеет чашечки (Ca_0), венчик состоит из 5 сросшихся лепестков, андроцей — из 5 сросшихся тычинок и гинецей — из 2 сросшихся плодолистиков, образующих нижнюю завязь. См. также *Диаграмма цветка*.

ФОРОНИ́ДЫ (Phoronida), класс типа щупальцевых. Мор. донные животные, наиб. примитивные из щупальцевых. Тело колбасовидное, дл. от 0,6 см до 30—45 см, скрыто в выделяемой животным трубке, из к-рой высовывается передний конец тела с подковообразным лофофором (щупальценосцем), снабжённым щупальцами. Ресничками щупалец пища подгоняется ко рту. На спинной стороне немного позади рта лежит порошица; кишечник образует петлю. Целом состоит из маленького переднего кольцевого канала, связанного со щупальцами, и большого (занимающего всё тело) туловищного канала. Дыхание — через щупальца. Выделение — посредством пары целомодуктов, к-рые служат и для выведения половых продуктов. Гермафродиты. Пелагич. личинка — актинотроха — претерпевает сложный метаморфоз. 11 видов, во всех морях, в морях СССР 5 видов.

ФО́ССА (*Cryptoprocta ferox*), млекопитающее сем. виверровых. Ед. вид рода. Внешне напоминает кошку. Дл. тела 62—76 см, хвоста в ср. 66 см. Конечности сравнительно длинные, когти втяжные. Шерсть густая, красновато-коричневая. Эндемик о. Мадагаскар и самый крупный хищник на этом острове. Живёт в лесах, образ жизни преим. древесный. Охотится на лемуров, птиц, иногда нападает на домашних птиц и поросят. Детёнышей обычно 2—3. В Красной книге МСОП. См. рис. 5 при ст. *Виверровые*.

ФОССИ́ЛИИ (от лат. fossilis — добытый из земли, ископаемый), окаменелости, ископаемые организмы, любые остатки организмов геол. прошлого, включая следы их жизнедеятельности. В зависимости от формы сохранности Ф. делятся на ядра, слепки, отпечатки, истинные окаменелости, фитолеймы, следы ползания (ихнофоссилии), копролиты и др., а в зависимости от размера остатков — на микрофоссилии (менее 1 мм) и макрофоссилии (мегафоссилии) — более крупные (крупномерные) остатки. Иногда выделяют промежуточные по размеру мезофоссилии. См. *Ископаемые остатки*, *Ископаемые растения*, *Палиноморфы*.

ФОСФАТА́ЗЫ, ферменты класса гидролаз, катализирующие реакции гидролиза сложных эфиров фосфорной к-ты. Ф., расщепляющие диэфиры фосфорной к-ты (напр., нуклеазы), относят к дифосфатазам в отличие от монофосфатаз, гидролизующих моноэфиры. Ф. широко распространены во всех живых клетках и играют важную роль в регуляции обмена фосфорилированных соединений, а также в поддержании определ. уровня фосфата. В зависимости от величины оптимума pH действия ферментов различают кислые Ф. и щелочные Ф. Определение их активности в сыворотке крови человека используют для диагностики нек-рых заболеваний.

ФОСФАТИДИЛХОЛИ́НЫ, лецитины, холинфосфатиды, природные соединения из группы фосфатидов (класс липидов), сложные эфиры холина и диглицеридфосфорных (фосфатидовых) к-т. Многообразие мол. форм Ф. определяется строением входящим в их состав остатков жирных к-т. Широко распространены в организмах животных

(в эритроцитах, сперме, веществе мозга, яичном желтке; богаты Ф. органы с высокой интенсивностью обмена — печень, сердечная мышца), растений (в бобах сои, семенах подсолнечника, проростках пшеницы). Наряду с др. фосфатидами Ф. входят в состав биол. мембран. Биосинтез Ф. осуществляется при фосфорилировании холина с участием холинкиназы, холинфосфатцитидинтрансферазы. В организме возможен переход фосфатидилэтаноламинов в Ф.

ФОСФАТИДИЛЭТАНОЛАМИ́НЫ, кефалины, коламинфосфатиды, природные соединения из группы фосфатидов (класс липидов), сложные эфиры этаноламина (коламина) и диглицеридфосфорных (фосфатидовых) к-т. Различаются входящими в их состав жирными к-тами, из к-рых наиб. часто встречаются пальмитиновая, стеариновая, олеиновая и полиеновые C_{20}—C_{22} к-ты. Содержатся в нек-рых животных и растит. тканях, микроорганизмах; богата Ф. нервная ткань. Наряду с фосфатидилхолинами Ф.— осн. липидные компоненты биол. мембран. Поступающий с пищей или синтезируемый из серина и глицина этаноламин фосфорилируется АТФ в присутствии этаноламинфосфокиназы с образованием фосфорилэтаноламина, к-рый, взаимодействуя с цитидинтрифосфатом при участии этаноламинфосфатцитидилтрансферазы, образует цитидиндифосфатэтаноламин; последующая реакция с диглицеридом приводит к Ф.

ФОСФАТИ́ДОВЫЕ КИСЛО́ТЫ, фосфатидные кислоты, промежуточные соединения в метаболизме фосфолипидов. Присутствуют в незначит. кол-вах в животных и растит. тканях. Применяют как исходные соединения в химич. синтезе мн. групп фосфолипидов.

ФОСФАТИ́ДЫ, фосфолипиды, сложные липиды, в молекулах к-рых присутствует остаток фосфорной к-ты. Ф.— сложные эфиры фосфорной к-ты и глицерина или аминоспирта сфингозина, к-рые посредством эфирной или амидной связи соединены с остатками насыщенных и ненасыщенных жирных к-т. К важнейшим Ф. относятся: фосфатидилэтаноламины, фосфатидилхолины, фосфатидилглицерины, фосфатидилсерины, дифосфатидилглицерины (кардиолипин), фосфатидилинозиты. Входят в состав клеточных и субклеточных структур животных, растений и микроорганизмов. Наличие полярных и неполярных группировок в молекулах Ф. обусловливает своеобразие физико-химич. свойств и специфич. роль Ф. в построении и функционировании биол. мембран. Осн. роль в биосинтезе Ф. выполняют цитидиновые нуклеотиды, с помощью к-рых строятся фосфодиэфирные связи. Биосинтез осуществляется преим. в печени, тканях кишечника, почках, мышцах, в меньших кол-вах — в мозге. Катаболизм Ф. протекает под действием липаз (фосфолипазы A_1, A_2, C, D), катализирующих специфич. расщепление сложноэфирных и фосфодиэфирных связей. См. формулы в ст. *Липиды*.

ФОСФОЛИПА́ЗЫ, ферменты класса гидролаз; катализируют гидролиз фосфоглицеридов. В зависимости от места действия на фосфоглицерид различают Ф. А, В, С и D. Ф. А отщепляет остаток жирной к-ты в положении 2 (образующийся при этом токсич. лизофосфатид гидролизуется Ф. В), Ф. С вызывает гидролиз связи между глицерином и фосфорной к-той, а Ф. D катализирует отщепление спиртовой группы.

ФОСФОПРОТЕИ́ДЫ, фосфопротеины, сложные глобулярные белки, содержащие фосфатные группы, присоединённые обычно к остаткам серина и треонина полипептидной цепи. Широко распространены в живых организмах, участвуют в регуляции активности ядра, окислит. процессах в митохондриях, транспорте ионов в клетке. К Ф. относятся казеин молока и вителлин яичного желтка, ихтулин икры рыб, нек-рые ферменты (фосфоглюкомутаза, пепсин, нек-рые фосфатазы и др.).

ФОСФОРИЛА́ЗЫ, ферменты класса трансфераз, катализирующие реакции фосфоролиза олиго- и полисахаридов, а также нуклеозидов с образованием монофосфорных эфиров сахаров. Участвуют в регуляции распада («мобилизации») запасных углеводов: гликогена и крахмала; образующийся при этом глюкозо-1-фосфат вовлекается во мн. реакции обмена веществ и энергии.

ФОСФОРИЛИ́РОВАНИЕ, включение в молекулу остатка фосфорной к-ты (— PO_3H_2). В живых клетках осуществляется ферментами класса трансфераз (киназами, фосфомутазами, фосфорилазами), играет важную роль в обменных процессах, т. к. мн. соединения вступают в реакции обмена веществ только в фосфорилированной (активированной) форме. Катализируемое протеинкиназами Ф. белков (в частности, ферментов) выполняет регуляторную функцию. Первостепенное значение в энергетике живой клетки имеет Ф. АДФ с образованием АТФ, осуществляемое полиферментными системами за счёт окисления низкомол. соединений кислородом в дыхательной цепи (окислительное Ф.) или в анаэробных условиях (напр., гликолитическое Ф.). Энергия, аккумулированная в виде высокоэнергетич. связей АТФ, используется организмом для движения, синтеза необходимых веществ и т. п. У фотосинтезирующих организмов Ф. АДФ с образованием АТФ может также происходить при фотосинтезе (фотофосфорилирование).

● Северин Е. С., Кочеткова М. Н., Роль фосфорилирования в регуляции клеточной активности, М., 1985.

ФОСФОРО́ЛИЗ, ферментативное расщепление химич. связей в биоорганич. соединениях с участием фосфорной к-ты; сопровождается включением в образующиеся продукты фосфорильной группы ($—PO_3H_2$), осуществляется фосфорилазами. Важнейшей реакцией Ф. в животном организме является катализируемое гликогенфосфорилазой расщепление гликозидных связей гликогена с образованием глюкозо-1-фосфата (см. *Гликолиз*), а также Ф. крахмала у растений. Фосфоролитическому расщеплению могут подвергаться также фосфодиэфирные (в нуклеиновых к-тах), углерод-углеродные (в ксилулозо-5-фосфате), углерод-азотные (в цитруллине) и др. связи. Ф. играет важную роль в энергетике и метаболизме живой клетки.

ФОСФОТРАНСФЕРА́ЗЫ, то же, что *киназы*. Кроме того, к Ф. относят ферменты, катализирующие внутримол. перенос фосфорильного остатка (см. *Мутазы*).

ФОТО... (от греч. phō̃s, род. падеж phōtós — свет), часть сложных слов, указывающая на отношение к свету, действию света, напр. *фоторецепторы*, *фотосинтез*.

ФОТОБИОЛО́ГИЯ (от *фото...* и *биология*), раздел биологии, изучающий процессы, протекающие в организмах под действием видимого, УФ и ближнего инфракрасного излучения. Начало Ф. было положено в 18—19 вв. открытием фотосинтеза, разработкой основ теории цветового зрения, изучением природных явлений, связанных с участием света (фотопериодизм, фототаксисы и др.). Однако как самостоят. науч. направление Ф. сформировалась лишь во 2-й пол. 20 в. благодаря развитию квантовой теории излучения, к-рая составляет физич. основу Ф., а также прогрессу в биохимии, биофизике, физиологии. Фундаментальные исследования А. Н. Теренина и его школы в области спектроскопии, фотохимии сложных молекул стимулировали развитие Ф. в СССР. Осн. проблемы Ф.: выяснение принципов преобразования энергии квантов света в энергию химич. связей и в электрич. потенциал на биомембранах, сопряжение фотохимич. и «темновых» ферментативных стадий в фотобиол. процессах, изучение мол. организации фоторецепторов и их функции, выяснение причин высокой эффективности фотобиол. процессов.

Исследования в области Ф. связаны с решением важных практич. проблем — повышением продуктивности фотосинтеза с.-х. растений, использованием солнечной энергии и созданием искусств. систем на основе принципов фотобиол. явлений, применением лазерного излучения в биологии, фототерапии и др.

● Теренин А. Н., Фотоника молекул красителей и родственных органических соединений, Л., 1967; Конев С. В., Волотовский И. Д., Фотобиология, 2 изд., Минск, 1979.

ФОТОДИНАМИ́ЧЕСКОЕ ДЕ́ЙСТВИЕ, повреждение биол. структур и нарушение их функций при поглощении света пигментом или красителем (акридины, антрахиноны, ряд порфиринов, рибофлавин и др.) в присутствии кислорода. В качестве субстрата реакции могут служить самые разнообразные органич. вещества, поэтому к Ф. д. чувствительны мн. структуры и функции на уровне организма, клетки и молекулы. Так, Ф. д. может вызывать эритему и кожные воспалит. процессы (фотодерматозы) при нанесении на кожу активных красителей, интоксикацию при поглощении света свободными порфиринами крови (при нарушении порфиринового обмена). Известны отравления животных при поедании ими растений, содержащих фотодинамически активный пигмент (напр., гиперицин в зверобое). Возможно развитие канцерогенных процессов при Ф. д. в пигментированных образованиях. На клеточном уровне Ф. д. проявляется стимуляцией и торможением деления клеток, мутагенными эффектами, бактерицидным действием, повреждением биомембран. Известно влияние Ф. д. на физиол. и биохимич. процессы (дыхание, окислит. фосфорилирование, фотосинтез). В основе мн. эффектов лежит повреждение молекул белков (ферментов) вследствие Ф. д. окисления входящих в них аминокислот. Действие на генетич. аппарат, бактерии, вирусы обусловлено инактивацией нуклеиновых к-т, происходящей в результате разрушения азотистых оснований.

ФОТОДЫХА́НИЕ, световое дыхание, совокупность процессов, происходящих в растит. клетках под действием света, в результате к-рых поглощается кислород и выделяется CO_2. Механизм Ф. и участвующие в нём ферменты изучены недостаточно. Полагают,

что при Ф. восстановленные вещества, к-рые образуются при переносе электронов в процессе фотосинтеза, могут окисляться в реакциях взаимопревращений гликолевой и глиоксиловой к-т. У нек-рых растений Ф. идёт весьма интенсивно — на него расходуется до 50% образуемого при фотосинтезе НАДФ·Н; у ряда тропич. растений Ф. вообще не наблюдается. Полагают, что избират. подавление Ф. с помощью специфич. ингибиторов могло бы увеличить продуктивность ряда с.-х. растений.

ФОТОНА́СТИЯ (от *фото...* и *настии*), движение органа растения, вызываемое изменением интенсивности света. См. *Настии*.

ФОТОПЕРИОДИ́ЗМ (от *фото...* и греч. períodos — круговращение, чередование), реакция организмов на суточный ритм освещения, т. е. на соотношение светлого (длина дня) и тёмного (длина ночи) периодов суток, выражающаяся в изменении процессов роста и развития. Ф. присущ растениям и животным.

У растений систематическое и разностороннее изучение Ф. началось в 1920-х гг. Ф.— приспособительная реакция к комплексу сезонных изменений внеш. условий. Одним из проявлений Ф. является фотопериодич. реакция зацветания. В зависимости от реакции на длину дня, ускоряющей зацветание, растения делятся на длиннодневные (молодило, белена, хлебные злаки и др.), короткодневные (табак, рис, просо, соя, конопля и др.) и нейтральные (гречиха, горох и др.). Длиннодневные растения распространены в осн. в умеренных и приполярных широтах, короткодневные — в областях ближе к субтропикам. Органы восприятия фотопериода — листья. Осн. результат Ф.— образование в разных органах растений фитогормонов, влияющих на цветение, образование клубней, луковиц, корнеплодов и т. д. и на физиол. процессы (напр., переход к покою, засухоустойчивость). Используя Ф., можно регулировать процессы роста и развития растений, в частности цветения, что применяется в селекции.

У животных Ф. контролирует наступление и прекращение брачного периода, плодовитость, осенние и весенние линьки, переход к зимней спячке, миграции и мн. др. Он генетически обусловлен и связан с биол. ритмами (циркадными). Хотя биохимич. и физиол. основы Ф. во многом неясны, очевидно, что в формировании фотопериодич. реакций участвуют нервные и гормональные механизмы. Знание особенностей Ф. позволяет прогнозировать динамику численности, регулировать её, управлять развитием животных при искусственном их выращивании и т. д.

● Мошков Б. С., Фотопериодизм растений, Л.— М., 1961; Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н., Цветение и его фотопериодическая регуляция, М., 1973; Тыщенко В.П., Физиология фотопериодизма насекомых, «Тр. Всес. энтомол. о-ва», 1977, т. 59.

ФОТОРЕАКТИВА́ЦИЯ, уменьшение повреждающего действия УФ-излучения на живые клетки при последующем воздействии на них ярким видимым светом. Возникла в процессе эволюции как защитное приспособление от губительного действия УФ компонента солнечного излучения и является одной из важнейших форм *репарации* живых организмов от повреждений их генетич. аппарата.

ФОТОРЕЦЕ́ПТОРЫ (от *фото...* и *рецепторы*), светочувствит. и световоспринимающие образования, способные генерировать физиол. (нервный, рецепторный) сигнал в ответ на поглощение квантов света. В широком смысле под Ф. понимают все светочувствит. образования. К ним относят хлоропласты растений, пластиды водорослей, хроматофоры бактерий и др. структуры, содержащие пигменты и обеспечивающие фотобиол. процессы (фотосинтез, фототропизм, фотопериодизм и др.). У животных Ф. также представлены разл. структурами — от сигмы одноклеточных организмов и одиночных, рассеянных по телу светочувствит. клеток (черви, ланцетник) до высокоспециализир. зрит. клеток глаза беспозвоночных и позвоночных. У беспозвоночных Ф. служат удлинённые светочувствит. ретинулярные клетки, у позвоночных и человека — палочки и колбочки. Светочувствит. элементом Ф. служит фоторецепторная мембрана, содержащая зрит. пигменты. См. также *Зрения органы*, *Фоторецепция*.

ФОТОРЕЦЕ́ПЦИЯ (от *фото....* и *рецепция*), восприятие света одноклеточными организмами или специализир. образованиями — фоторецепторами. Ф.— одно из осн. фотобиол. явлений, в к-ром свет выступает как источник информации. К сравнительно простым формам Ф. относят фототропизм, фототаксис (см. *Таксисы*), фотокинезис (ненаправленное увеличение или уменьшение подвижности организма в ответ на изменения степени освещённости). У простейших примитивная фоторецепторная система состоит из глазного пятнышка и жгутика, т. е. рецептора и эффектора. Диффузная световая чувствительность свойственна большинству беспозвоночных и нек-рым позвоночным (отд. виды рыб и земноводных). Неспециализир. светочувствит. элементы могут быть разбросаны по всему телу или сконцентрированы на его поверхности и в глубине. Высшая форма Ф.— зрение, осуществляемое спец. органами разл. степени сложности у мн. беспозвоночных и позвоночных. Зрит. Ф. происходит в фоторецепторах сетчатки глаза. Физико-химич. механизм зрит. Ф. в принципе одинаков у всех животных. Он основан на реакции фотоизомеризации хромофора зрит. пигмента и последующем изменении конформации его белковой части. Фотоиндуцированные перестройки в зрит. пигменте инициируют ферментативные и ионные процессы в зрит. клетке и приводят к возникновению рецепторного потенциала — электрич. сигнала, к-рый передаётся затем в центр. отделы зрительной системы.

● Островский М. А., Фоторецепторные клетки, М., 1978; Грибакин Ф. Г., Механизмы фоторецепции насекомых, Л., 1981.

ФОТОСИ́НТЕЗ (от *фото...* и греч. sýnthesis — соединение), образование клетками высших растений, водорослей и нек-рыми бактериями органич. веществ при участии энергии света. Происходит с помощью пигментов (хлорофиллов и нек-рых других), присутствующих в хлоропластах и хроматофорах клеток. В основе Ф. лежит окислит.-восстановит. процесс, в к-ром электроны переносятся от донора-восстановителя (вода, водород и др.) к акцептору (CO_2, ацетат) с образованием восстановленных соединений (углеводы) и выделением O_2, если окисляется H_2O (фотосинтезирующие бактерии, использующие иные, чем вода, доноры, кислород не выделяют).

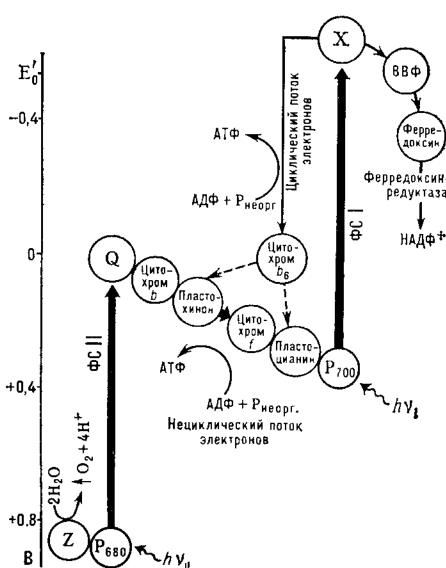
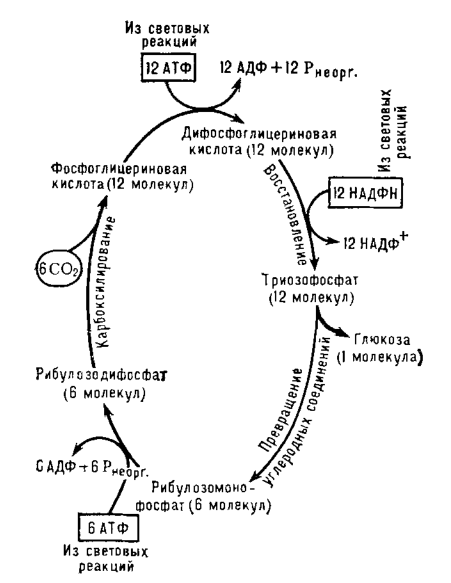


Схема двух фотохимических систем (ФС I и ФС II) фотосинтеза. E'_0 — окислительно-восстановит. потенциал при pH 7 (в вольтах), Z — донор электронов для ФС II, P_{680} — энергетическая ловушка и реакционный центр ФС II (светособирающая антенна этого центра включает молекулы хлорофилла *a*, хлорофилла *b*, ксантофиллы), Q — первичный акцептор электронов в ФС II, АДФ — аденозиндифосфат, $P_{неорг.}$ — неорганич. фосфат, АТФ — аденозинтрифосфат, P_{700} — энергетическая ловушка и реакционный центр ФС I (светособирающая антенна этого центра включает молекуллы хлорофилла *a*, хлорофилла *b*, каротин), ВВФ — вещество, восстанавливающее ферредоксин.

Преобразование энергии света в энергию химич. связей начинается в спец. структурах — реакционных центрах (РЦ). Они состоят из молекул хлорофилла *a* (у бактерий — бактериохлорофилла, у галобактерий — бактериородопсина), выполняющих функцию фотосенсибилизаторов, пигмента феофитина, связанных с ними доноров и акцепторов электронов и нек рых других соединений.

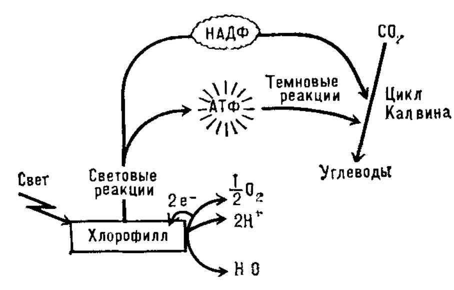
В Ф. высших растений, водорослей и цианобактерий участвуют две последоват. фотореакции с разл. РЦ. При поглощении квантов пигментами фотосистемы II (ФС II) происходит перенос электронов от воды к промежуточному акцептору и через цепь переноса электронов к РЦ фотосистемы I (ФС I). Возбуждение ФС I сопровождается переносом электрона на вторую ступень (через промежуточный акцептор и ферредоксин к НАДФ+). В РЦ сосредоточена лишь небольшая (≈1%) часть хлорофилла, непосредственно участвующая в преобразовании энергии поглощённых фотонов в энергию химич. связей, основная его масса и дополнит. (сопровождающие) пигменты выполняют роль светособирающей антенны. Неск. десятков или сотен таких молекул, собранных в т. н. фотосинтетич. единицы, поглощают кванты и передают возбуждение на пигментные молекулы РЦ. Это значительно повышает скорость Ф. даже при невысоких интенсивностях света. В РЦ происходит образование первичных восстановителя и окислителя, к-рые затем инициируют цепь последоват. окислит.-восстановит. реакций, и энергия в итоге запасается в восстановленном никотинамидадениндинуклеотидфосфате (НАДФ·Н) и АТФ (фотосинтетич. фос-



Упрощённая схема цикла Калвина — пути фиксации углерода при фотосинтезе.

форилирование) — осн. продуктах фотохимич. световых стадий Ф.

Продукты первичных стадий Ф. высших растений и водорослей, в к-рых запасена энергия света, используются в дальнейшем в цикле фиксации CO_2 и превращении углерода в углеводы (т. н. цикл Калвина). CO_2 присоединяется к рибулозодифосфату с участием фермента рибулозодифосфаткарбоксилазы. Из полученного шестиуглеродного соединения образуется трёхуглеродная (C_3) фосфоглицериновая к-та (ФГК), восстанавливаемая затем с использованием АТФ и НАДФ·Н до трёхуглеродных сахаров (триозофосфатов), из к-рых и образуется конечный продукт Ф. — глюкоза. Вместе с тем часть триозофосфатов претерпевает процесс конденсации и перестроек,



Продукты световых и темновых реакций фотосинтеза.

превращаясь в рибулозомонофосфат, к-рый фосфорилируется с участием «светового» АТФ до рибулозодифосфата — первичного акцептора CO_2, что и обеспечивает непрерывную работу цикла. В нек-рых растениях (кукуруза, сахарный тростник и др.) первоначальное превращение углерода идёт не через трёхуглеродные, а через четырёхуглеродные соединения (C_4-растения, C_4-метаболизм углерода). Акцептором CO_2 в клетках мезофилла таких растений служит фосфоенолпируват (ФЕП). Продукты его карбоксилирования — яблочная или аспарагиновая к-ты диффундируют в обкладочные клетки сосудистых пучков, где декарбоксилируются с освобождением CO_2, к-рый и поступает в цикл Калвина. Преимущества такого «кооперативного» метаболизма обусловлены тем, что ФЕП-карбоксилаза при низкой концентрации CO_2 более активна, чем рибулозодифосфаткарбоксилаза, и, кроме того, в обкладочных клетках с пониженной концентрацией O_2 слабее выражено фотодыхание, связанное с окислением рибулозофосфата, и сопутствующие ему потери энергии (до 50%). C_4-растения привлекают внимание исследователей высокой фотосинтетич. продуктивностью.

Ф. — единств. процесс в биосфере, ведущий к увеличению свободной энергии биосферы за счёт внеш. источника — Солнца и обеспечивающий существование как растений, так и всех гетеротрофных организмов, в т. ч. и человека. Ежегодно в результате Ф. на Земле образуется 150 млрд. т органич. вещества и выделяется ок. 200 млрд. т свободного O_2. Кругооборот O_2, углерода и др. элементов, вовлекаемых в Ф., создал и поддерживает совр. состав атмосферы, необходимый для жизни на Земле. Ф. препятствует увеличению концентрации CO_2 в атмосфере, предотвращая перегрев Земли (вследствие т. н. парникового эффекта). Кислород Ф. необходим не только для жизнедеятельности организмов, но и для защиты живого от губительного коротковолнового УФ-излучения (кислородно-озоновый экран атмосферы). Запасённая в продуктах Ф. энергия (в виде разл. видов топлива) является осн. источником энергии для человечества. Предполагается, что в энергетике будущего Ф. может занять одно из первых мест в качестве неиссякаемого и незагрязняющего среду источника энергии (создание «энергетич. плантаций» быстрорастущих растений с последующим использованием растит. массы для получения тепловой энергии или переработки в высококачеств. топливо — спирт). Не менее важна роль Ф. как основы получения продовольствия, кормов, технич. сырья. Несмотря на высокую эффективность начальных фотофизич. и фотохимич. стадий (ок. 95%), в урожай переходит лишь менее 1—2% солнечной энергии; потери обусловлены неполным поглощением света, лимитированием процесса на биохимич. и физиол. уровнях. Обеспечение растений водой, минеральным питанием, CO_2, селекция сортов с высокой эффективностью Ф., создание благоприятной для светопоглощения структуры посевов и др. пути используют в целях реализации значит. резервов фотосинтетич. продуктивности.

Для ряда культур оправдано выращивание при полном или частичном искусств. освещении, биотехнол. способы получения растит. массы (особенно одноклеточных организмов), аквакультура для нек-рых водорослей, и т. п. В связи с этим особенно актуальными становятся разработка теоретич. основ управления Ф., исследование Ф. как целостного процесса, закономерностей его регулирования и адаптации к внеш. условиям.

● Красновский А. А., Преобразование энергии света при фотосинтезе, молекулярные механизмы, М., 1974; Белл Л. Н., Энергетика фотосинтезирующей растительной клетки, М., 1980; Физиология фотосинтеза, М., 1982; Холл Д. О., Рао К. В., Фотосинтез, пер. с англ., М., 1983; Клейтон Р., Фотосинтез, пер. с англ., М., 1984; Эдвардс Дж., Уокер Д., Фотосинтез C_3 и C_4 растений. Механизмы и регуляция, пер. с англ., М., 1986; Photosynthesis, v. 1—2, N. Y., 1982.

ФОТОТРОПИ́ЗМ (от *фото*... и *тропизмы*), ростовые изгибы органов растений под влиянием одностороннего освещения. Стебли обычно обнаруживают положительный Ф., корни нек-рых растений — отрицательный, листья — поперечный. Предполагают, что в рецепции света принимают участие каротиноиды и флавины.

ФОТОТРО́ФНЫЕ МИКРООРГАНИ́ЗМЫ (от *фото*... и ...*троф*), фотосинтезирующие микроорганизмы, используют энергию света для биосинтеза компонентов клеток и др. энергозависимых процессов, что обеспечивает рост. Пурпурные и зелёные бактерии, цианобактерии, прохлорофиты (Prochlorales), нек-рые галобактерии (*Halobacterium*), а также мн. эукариотные организмы из разных отделов водорослей (диатомовые, эвгленовые, пирофитовые, золотистые, жёлтозелёные и др.). Фотосинтез у всех Ф. м. (исключение галобактерии), как и у высших растений, идёт с участием хлорофиллов. У галобактерий аналогичную функцию выполняет белковый комплекс, наз. бактериородопсином. У цианобактерий и водорослей фотосинтез идёт с выделением O_2. У остальных Ф. м. при фотосинтезе O_2 не образуется, поскольку вместо H_2O в качестве доноров электронов они используют сульфиды, тиосульфат, H_2, органич. вещества. Большинство Ф. м. — автотрофы. Но нек-рые активно ассимилируют органич. соединения и даже нуждаются для роста в их присутствии (галобактерии, отдельные виды пурпурных бактерий). Мн. фототрофные бактерии усваивают мол. азот. Ф. м. широко распространены в водоёмах. Активно участвуют в накоплении органич. веществ, а также в круговороте серы и азота в природе.

ФРАГМИ́ДИУМ (*Phragmidium*), род ржавчинных грибов. Пикнии располагаются под кутикулой верх. стороны листа, плоские. Эцидии без перидия. Уредоспоры с неск. ростковыми порами. Телейтоспоры многоклеточные (из 3—22 клеток), тёмно-бурые или чёрные, на бесцветных ножках. Однохозяинные паразиты розовых. Ок. 60 видов; *P. rubi-idaei* вызывает ржавчину малины, *P. disciflorum* и *P. rosaepimpinellifoliae* — ржавчину роз.

ФРАГМОПЛА́СТ (от греч. phragmós — перегородка и plastós — вылепленный, оформленный), внутриклеточная пластинка, зачаток клеточной стенки, возникающий в делящихся клетках подавляющего большинства растений на стадии телофазы митоза. Сначала в центральной области веретена деления появляются образующиеся из мембран комплекса Гольджи многочисл. пузырьки, содержащие пектиновые вещества. В результате увеличения их числа и постепенного слияния друг с другом в направлении от центра к периферии клетки возникают длинные плоские мешочки — т. н. мембранные цистерны, к-рые, сливаясь с плазматич. мембраной, делят материнскую клетку на две дочерние.

ФРА́ЧНИКИ, стеблееды (*Lixus*), род жуков сем. долгоносиков. Дл. 5—30 мм. Тело узкое, удлинённое. Ок. 500 видов, распространены по всей Палеарктике; в СССР — ок. 90 видов. Развиваются на травянистых растениях, особенно на сложноцветных, маревых и зонтичных. Личинки выгрызают ходы внутри стеблей. Повреждают свёклу, морковь, петрушку, тмин. Часто встречается обык-

новенный Ф. (*L. iridis*), дл. 12—23 мм. См. рис. 25 в табл. 29.

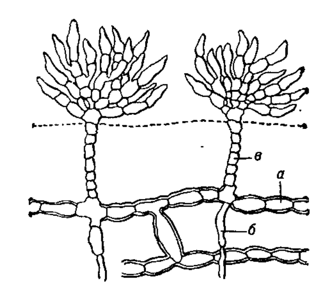
ФРЕАТОФИ́ТЫ (от греч. phréar, род. падеж phréatos — колодец, бассейн и ...*фит*), растения с глубоко расположенной корневой системой, использующие в качестве источника влаги грунтовые воды. Классич. пример Ф.— финиковая пальма, растущая в оазисах. Ф. могут быть индикаторами глубины залегания грунтовых вод и степени их засоления (напр., солодка голая — *Glycyrrhiza glabra*). Растения пустынь и полупустынь, напр. верблюжья колючка, гребенщик, чий (*Lasiagrostis*). Ср. *Омброфиты*.

ФРЕГА́ТОВЫЕ (Fregatidae), семейство морских пеликанообразных. Дл. 78—104 см. Клюв длинный, сильно загнутый на конце. Крылья узкие, длинные (до 2 м в размахе), несущая поверхность их по отношению к массе тела больше, чем у к.-л. других птиц. Пальцы с длинными когтями, перепонки соединяют лишь основания пальцев. Полёт лёгкий, красивый, на воду отдыхать не садятся (копчиковая железа слабо развита, оперение легко намокает). Единств. род (*Fregata*), 5 пантропич. видов, на океанич. о-вах. В СССР на Д. Восток залетал фрегат-ариель (*F. ariel*). Гнездятся Ф. группами на деревьях, скалах или на земле. В кладке 1, редко 2 яйца. Питаются рыбой, мор. беспозвоночными, выхватывая их на лету из воды. Селятся рядом с колониями олуш и др. мор. птиц, часто разбойничают, отнимая добычу или похищая птенцов. Два вида в Красной книге МСОП. См. рис. 3 при ст. *Пеликанообразные*.

ФРИГА́НА (от греч. phrýganon — хворост), формация низкорослых ксероморфных полукустарников, характерная для Центр. и Вост. Средиземноморья (доходит на восток до Закавказья). В богатой флоре Ф. преобладают сильно пахучие виды из родов тимьян, лаванда, шалфей, розмарин, а также виды астрагала, аспарагуса, цмина. Ф. возникают на месте вырубленных жестколистных лесов или маквиса на каменистых и щебнистых почвах, но имеются и первичные Ф. Издавна используются как пастбища.

ФРИ́НЫ, жгутоногие пауки (Amblypygi), отряд паукообразных. Дл. до 45 мм; длина туловища меньше его ширины. Головогрудь широкая, покрыта цельным щитом с 8 парами глаз. Короткое брюшко без хвостовой нити. Хелицеры без клешней. Педипальпы крупные, хватательные. Ноги первой пары удлинённые, жгутиковидные. Осеменение сперматофорами, наружно-внутреннее. Яйцекладущие. Ок. 770 видов, во влажных тропич. лесах. Питаются насекомыми. См. рис. 3 при ст. *Паукообразные*.

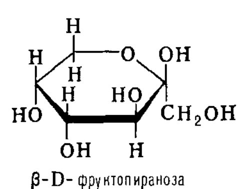
ФРИТЧИЕ́ЛЛА (*Fritschiella*), род улотриксовых водорослей. Слоевище из однорядных нитей, развивающихся в почве, отходящих от них вниз бесцветных ризоидов и вертикальных ветвящихся нитей, возвышающихся над почвой. Бесполое размножение зооспорами, половой процесс — изогамия. Цикл развития изоморфный. Из зиготы (без периода покоя или после него) формируется новое слоевище. Мейоз — при образовании зооспор. По-видимому, 1 вид — Ф. клубневидная (*F. tuberosa*), в тропических и субтропических зонах. Нек-рые считают Ф. предшественником наземных растений.



Фритчиелла клубневидная: *а* — стелющиеся нити; *б* — ризоиды; *в* — вертикальные нити.

ФРОНТА́ЛЬНЫЙ (франц. frontal — лобовой, от лат. frons, род. падеж frontis — лоб), лобный, относящийся ко лбу, параллельный его поверхности; Ф. плоскость проходит перпендикулярно сагиттальной и поперечной плоскостям, делит тело на вентральную и дорсальную части. Ср. *Сагиттальный*. Рис. см. в ст. *Тело*.

ФРУКТО́ЗА, фруктовый сахар, левулоза, моносахарид из группы гексоз (кетогексоз). Широко распространена в природе: в свободном виде содержится в зелёных частях растений, плодах, мёде (более 50%), в фуранозной форме (в водных растворах существует в пиранозной форме) входит в состав олигосахаридов (мелецитозы, бифуркозы, раффинозы, стахиозы), полисахаридов (инулин, флеаны, бактериальные леваны). Участвует в поддержании тургора растит. клеток. Фосфаты D-Ф. (фруктозо-1,6-дифосфат и фруктозо-6-фосфат) — промежуточные продукты темновой фазы фотосинтеза, гликолиза, спиртового брожения. Ф. значительно слаще др. сахаров. Применяют в пищ. пром-сти и медицине.



β-D-фруктопираноза

ФУЗА́РИУМ (*Fusarium*), род гифомицетов. Конидиеносцы короткие, неправильно ветвящиеся, с мутовками конидиогенных клеток, одиночные или сгруппированные в подушечки — спородохии. Конидии бесцветные, часто погружены в скопление слизи, многоклеточные или 1—2-х клеточные, одиночные или в цепочках. Мицелий пушистый, белый или разл. оттенков жёлтого и красного цвета. Паразиты растений (вызывают фузариозное увядание растений — вилт) или сапротрофы в почве и на растит. остатках. Ок. 60 видов. Распространены широко. Наиб. известны *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum* — возбудители фузариоза злаков; *F. oxysporum*, вызывающий вилт хлопчатника, льна, овощных и декор. культур; *F. solani*, вызывающий гниль клубней картофеля. Мицелий *F. aquaeductuum*, обитающего в воде, разрастаясь, может вызвать закупорку водопроводных труб. Отд. виды образуют токсины, антибиотики, фитогормоны (гиббереллины). Нек-рые виды имеют сумчатую стадию, относящуюся к родам *Gibberella*, *Nectria*, *Calonectria* и др. (пиреномицеты).

● Билай В. И., Фузарии, 2 изд., К., 1977.

ФУКО́ЗА, 6-дезоксигалактоза, моносахарид. L-Ф.— компонент растит. и бактериальных полисахаридов, групповых веществ крови (детерминанта H-группового вещества), олигосахаридов молока. D-Ф. входит в состав нек-рых растит. гликозидов. Биосинтез D-Ф. осуществляется в растениях из уридиндифосфат-D-глюкозы, в бактериях — из гуанозиндифосфат-D-маннозы.

ФУКОКСАНТИ́Н, жёлтый пигмент бурых, золотистых и диатомовых водорослей из группы каротиноидов. Сопровождающий пигмент при фотосинтезе, передаёт поглощённую энергию света на хлорофилл.

ФУКОСТЕРИ́Н, наиболее распространённый стерин мор. бурых водорослей. Биогенетич. предшественник нек-рых фитостеринов (напр., клионастерина у хлореллы и *антеридиола*.

ФУ́КУС (*Fucus*), род циклоспоровых водорослей. Слоевища многолетние, дл. 2—100 (до 200) см, кустистые, ветви плоские, с ребром. В оогониях по 8 яйцеклеток. Ок. 15 видов, в морях сев. полушария; в СССР — 4 вида. Образуют обширные заросли в литорали, используются для произ-ва альгинатов и кормовой муки. См. рис. 1 в табл. 9.

ФУМА́РОВАЯ КИСЛОТА́, дикарбоновая к-та. В свободном виде присутствует в высших растениях (повилике и др.), нек-рых видах грибов, лишайниках. Образуется при сбраживании сахаров нек-рыми плесневыми грибами. Микроорганизмы синтезируют Ф. к. из уксусной к-ты или этилового спирта. В обмене веществ у животных, растений и микроорганизмов участвует в виде солей — фумаратов — промежуточных продуктов цикла трикарбоновых к-т, биосинтеза аспарагиновой к-ты у растений и микроорганизмов, продуктов окисления тирозина и фенилаланина, побочных продуктов цикла мочевины и биосинтеза адениловых нуклеотидов.

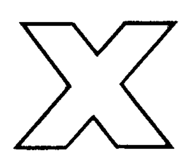
ФУНДА́ЛЬНЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от лат. fundus — дно), донные железы, трубчатые железы, расположенные в слизистом слое дна и стенок желудка позвоночных. Составляют осн. часть его желёз. Ф. ж. земноводных и особенно пресмыкающихся содержат большое число слизистых клеток. У птиц Ф. ж. сильно ветвятся и образуют пакеты желёз. У млекопитающих клетки Ф. ж. дифференцируются на главные, синтезирующие пепсиноген, добавочные, выделяющие мукоидный секрет, и париетальные (обкладочные), участвующие в выработке соляной к-ты. Ф. ж. парами или группами впадают в желудочные ямки, клетки к-рых выделяют гликопротеины и сиаломуцин, защищающие слизистую оболочку от самопереваривания и вторжения инфекции. Помимо экзокринных в Ф. ж. есть эндокринные клетки, выделяющие в кровь гистамин. Число Ф. ж. у человека достигает 35 млн., ср. длина каждой железы — 0,65 мм.

ФУНИ́КУЛУС (лат. funiculus — канатик, верёвка), семяножка, часть семязачатка, соединяющая его с плацентой. Ф. может быть длинным (напр., у видов сем. амарантовых, крестоцветных), даже закрученным вокруг семяпочки (у свинчатки, опунции), или коротким (напр., у злаков). По оси Ф. проходит в семяпочку тяж проводящей ткани. См. рис. при ст. *Семязачаток*.

ФУРАНО́ЗЫ, циклич. формы моносахаридов, содержащих пятичленный тетрагидрофурановый цикл. В водных р-рах концентрация фуранозных форм моносахаридов незначительна. Способность образовывать фуранозный цикл хорошо выражена у D-рибозы. Гликозиды,

в к-рых углеводная часть представлена Ф., наз. фуранозидами. К назв. моносахаридов, существующих в форме Ф., прибавляется окончание ...фураноза, напр. глюкофураноза — глюкоза в форме Ф.

ФЭОЗООСПО́РОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Phaeozoosporophyceae), класс бурых водорослей. Цикл развития с чередованием поколений, как изоморфный, так и гетероморфный; спорофит и гаметофит — самостоятельно существующие особи. При образовании зооспор или спор происходит мейоз. Половой процесс изо-, анизо- или оогамия. Микроскопические, в т. ч. растущие в слоевищах др. водорослей, и с крупными слоевищами тканевого строения. 230 родов, ок. 150 видов. К Ф. в. относится ок. 80% родов и видов бурых водорослей, в т. ч. кутлериевые водоросли и ламинаривые водоросли.



ХАЗМОГА́МИЯ, хасмогамия (от греч. chásma — зияние, зев и *...гамия*), опыление в цветках с раскрытым околоцветником; приспособление к перекрёстному опылению. У мн. растений с хазмогамными цветками иногда наблюдается самоопыление, напр. у гороха и др. мотыльковых в бутонах перед распусканием цветка, у иван-чая в конце цветения в качестве резервного опыления. Самоопыление до распускания цветков свидетельствует о переходе растения к *клейстогамии*.

ХАЛА́ЗА (от греч. chálaza — узелок, бугорок), базальная часть семязачатка, где объединяются в единую структуру основания нуцеллуса, интегументов и фуникулюса. Разросшаяся массивная Х. характерна для мн. однодольных (пальмы, злаки) и нек-рых двудольных (молочайные, лютиковые). У растений-паразитов Х. представлена 2—3 клетками. См. рис. при ст. *Семязачаток*.

ХАЛАЗОГА́МИЯ (от *халаза* и *...гамия*), базигамия, проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок при оплодотворении через халазу. Х. присуща эволюционно продвинутым группам покрытосеменных и является одним из признаков специализации. Ср. *Порогамия*.

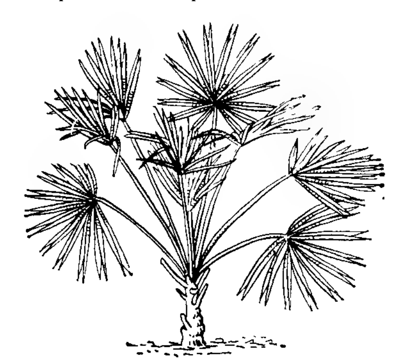
ХАЛЬКО́ГРАФ, еловый гравер, гравер обыкновенный (*Pityogenes chalcographus*), жук-короед рода граверов. Дл. 1,6—2,9 мм. Тело чёрно-бурое, надкрылья с «тачкой», несущей по 3 зубца с каждой стороны. Распространён по всей Евразии, в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке. Обитает под корой больных и ослабленных деревьев ели, реже др. хвойных, выбирая участки с тонкой корой. Может причинять значит. вред лесу. См. рис. 35 в табл. 29.

ХАЛЬЦИ́ДЫ (Chalcidoidea), надсемейство паразитич. перепончатокрылых из группы наездников. Включает по разным системам от 19 до 27 сем. (неск. десятков тыс. видов), в СССР — ок. 10 тыс. видов из 18—22 сем. Дл. 0,2—10 мм. Окраска часто с металлич. отливом. Для Х. характерно редуцированное жилкование крыльев. Есть бескрылые формы. Личинки преим. паразитические, встречаются вторично растительноядные (напр., семяеды). Среди большинства семейств Х. известны экто- и эндопаразиты личинок разл. групп насекомых с полным превращением, другие паразитируют в яйцах (напр., трихограммы) и в куколках (*Pteromalus puparum* — паразит куколок белянок). Паразитируют Х. (напр., афелинусы, энциртиды) и в теле насекомых с неполным превращением — червецов, щитовок, тлей. Нек-рые Х.— вторичные паразиты полезных энтомофагов. Ряд Х., напр. толстоножки (род *Eurytoma* и др.), повреждают злаки, абрикос, сливу, алычу и др. Мн. Х., особенно паразиты щитовок и ложнощитовок, а также яйцееды, используются в биол. защите. См. рис. 5 в табл. 25.

● Никольская М. Н., Хальциды фауны СССР (Chalcidoidea), М.— Л., 1952.

ХАМЕЛЕО́НЫ (Chamaeleontidae), семейство ящериц (иногда их выделяют в отд. подотряд). Туловище сильно сжатое с боков, с короткой шеей и обычно длинным и цепким хвостом. Покрыто роговыми зёрнышками и бугорками. Дл. тела до 60 см. На голове у мн. видов роговые и кожные выросты (гребни, бугры, заострённые рога). Ноги длинные, пятипалые. Пальцы расположены группами (по 2—3 в кожных чехлах), отчего кисть и стопа имеют вид щипцов. Язык длинный, способен далеко выбрасываться для захвата добычи. Глаза большие, с толстыми сросшимися веками и маленьким центр. отверстием для зрачка; движения глаз независимы друг от друга. Окраска тела может быстро меняться (отсюда назв.). 4 рода, ок. 90 видов, гл. обр. в Африке и на о. Мадагаскар; встречаются в Зап. и Юж. Азии, 1 вид — в Юж. Европе. Обитают обычно на деревьях и кустарниках. Малоподвижны, подолгу сидят, обхватив ветку пальцами и хвостом и время от времени схватывая языком добычу. Питаются гл. обр. разл. насекомыми, а также др. мелкими беспозвоночными. Крупные виды могут поедать мелких птиц и ящериц. Большинство яйцекладущие (в кладке до 35 яиц), нек-рые яйцеживородящие (до 14 детёнышей). См. рис. 14 в табл. 42.

ХАМЕРО́ПС (*Chamaerops*), род пальм. Низкорослые (2—3 м), многоствольные, реже одноствольные (выс. до 6 м) деревья с кроной из веерных листьев с колючими черешками. Цветки однополые, мелкие, ветроопыляемые, в ветвистых соцветиях. Плод — ягода. 1 вид — Х. приземистый (*C. humilis*), в Зап. Средиземноморье, единств. вид пальм в Европе (Испания, Юж. Франция). Образует обширные заросли (пальмитовые гарриги). Из волокна листьев изготовляют канаты, верёвки, мешковину. Выращивают как декор. растение, в СССР — в парках на Юж. берегу Крыма, Черномор. побережья Кавказа, где он выносит кратковрем. морозы (до —14 °С) и регулярно плодоносит.



Хамеропс приземистый.

ХАМЕФИ́ТЫ (от греч. chamái — на земле и *...фит*), жизненная форма растений, почки возобновления к-рых находятся невысоко над поверхностью почвы (на 20—30 см) и, как правило, зимой защищены снежным покровом. Кустарнички, полукустарники, полукустарнички, нек-рые многолетние травы (напр., зеленчук), мхи. Х. господствуют в тундрах, высокогорьях, пустынях, нек-рых средиземномор. типах растительности (фригана, томилляры). См. также *Жизненная форма*.

ХАМСА́, общее назв. черноморского (*Engraulis encrasicolus ponticus*) и азовского (*E. e. maeoticus*) подвидов европейского анчоуса. Черноморская Х., дл. до 13—15 см, постоянно обитает в Чёрном м., летом рассеяна в верх. слоях воды по его акватории, зимой — на глуб. до 70—80 м. Зимует у берегов Грузии и Юж. Крыма. Азовская Х., дл. до 10—14 см, проводит в Азовском м. только лето, зимует в Чёрном м., в р-не Новороссийска или немного южнее. Самая многочисл. рыба Чёрного м., осн. объект питания скумбрии, пеламиды, белуги, дельфинов, мор. птиц. Живёт 3—4 года. Половозрелости достигает на 2-м году. Нерест в течение тёплого сезона, порционный, плодовитость 20—25 тыс. икринок. Важный объект промысла.

ХА́РА (*Chara*), род харовых водорослей. Слоевище выс. до 1 м, в виде стеблевидных зелёных побегов членистомутовчатого строения. «Стебли» и «листья» обычно с хорошо развитой корой из узких клеток. «Листья» состоят из большого числа члеников и расположены по 4 и более в каждом узле. Наиб. обширный род в отделе. Ок. 100 видов, в СССР — ок. 40 видов, распространены как в пресных, так и солоноватых водах. См. рис. 11 в табл. 9.

ХАРАЦИНОВИ́ДНЫЕ (Characoidei), подотряд пресноводных рыб отр. карпообразных. Дл. от 2,5 см до 1,5 м. От карповых отличаются наличием жирового плавника, челюстных зубов, глоточных зубов нет. Многие ярко окрашены. 13—16 сем., 1350 видов, в пресных водах тропич. Африки, юж. части Сев. Америки и Юж. Америки, обычно в толще воды. Хищники, фитофаги и полифаги. Икру откладывают на растения, камни, в пену на поверхности воды. Нек-рые охраняют свою кладку. Крупные виды — объекты местного промысла. Мелких Х.

разводят в аквариумах (неоны, тетры и др.). См. также *Пираньи*. См. рис. 1—7 в табл. 33.

ХА́РДИ — ВА́ЙНБЕРГА ЗАКО́Н, описывает распределение частот генотипич. классов в свободно скрещивающейся (панмиктической, «менделевской») популяции при различиях по одной паре аллельных генов (А — а). Установлен в 1908 независимо друг от друга Г. Харди и В. Вайнбергом. При частоте аллеля А, равной p, и частоте аллеля а, равной q, (p + q = 1), частоты трёх генотипич. классов — АА, Аа и аа — составляют: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

Х.— В. з. имеет фундаментальное значение для популяционной генетики, поскольку выражает проявление менделевских закономерностей наследования на популяционном уровне. Х.— В. з. характеризует состояние равновесия панмиктич. популяции достаточно большого размера при относит. постоянстве внеш. условий. Однако последние в природных условиях испытывают постоянные колебания. Поэтому Х.— В. з. следует рассматривать как простейшую модель, исходную для последующих популяционно-генетич. построений.

ХАРЗА́ (*Martes flavigula*), млекопитающее рода куниц. Один из самых крупных видов рода: дл. тела 50—80 см. Хвост густо опушён, более половины длины тела. Шерсть сравнительно короткая, грубая, блестящая. Окраска пёстрая, сочетание чёрно-бурого, белого и золотисто жёлтого. В Юго-Вост. и Вост. Азии, в СССР — на юге Д. Востока (к С. до 49° с. ш.). Обитатель тайги. Прекрасно лазает по деревьям. Гон летом. Детёнышей 2—3, изредка 4. Питается разл. млекопитающими, в частности кабаргой, а также птицами. Промысловое значение невелико (мех малоценный). См. рис. 3 при ст. *Куньи*.

ХА́РИУСОВЫЕ (Thymallidae), семейство пресноводных рыб отр. лососеобразных. Дл. обычно 25—30 см, масса ок. 500 г, редко более. Тело покрыто плотной чешуёй. Спинной плавник длинный (от 17 до 24 лучей), часто ярко окрашен. Боковая линия полная. Зубы на челюстях есть. Обитают в реках Европы, Сев. Азии и Сев. Америки. 1 род — хариусы (*Thymallus*), 6 видов. В СССР распространены европейский хариус (*T. thymallus*) — в реках Европ. части, сибирский хариус (*T. arcticus*) — в водоёмах Сибири; в реках Д. Востока и Тувы встречаются разл. подвиды сибирского хариуса. Обычно Х. держатся на каменистых перекатах, питаются личинками и имаго насекомых, ракообразными, моллюсками, мелкой рыбой. Половозрелость на 3—5-м году. Нерест в мае — июне, на каменистом грунте. Плодовитость 3—36 тыс. икринок. Икра донная. Объект местного промысла и спортивного лова. См. рис. 25 в табл. 34.

ХА́РОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ, харофиты, лучицы (Charophyta), отдел низщих растений. Произошли, вероятно, от зелёных водорослей, к к-рым их нередко относят (в ранге класса). Известны с силура. Внешне сходны с нек-рыми высшими растениями (хвощ, роголистник). Слоевища обычно выс. 20—30 см, иногда до 1—2 м, боковые ветви ограниченного роста, расположены мутовками на многоклеточных узлах. Междоузлия из 1 длинной клетки, к-рая может обрастать корой из узких клеток. Оболочки клеток иногда обызвествлённые. Хлоропласты зелёные, содержат хлорофиллы *a* и *b*, из дополнит. пигментов — ликопин. Запасное вещество — крахмал. Размножение вегетативное (оторванными частями и одно- или многоклеточными клубеньками) и половое (оогамия). Мейоз при прорастании ооспор. 1 класс (Charophyceae), 1 порядок (Charales), 2 обособленных сем.— нителловые (Nitellaceae) и собственно харовые (Characeae); 6 родов (наиб. обычны хара и нителла), ок. 300 видов. В СССР — 6 родов, 57 видов, распространены широко. Растут на мягких илистых грунтах в пресных водоёмах и в опреснённых участках морей (на глуб. 1—5 м), часто образуя подводные луга. Иногда используются в с. х-ве в качестве удобрений. Гигантские клетки междоузлий Х. в.— классич. объект цитологич. исследований, в частности биопотенциалов растений.

● Голлербах М. М., Красавина Л. К., Харовые водоросли. Charophyta, Л., 1983 (Определитель пресноводных водорослей, в. 14).

ХВО́ЙНЫЕ, класс (Pinopsida) и подкласс (Pinidae) голосеменных растений. Известны с карбона, в юре достигли наиб. разнообразия (в мезозое господствовали в растит. покрове). Совр. представители Х.— вечнозелёные, реже листопадные, обычно высокие деревья, иногда кустарники. Побеги б. ч. 2 типов: длинные со спиральным листорасположением (ауксибласты) и укороченные, несущие пучки листьев (брахибласты). Листья игловидные — хвоя (отсюда назв.), реже чешуевидные (кипарис и др.) или эллиптические (подокарп). Большинство Х.— однодомные растения. Микростробилы (пыльниковые колоски, муж. шишки) гл. обр. одиночные, состоят из укороченной оси и плоских (у сосны и др.) или радиально-симметричных (у тисса) микроспорофиллов. Собрания мегастробилов (у тисса —1) — жен. шишки. Ветроопыляемы; пыльца образуется в большом кол-ве, очень лёгкая, сухая, разносится на большие расстояния. Оплодотворение происходит в тот же сезон, что и опыление (у сосны через 12—14 мес). Семена деревянистые, с 1, реже 2—3 плёнчатыми «крыльями» или без них. Разносятся в осн. животными. В древесине обычно хорошо выражены годичные кольца прироста. В коре и древесине, как правило, имеются смоляные ходы. Мн. Х. долговечны, живут неск. тысячелетий. Ок. 55 родов, 560 видов, объединяемых в 5 совр. порядков: араукариевые, сосновые, кипарисовые, подокарповые, тисcовые; 3 ископаемых — кордаитовые, вольциевые (Voltziales), известные с позднего карбона и вымершие в мелу, и подозамитовые (Podozamitales), известные с позднего триаса и вымершие в позднем мелу. Растут гл. обр. в умеренных поясах обоих полушарий; в Евразии и Сев. Америке образуют хвойные леса. В СССР — 8 родов, св. 50 видов. Имеют водоохранное и ландшафтное значение, важнейший источник древесины и мн. продуктов её переработки. Семена нек-рых Х. (кедровой сосны, пинии, араукарий и др.) употребляются в пищу; из них также получают масло. Мн. Х.— декор. растения. См. табл. 12, 13.

● Krussmann G., Handbuch der Nadelgehölze, 2 Aufl., B., 1983.

ХВОСТ, более или менее обособленный и подвижный задний отдел тела позвоночных. У мн. водных животных Х. не резко обособлен от туловища и снабжён плавником — гл. органом локомоции. У наземных позвоночных Х. не выполняет локомоторной функции, хотя у многих служит вспомогат. органом движения (хвостатые земноводные, пресмыкающиеся). У бесхвостых земноводных хвостовой отдел позвоночника представлен одной костью — уростилем; у совр. птиц хвостовой отдел укорочен и образует пигостиль, к-рый несёт рулевые перья. У млекопитающих Х. образован 3—49 позвонками; может выполнять хватательную функцию, помогать при лазании (опоссум, нек-рые муравьеды и обезьяны), служить органом опоры и рулём у нек-рых скачущих (кенгуру, тушканчик, земляной заяц), играть роль парашюта (белка, соня). У китов и сирен на коротком Х. развит плавник. У ряда млекопитающих Х. редуцирован. Х. имеется у зародыша человека (на ранней стадии его развития); наличие Х. у человека в послезародышевый период — пример атавизма. Х. называют также придатки на заднем конце тела нек-рых беспозвоночных.

ХВОСТА́ТОЕ ЯДРО́ (nucleus caudatus), составная часть *базальных ядер* (полосатого тела) головного мозга. Состоит из малых (15—20 мкм) и крупных (до 50 мкм) клеток, с длинными аксонами. Получает значит. число волокон из коры больших полушарий и направляет свои эфферентные пути в скорлупу, бледный шар и субталамус. Участвует в контроле за выполнением медленных плавных произвольных движений.

ХВОСТА́ТЫЕ ЗЕМНОВО́ДНЫЕ (Caudata, или Urodela), отряд земноводных. Наиб. примитивная группа совр. земноводных, сохранившая ряд черт организации рыб. Дл. обычно 10—30 см (редко до 1,8 м). Голова незаметно переходит в вальковатое, удлинённое туловище. Хвост длинный, конечности короткие, у нек-рых очень слабые или частично редуцированы (у сиреновых задние отсутствуют). Передвигаются при помощи ног и волнообразных изгибаний туловища и хвоста. Барабанной полости и барабанной перепонки нет. 8 сем.: скрытожаберные, углозубые, сиреновые, амбистомовые, безлёгочные саламандры, саламандровые, протеи, амфиумовые; 300—350 видов, гл. обр. в Сев. полушарии, неск. видов в Юж. Америке; в СССР — 11 видов из 2 сем. Большинство Х. з. тесно связано с водой, многие — пожизненно. Нек-рые живут в воде лишь в период размножения или постоянно обитают на суше, немногие — на деревьях (род *Aneides*). Оплодотворение наружное и (у большинства) внутреннее, в т. ч. без непосредств. участия самца (самка захватывает клоакой отложенный самцом сперматофор); нек-рые живородящие и яйцеживородящие. У Х. з. выражена забота о потомстве. Мн. Х. з. (амбистомовые, амфиумовые, протеи, сиреновые, скрытожаберные) не претерпевают метаморфоз и приобрели способность к размножению на стадии личинки (неотения). 19 видов Х. з. в Красной книге МСОП, 6 видов в Красной книге СССР. См. рис. 3—10 в табл. 41.

ХВО́СТНИКОВЫЕ (Hippuridaceae), семейство двудольных растений порядка норичниковых. 1 род — хвостник, или водяная сосенка (*Hippuris*). Погружённые в воду многолетние травы с ползучим корневищем; нек-рые побеги частично выставляются из воды и на них развиваются цветки. Листья линейные, мутовчатые, надводные — мелкие, подводные — дл. до 10 см. Цветки сидят по одному в пазухах листьев, мелкие, незаметные, на одном растении — обоеполые, женские, стерильные. Тычинка 1, с крупным пыльником. Опыление ветром. Плоды мелкие, односемянные, распространяются водой или птицами. 1 по-

лиморфный вид — водяная сосенка обыкновенная (*H. vulgaris*), почти по всему земному шару, но гл. обр. в холодном и умеренном поясах Сев. полушария. В СССР растёт по мелководьям и заболоченным низинам; служит кормом для мн. водных животных.

ХВОСТОКО́ЛОВЫЕ, скаты-хвостоколы (Dasyatidae), семейство рыб отр. хвостоколообразных (Dasyatiformes). Кожа гладкая или покрыта немногочисл. шипиками. Широкая часть тела (т. н. диск) от 60 см до 2,5 м и более, хвостовая часть хорошо обособлена, хвост обычно тонкий, остроконечный, длиннее тела; на верх. стороне хвоста один или неск. острых зазубренных шипов (дл. иногда до 35—37 см), на ниж. стороне шипов есть бороздка с клетками, выделяющими ядовитый секрет. 4 рода, 35 видов, в тропич. и субтропич. водах. В СССР — единств. род *Dasyatis* с 2 видами: морской кот, или хвостокол, в Чёрном и Азовском морях, и красный хвостокол (*D. akajei*), у берегов Юж. Приморья. Х. живут на мелководьях, нек-рые заходят в пресные воды или обитают в них, немногие живут в пелагиали. Яйцеживородящие, но в теле матери детёныши (обычно до 6—12) получают, кроме питания за счёт желтка яйца, богатую белками жидкость, выделяемую выростами стенок т. н. матки, к-рые проникают в брызгальца зародышей. Уколы шипов Х. опасны для человека. См. рис. 1 в табл. 38Б.

ХВОЩ (*Equisetum*), род растений сем. хвощовых (Equisetaceae) класса хвощовых. Многолетние травы с жёсткими, пропитанными кремнезёмом стеблями выс. до 1 м. У нек-рых полегающих видов, напр. Х. многощетинкового (*E. myriochaetum*), стебли дл. до 9 м. Листья мелкие, чешуевидные; функцию фотосинтеза осуществляют зелёные стебли и ветви. Спорангии расположены на шестиугольных щитковидных спорангиофорах, собранных в верхушечные стробилы. Ок. 30 видов, почти по всему земному шару, кроме Австралии и Нов. Зеландии; в СССР — 17 видов. Растут на болотах, лугах, в лесах и водоёмах. Размножаются гл. обр. корневищами, образуя обширные клоны, а также спорами. Спороносные побеги двух типов: буровато-розовые, неветвящиеся, появляющиеся ранней весной и после спороношения отмирающие (Х. полевой — *E. arvense*), или зелёные, мало отличающиеся от вегетативных (Х. лесной — *E. sylvaticum*). Споры снабжены гигроскопич. лентами (элатерами), разрыхляющими и сцепляющими массу спор в комочки, переносимые ветром на значит. расстояния. Х. хорошо переносит засуху, лесные пожары. Осенью и зимой служит кормом для оленей и кабанов. Х. полевой — лекарств. растение. Мн. виды Х., особенно Х. полевой,— трудно искоренимые сорняки пастбищ и полей.

Хвощ полевой.

ХВОЩЕВИ́ДНЫЕ, хвощеобразные, членистостебельные (Equisetophyta), отдел высших споровых растений. Х. произошли от риниофитов. Появились в верхнем девоне, достигли наибольшего разнообразия в карбоне, когда древесный ярус заболоченных тропич. лесов в значит. мере состоял из каламитовых и др. древовидных Х., вымерших к началу мезозоя. Совр. представители Х.— многолетние корневищные травы. Стебли от неск. см до неск. м, зелёные (фотосинтезирующие) или 2 типов: бесхлорофильные, спороносные, быстро отмирающие, и зелёные вегетативные; те и другие продольно бороздчатые, расчленены, как и корневища, на узлы и полые междоузлия (отсюда назв. членистостебельные). В узлах — мутовки ветвей и мелких, часто чешуевидных и бесхлорофильных листьев, сросшихся влагалищами в трубку. Спорангии в верхушечных стробилах. Растения равноспоровые; споры многочисленные, мелкие. Гаметофит (заросток) одно- или обоеполый, зелёный, очень маленький (неск. мм). Оплодотворение осуществляется только при наличии воды на поверхности гаметофита. 3 класса: хвощовые (Equisetopsida), клинолистные (Sphenophyllopsida, или Sphenopsida), гиениевые (Hyeniopsida). Представители всех классов были широко распространены, теперь встречаются только в ископаемом состоянии за исключением рода хвощ.

ХВО́Я, листья большинства хвойных растений. Игловидные (сосна, ель и др.) или уплощённые неколючие, узколинейные или узколанцетные (пихта, тисс и др.), вечнозелёные, реже опадающие в конце вегетации; иногда Х. наз. также чешуевидные листья (кипарис, туя). Х. обычно жёсткая, ксероморфная, реже мягкая, мезоморфная (напр., у лиственницы, таксодиума). Мезофилл часто со смоляными каналами. Расположена спирально, супротивно, мутовчато (на удлинённых побегах) или собрана в пучки, по 2—50 хвоинок в каждом (на укороченных побегах). У сосен кол во хвоинок в пучке — систематич. признак. Сравнительно небольшая интенсивность фотосинтеза у хвойных компенсируется значит. суммарной площадью Х. Живая Х. выделяет в атмосферу *фитонциды*. См. также *Хвойные*.

ХЕЛИЦЕ́РОВЫЕ (Chelicerata), подтип беспозвоночных типа членистоногих. Родственны трилобитам. 2 класса: меростомовые (Merostomata — исключительно морские, в осн. ископаемые формы) и паукообразные (в осн. наземные совр. формы). Меростомовые известны из мор. отложений докембрия, а древнейшие наземные Х. (скорпионы) — с верхнего силура. Объединяют ок. 54 тыс. современных и неск. тысяч ископаемых видов. Дл. от 0,05 мм (нек-рые клещи) до 1,8 м (ископаемые эвриптериды). Для Х. характерно слияние головной лопасти и 6 грудных сегментов в головогрудь; брюшко, состоящее обычно из 12 сегментов, у первичноводных и примитивных наземных (скорпионы) расчленено на переднебрюшие (7 сегментов) и заднебрюшие (5 сегментов). Головогрудь несёт 6 пар конечностей, из к-рых передние (хелицеры) расположены впереди рта, а позади него — педипальпы, или ногощупальца (гомологи мандибул ракообразных и насекомых), и 4 пары ходильных ног. На брюшке — видоизменённые конечности (жабры, лёгкие, гребневидные органы, паутинные бородавки). Кишечник имеет систему боковых выростов («печень» — haepatopancreos), в к-рых происходит внутриклеточное пищеварение.

ХЕЛИЦЕ́РЫ (от греч. chēlḗ — коготь-клешня и kéras — рог), первая пара головных конечностей у хелицеровых; используются как челюсти для схватывания и разрывания добычи. Состоят из 2—3 члеников и часто заканчиваются клешнёй (примитивные Х.). Вторично Х. могут модифицироваться. У пауков они имеют когтевидный концевой членик, на к-ром открывается проток ядовитой железы. У паразитич. клещей Х. часто преобразованы в колющие стилеты или несут режущие лопасти и крючья, к-рыми клещ удерживается на теле хозяина. Х. гомологичны антеннам ракообразных.

ХЕМИОСМОТИ́ЧЕСКАЯ ТЕО́РИЯ (от позднегреч. chēméia — химия и греч. ōsmós — толчок, давление), учение о механизме преобразования энергии в биол. мембранах при синтезе аденозинтрифосфорной к-ты (АТФ). Разработана П. Митчеллом в 1961—66. Согласно исходным представлениям Митчелла, запасание энергии в АТФ происходит вследствие предварит. накопления зарядов на стенках мембраны, создания мембранного потенциала и разности концентраций протонов. Разность электрохимич. потенциалов ионов водорода на сопрягающих мембранах (внутр. мембраны митохондрий, тилакоиды хлоропластов, мембраны бактерий) возникает за счёт энергии, выделяемой при деятельности цепи окислит.-восстановит. ферментов, или за счёт поглощённых квантов света. Трансмембранные электрохимич. потенциалы ионов могут служить источником энергии не только для синтеза АТФ, но и для транспорта веществ, движения бактериальных клеток и др. энергозависимых процессов.

● Николс Д. Д., Биоэнергетика. Введение в хемиосмотическую теорию, пер. с англ., М., 1985.

ХЕМО... (от позднегреч. chēméia — химия), часть сложных слов, указывающая на отношение к химии или химич. процессам.

ХЕМОВА́Р, внутриподвидовая категория для обозначения штамма или группы штаммов бактерий, выделяемых на основе биохимич. или физиол. свойств; рекомендована Международным кодексом номенклатуры бактерий.

ХЕМОНА́СТИЯ (от *хемо...* и *настии*), движение органа растения в ответ на действие химич. раздражителя. Напр., ростовые изгибы железистых волосков росянки под влиянием азот- и фосфорсодержащих веществ, тургорные движения замыкающих клеток устьиц в ответ на изменение концентрации CO_2 и др. См. *Настии*.

ХЕМОРЕЦЕ́ПТОРЫ (от *хемо...* и *рецепторы*), чувствит. клетки или их структуры, посредством к-рых организм воспринимает существенные для жизнедеятельности химич. вещества (химич. раздражители). Внутр. Х. (один из типов интероцепторов) чувствительны к химич. компонентам крови и др. внутр. сред организма. Внеш. Х. (вкусовые и обонят. рецепторные клетки, а также свободные нервные окончания в покровах тела) воспринимают внеш. раздражители — колебания pH и ионного состава водной среды, газового состава воздуха, присутствие питат., едких, ядовитых или сиг-

нальных веществ. Эволюция структурной организации вкусовых и обонят. Х., мало изменившихся по сравнению с исходным типом клеток, снабжённых жгутиками или микровиллами, шла по пути облегчения контакта между стимулом и рецептором в тесной связи с образом жизни животных. В мол. биологии термином «Х.» обозначают специализир. макромол. структуры на поверхности клеток, взаимодействующие с молекулами химич. раздражителей. См. также *Вкус*, *Обоняние*, *Хеморецепция*.

ХЕМОРЕЦЕ́ПЦИЯ (от *хемо*... и *рецепция*), восприятие одноклеточным организмом или специализир. клетками многоклеточного организма (хеморецепторами) существенных для его жизнедеятельности химич. веществ во внешней по отношению к воспринимающей клетке среде. Первичный процесс Х. — взаимодействие молекул химич. раздражителя с хеморецепторным белком, находящимся в клеточной мембране. Х.— эволюционно наиболее древний вид рецепции, свойственный всем живым организмам. У большинства животных различают интерохеморецепцию, обеспечивающую анализ внутр. сред многоклеточного организма (в том числе рецепцию гормонов, медиаторов, антигенов и др.), и экстерохеморецепцию, посредством к-рой воспринимаются внеш. химич. раздражители. У высокоорганизов. животных развиваются специализир. органы химич. чувства — обоняния и вкуса. Морфологич. и функц. разделение этих двух типов Х. характерно для позвоночных и нек-рых беспозвоночных (напр., насекомые). Выделяют также малоспециализир. тип Х.— общее химич. чувство, обеспечивающее чувствительность покрова тела к раздражающим веществам. Х. имеет первостепенное значение для большинства животных при поиске пищи, избегании врагов или при неблагоприятных факторах среды, нахождении полового партнёра и узнавании особей своего вида, для ориентации в пространстве и т. д. Особенно велика роль Х. в жизни насекомых, где она может определять большинство физиол. и поведенч. реакций (от поиска пищи до регуляции сложной иерархич. структуры в семьях обществ. насекомых).

ХЕМОСИ́НТЕЗ (от *хемо*... и греч. sýnthesis — соединение), тип питания бактерий, основанный на усвоении CO_2 за счёт окисления неорганич. соединений. Открыт С. Н. Виноградским в 1887. Способные к Х. аэробные бактерии (водородные, нитрифицирующие, тионовые и др.) усваивают CO_2 так же, как при фотосинтезе (цикл Калвина). Нек-рые фотосинтезирующие бактерии осуществляют Х. в темноте. Анаэробные бактерии при Х. восстанавливают соединения серы, CO_2; CO_2 у них ассимилируется не по пути Калвина (метанобразующие, гомоацетатные). Хемосинтезирующим бактериям принадлежит исключительно важная роль в *биогеохимических циклах* химич. элементов в биосфере. Многие процессы превращения химич. элементов в биогеохимич. циклах осуществляются только организмами, способными к Х. Нередко вместо термина «Х.» по отношению к усвоению CO_2 бактериями употребляют термин «автотрофия», а к окислению ими неорганич. соединений — «литотрофия».

● Виноградский С. Н., Микробиология почвы, М., 1952; Заварзин Г. А., Литотрофные микроорганизмы, М., 1972; Кондратьева Е. Н., Хемолитотрофы и метилотрофы, М., 1983.

ХЕМОСИСТЕМА́ТИКА (от *хемо*... и *систематика*), раздел систематики, изучающий разнообразие химич. состава организмов, их органов и тканей с целью создания полной системы (классификации) органич. мира. Возникла во 2-й пол. 19 в. Использует методы биохимии, мол. биологии и генетики, математики. В Х. исследуются гл. обр. органич. соединения: нуклеиновые к-ты, белки, липиды, углеводы, т. н. продукты вторичного метаболизма (алкалоиды, терпеноиды, флавоноиды и т. п.). Изучение химич. состава организмов позволяет расширить набор анализируемых признаков фенотипов, что особенно важно для систематики микроорганизмов, низших растений и низших животных, где методы Х. нашли широкое применение в сочетании с методами нумерич. таксономии. Кроме того, исследования структур биополимеров (ДНК, РНК и белков) позволяют оценить и сходство генотипов организмов (геносистематика), что открывает перед биол. систематикой принципиально новые возможности из-за качеств. разницы объектов исследования (фенотипы и генотипы организмов). К числу наиб. важных достижений геносистематики относят открытие новой группы микроорганизмов — архебактерий. Результаты, полученные методами Х. и особенно геносистематики, используются для оценки эволюц. родства таксонов, для решения проблемы эквивалентности таксонов и их выделения при построении естеств. систем организмов. Иногда как синоним Х. употребляют термин «хемотаксономия».

● Строение ДНК и положение организмов в системе, М., 1972; Молекулярные основы геносистематики, М., 1980; Скворцов А. К., Хемосистематика и основные понятия систематики, в кн.: Биохимические аспекты филогении высших растений, М., 1981, с. 12—27; Macromolecular sequences in systematic and evolutionary biology, N. Y., 1982; Proteins and nucleic acids in plant systematics, B., 1983.

ХЕМОТРОПИ́ЗМ (от *хемо*... и *тропизмы*), ростовая двигат. реакция органов растений (изгибание) на градиент к.-л. химич. веществ, а также на градиент влажности (гидротропизм), кислорода (аэротропизм). Отчётливо проявляется у корней пыльцевых трубок, гифов грибов.

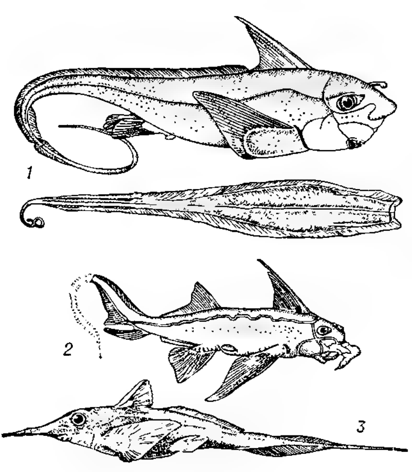
ХЕ́РМЕСЫ (Adelgidae), семейство насекомых подотр. тлёвых. Дл. 0,5—2,5 мм. Крылатые и бескрылые формы. Ок. 40 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, на хвойных деревьях; в СССР — св. 20 видов. В жизненном цикле Х. наряду с половыми развивается ряд партеногенетич. поколений. Разнодомные Х., напр. зелёный Х. [*Sacchiphantes (Chermes) viridis*], вызывают на ели (первичный хозяин) формирование галлов, похожих по форме на маленькие шишки; на других хвойных (вторичные хозяева) оплодотворённые самки откладывают зимующие яйца. Однодомные Х., напр. жёлтый Х. [*S. (C.) abietis*], повреждают лесные и парковые породы.

ХИЛОТЕ́РИИ (*Chilotherium*), род вымерших безрогих носорогов. Известны из плиоцена Евразии. Одни из характерных представителей *гиппарионовой фауны*. Туловище массивное, ноги короткие, дл. тела ок. 3 м, выс. неск. более 1 м. Ниж. челюсть с расширенным передним отделом и парой больших резцов (бивней) по бокам её переднего края. Х. обитали, по-видимому, в болотистых, низких местах и питались болотной растит. пищей. Ок. 10 видов.

ХИМЕ́РА (от греч. Chímaira — мифич. чудовище, имеющее голову льва, туловище козы и хвост дракона), организм-мозаик, к-рый сочетает в себе клетки, ткани, органы или части тела разных организмов. В основе образования Х. лежит объединение клеток, произошедших от разных зигот. Разработан метод получения Х. на основе объединения групп бластомеров от животных одного вида. При объединении бластомеров особей, различающихся по фенотипу (напр., окраске шерсти у грызунов), получаются Х., имеющие по-разному окрашенные участки тела (аллофенные особи). Получение и анализ Х. используют для решения проблем онтогенеза и иммунологии. В с.-х. практике у растений Х. часто получают с помощью прививок (трансплантации). См. также *Мозаицизм*.

● Мак-Ларен Э., Химеры млекопитающих, пер. с англ., М., 1979.

ХИМЕРООБРА́ЗНЫЕ, химеры (Chimaeriformes), отряд цельноголовых рыб. Известны с юры, были многочисленны в мелу. Тело вальковатое, дл. от 60 см до 2 м, утончающееся к хвосту. 1-й спинной плавник с мощным шипом. Кожа обычно голая. 2 пары зубных пластинок на верх. челюстях и 1 пара на нижних. Кроме совокупит. органов (птеригоподиев), образованных из крайних лучей брюшных плавников, у самцов есть колючие лобные и брюшные придатки, служащие для удержания самки. 3 совр. сем., 6 родов, ок. 30 видов. Преимущественно глубоководные (от шельфа до глуб. 2500 м) мор. придонные рыбы. Малоподвижные. Питаются иглокожими, моллюсками, панцири к-рых дробят мощными зубами, ракообразными и рыбой. Яйца откладывают на грунт в больших (12—24 см) роговых капсулах. Химеровые (Chimaeridae) обитают во всех океанах, носатые химеры (Rhinochimaeridae) — в умеренно тёплых водах Атлантич. и Тихого океанов, заступорылые химеры (Callorhynchidae) — только в Юж. полушарии. В СССР 1 вид — европейская химера (*Chimaera monstrosa*), встречается в юго-зап. части Баренцева м.



Химерообразные: *1* — европейская химера и её яйцо в роговой капсуле; *2* — *Callorhynchus antarcticus*; *3* — *Harriota* sp.

ХИМОДЕНИ́Н, гормон, вырабатываемый в слизистой оболочке кишечника и

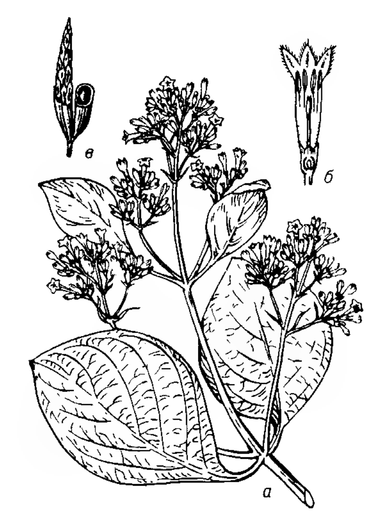
участвующий в регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы. Избирательно усиливает секрецию химотрипсиногена, незначительно влияет на секрецию др. пищеварит. ферментов. Выделен из экстрактов двенадцатиперстной кишки. По химич. природе — полипептид, структура полностью не установлена; мол. м. ок. 5000. Открытие Х. опровергло представление о параллельном осуществлении секреции и регуляции всех панкреатических ферментов. См. также *Гастроинтестинальные гормоны*.

ХИМОТРИПСИ́Н, протеолитич. фермент большинства позвоночных, участвующий вместе с трипсином и др. пептидазами в расщеплении белков в тонком кишечнике; синтезируется клетками поджелудочной железы в форме неактивного предшественника химотрипсиногена и превращается в активный Х. под действием трипсина. Описаны разл. формы Х. (напр., А, В и С у нек-рых млекопитающих). Х. А быка получен в кристаллическом виде М. Кунитцем и Дж. Нортропом в 1935. Его молекула (245 аминокислотных остатков) свёрнута в компактную глобулу; мол. м. Х. 25 000. Х. гидролизует в белках и пептидах преимущественно связи гидрофобных и ароматич. аминокислот. Х. в отличие от трипсина створаживает молоко. Ферменты типа Х. обнаружены у низших позвоночных и насекомых.

ХИ́МУС (позднелат. chymus, от греч. chymós — сок), жидкое или полужидкое содержимое тонких кишок позвоночных, представляющее собой смесь продуктов переваривания пищи в желудке, жёлчи, секрета поджелудочной и кишечных желёз, слущивающегося эпителия и микроорганизмов. Х. содержит также ферменты панкреатич. сока и собственно кишечные ферменты. Состав Х. зависит от характера питания и состояния секреторной деятельности пищеварит. аппарата. Благодаря перистальтике кишечника происходит перемешивание Х. и его передвижение. По мере продвижения Х. в тонком кишечнике происходит переваривание и всасывание пищ. веществ. У человека в течение суток из тонких кишок в толстую переходит ок. 400 г Х.

ХИНИ́Н, алкалоид, содержащийся в хинном дереве и в растениях из рода ремиджия (*Remijia*) сем. мареновых; производное хинолина. Угнетает центры терморегуляции; понижает возбудимость сердечной мышцы, удлиняет рефрактерный период и неск. уменьшает её сократит. способность; возбуждает мускулатуру матки и усиливает её сокращения. На способности Х. угнетать жизнедеятельность эритроцитарных форм малярийных плазмодиев основано использование его как противомалярийного средства.

ХИ́ННОЕ ДЕ́РЕВО, ц и н х о н а (*Cinchona*), род растений сем. мареновых. Обычно небольшие (выс. 10—15 м) деревья с супротивными кожистыми цельнокрайными листьями. Ок. 40 видов, в Юж. Америке, на вост. склонах Анд (нек-рые до выс. 3300 м). Кора и др. части Х. д. содержат хинин, цинхонин и др. алкалоиды, применяемые в медицине. На родине начиная с 17 в. Х. д. активно истреблялись ради целебной коры. В 19 в. семена контрабандно доставлены на Яву и в Индию, где были заложены плантации Х. д. Благодаря селекции содержание хинина увеличилось с 2—2,5 до 16%; главная масса мировой добычи хинина приходится на Индонезию. Возделывают Х. д. Леджера (*C. ledgeriana*),



Хинное дерево: *а* — цветущая ветвь; *б* — цветок в разрезе; *в* — плод (в правой части — открытый, видны семена).

Х. д. лекарственное (*C. officinalis*), Х. д. краснокорковое (*C. succirubra*) и др. С развитием химич. синтеза алкалоидов культура Х. д. сокращается.

ХИОЛИ́ТЫ (Hyolitha), группа вымерших беспозвоночных не вполне ясного систематич. положения. Многие считают Х. классом моллюсков; возможно, это самостоят. тип животных. Известны с начала кембрия до перми, по всему земному шару. Раковина коническая или пирамидальная, дл. от 1 до 150 мм, открытая на широком конце. У мн. Х. полость раковины разделена поперечными перегородками на воздушные и жилую камеры. Устье раковины закрывалось крышечкой. У нек-рых форм имелась пара тонких придатков, отходящих от устья; назначение их неизвестно. Обитали в море. Руководящие ископаемые.

ХИОНОФИ́ЛЫ (от греч. chiṓn — снег и ...*фил*), растения и животные, заселяющие области с глубокоснежными зимами и обладающие характерными приспособлениями к жизни в этих условиях. К Х. относятся мн. р а с т е н и я, способные развиваться под снежным покровом (хохлатка, пролеска, чистяк, ветреница, подснежник), вечно- и зимнезелёные травы и кустарнички тундр, растения напочвенного покрова лесов (мхи, лишайники), озимые культуры (рожь, пшеница и др.) и сорные растения (сурепка, пастушья сумка и др.). Ростовые процессы и фотосинтез протекают у них в конце зимы и ранней весной под снегом при темп-ре ок. 0 °С.

У ж и в о т н ы х - Х. к зиме появляется белая покровительственная окраска, развиваются особые жёсткие волосы или перья на ступнях, увеличивающие площадь опоры, и др. У копытного лемминга, обитающего в тундре, где снежный покров сильно уплотнён, зимой на 3-м и 4-м пальцах передних лап отрастают мощные двухвершинные когти, облегчающие раскапывание снега. Мелкие куньи обладают тонким вытянутым телом, позволяющим легко «минировать» толщу снега или передвигаться по подснежным ходам грызунов. Нек-рые виды (полёвки, мыши, землеройки и др.) способны жить в многоснежных районах, используя относительно благоприятный микроклимат, формирующийся под снегом. Ряд насекомых, появляющихся на снегу (мн. ногохвостки, ледничники и др.) также относятся к Х.

● Ф о р м о з о в А. Н., Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР, М., 1946.

ХИТИ́Н, опорный полисахарид беспозвоночных (составляет основу наруж. скелета членистоногих) и компонент клеточной стенки грибов и нек-рых зелёных водорослей. Линейный полимер из остатков N-ацетил-D-глюкозамина, соединённых β-1,4-гликозидными связями; в кутикуле членистоногих образует сложные комплексы с белками, пигментами, солями кальция. У беспозвоночных может присутствовать не только в кутикуле, но и в др. скелетных образованиях. Молекулы Х., подобно молекулам целлюлозы, образуют высокоупорядоченные надмолекулярные структуры, вследствие чего Х. не растворяется в воде. Расщепляется ферментами хитиназами и лизоцимом. Способность организмов к биосинтезу Х.— важный биохимич. признак, используемый в систематике и филогенетич. построениях.

ХИТРИДИОМИЦЕ́ТЫ (Chytridiomycetes), класс настоящих грибов. Гл. обр. одноклеточные и микроскопич. формы. Вегетативное тело мн. Х. представлено плазмодием или зачаточным мицелием (ризомицелий). В отличие от оомицетов клеточные стенки Х. не имеют целлюлозы, а в качестве скелетного вещества содержат хитин. Размножение бесполое, при к-ром образуются зооспорангии с одножгутиковыми зооспорами, и половое (гаметогамия, оогамия, соматогамия). Возникающая при половом процессе зигота превращается в покоящуюся спору, прорастающую впоследствии в диплоидный таллом. На талломе после редукционного деления формируются зооспорангии с гаплоидными зооспорами. 3 порядка: хитридиевые (Chytridiales), бластокладиевые (Blastocladiales) и моноблефаридовые (Monoblepharidales), различающиеся между собой вегетативной фазой, микроструктурой жгутиков и характером полового размножения. Св. 90 родов, ок. 500 видов. Х. в осн. водные формы, паразитирующие на пресноводных и мор. водорослях, водных грибах, простейших, редко на высших растениях. Немногие — сапротрофы. Нек-рые виды Х. (напр., ольпидиум, синхитриум) вызывают болезни с.-х. растений.

ХИЩНЕЦЫ́ (Reduviidae), семейство клопов. Дл. 4—30 мм, чаще 10—20 мм. Ок. 6 тыс. видов, распространены широко, но в осн. в тропиках; в СССР — ок. 100 видов. Хищники. Виды подсем. Triatominae (в Центр. и Юж. Америке) — кровососы, переносят возбудителя болезни Шагаса (трипаносомоз типа сонной болезни). В лесной зоне Европы обычен красно-чёрный *Rhynocoris annulatus*, на Ю. обитает, нередко в постройках, редувий ряженый (*Reduvius personatus*). См. рис. 13 в табл. 30 Б.

ХИ́ЩНИЧЕСТВО, способ добывания пищи и питания животных (редко растений), при к-ром они ловят, умерщвляют и поедают др. животных. Иногда под Х. понимают всякое выедание одних организмов другими, т. е. такое отношение двух любых групп организмов, при к-ром одна использует другую в пищу (напр., животные фитофаги и их кормовые растения, паразиты и их хозяева). Х. встречается практически среди всех типов животных от простейших до хордовых, а также среди грибов (напр., роды *Stylo-*

page и *Arthrobotrys* из гифомицетов) и *насекомоядных растений*. В ходе эволюц. развития животного мира Х. способствует, как правило, морфофизиол. прогрессу. У хищников обычно хорошо развиты нервная система и органы чувств, позволяющие обнаружить и распознать свою добычу, а также средства овладения, умерщвления, поедания и переваривания добычи (острые втягивающиеся когти кошачьих, ядовитые железы мн. паукообразных, стрекательные клетки актиний, ферменты, расщепляющие белки у мн. животных и др.). По способу охоты хищников делят на засадчиков (подстерегающих жертву) и на преследователей. Иногда (напр., у волков) встречаются коллективные формы охоты. В нек-рых группах животных (напр., среди пиявок) можно найти разные степени перехода между Х. и паразитизмом. Встречаются также переходы между Х. и питанием трупами животных (некрофагия). Х. в широком значении термина принадлежит важная роль в регуляции численности организмов более низкого трофич. уровня. Хищники используются в биол. борьбе с видами, нежелательными для человека. Напр., повреждающий цитрусовые австралийский желобчатый червец (*Icerya purchasi*), проникший в конце 19 в. из Австралии в Сев. Америку, а затем и в др. части света, практически везде был успешно ликвидирован с помощью его естеств. врага — хищного жука *Rodolia cardinalis*, специально завезённого из Австралии. Снижая интенсивность конкуренции среди разных видов жертв, Х. способствует тем самым сохранению их высокого видового разнообразия.

Взаимодействия между хищниками и их жертвами (т. н. отношения «хищник — жертва») приводят к тому, что эволюция хищников и жертв происходит сопряжённо, т. е. как *коэволюция*: в процессе её хищники совершенствуют способы нападения, а жертвы — способы защиты. Следствием этих отношений являются сопряжённые изменения численности популяций хищников и жертв. В 20-е гг. А. Лотка и В. Вольтерра независимо друг от друга предложили систему дифференциальных уравнений для описания отношений между хищником и жертвой. Математич. модели, предсказывающие обычно колебания обоих компонентов системы (устойчивые, затухающие или с возрастающей амплитудой), широко используются для описания функционирования сообществ. В природе колебания «хищник — жертва» в чистом виде (т. е. обусловленные только взаимодействием этих двух компонентов) встречаются, по видимому, очень редко, однако часто наблюдаются изменения численности хищника, следующие за изменениями численности жертвы. Устойчивые колебания системы «хищник — жертва» получены на нек-рых организмах (простейшие, свободноживущие клещи) в лабораторных условиях.

● Вольтерра В., Математическая теория борьбы за существование, пер. с франц., М., 1976.

ХИЩНЫЕ (Carnivora), отряд млекопитающих. Произошли от примитивных меловых насекомоядных. Дл. тела от 11 см (ласка) до 3 м (медведи), масса от 100 г до 700 кг. Половой диморфизм почти не выражен, лишь у нек-рых видов самцы неск. крупнее самок. Разнообразны по внеш. виду, строению и образу жизни. Большинство стопоходящие, пальцев обычно 5, реже 4, когти хорошо развиты. У б. ч. Х. 4-й верх. переднекоренной и первый ниж. заднекоренной зубы (хищнич. зубы) развиты сильнее других коренных и служат для разрывания мяса. Клыки обычно с заострёнными вершинами. У большинства волосяной покров густой и мягкий. 12 сем., в т. ч. 7 совр.: волчьи, медвежьи, енотовые, куньи, гиеновые, виверровые и кошачьи, всего ок. 235 видов. Иногда к Х. относят в качестве подотряда ластоногих, к-рые обособились от предков хищных. Распространены повсеместно, исключая Австралию (есть акклиматизир. виды) и Антарктиду. Активны гл. обр. в сумерки и ночью. Образ жизни одиночный и семейный. Преим. моногамы. Детёныши родятся слепые, развиваются медленно. Плотоядные животные, реже всеядные. Многие — ценные объекты пушного промысла и звероводства. Нек-рые (напр., волк) наносят ущерб животноводству. Могут распространять инфекц. заболевания (напр., бешенство). Численность мн. видов резко снижается. 36 видов и 20 подвидов в Красной книге МСОП, 9 видов и 15 подвидов в Красной книге СССР.

ХИЩНЫЕ СУ́МЧАТЫЕ (Dasyuridae), семейство наиболее примитивных сумчатых. Известны с верхнего олигоцена — нижнего миоцена Австралии. Дл. тела от 4 (плоскоголовые сумчатые мыши — *Planigale* — самые мелкие из сумчатых) до 130 см. Сосков от 2 до 12. 13 родов: мышевидки, сумчатые крысы (напр., тафа), сумчатые тушканчики, сумчатые куницы, сумчатые дьяволы (1 вид), сумчатые волки (1 вид) и др.; всего 48—51 вид, в Австралии, Тасмании, Нов. Гвинее. Местообитания разнообразны. Большинство — наземные, есть древесные. Крупные Х. с. плотоядные, мелкие — насекомоядные. Один раз в год рождают 3—10 детёнышей. 6 видов в Красной книге МСОП.

ХЛАМИ́ДИИ (Chlamydiales), порядок бактерий. Кокковидные микроорганизмы (диам. 0,2—1,5 мкм) с характерным облигатно внутриклеточным способом размножения. Включают сем. Chlamydiaceae с единств. родом и 2 видами (*Chlamydia trachomatis* и *C. psittaci*). Х.— внутриклеточные паразиты млекопитающих и птиц (иногда встречаются у членистоногих). Цикл развития Х. представлен элементарным тельцем (инфекц. частицей), к-рое внедряется в клетку хозяина и превращается в инициальное тельце (вегетативная форма, делится дроблением), лишённое инфицирующих свойств. Дочерние клетки преобразуются и уплотняются с образованием элементарных телец, к-рые освобождаются после разрыва мембраны клетки-хозяина. За неспособность синтезировать собств. высокоэнергетич. соединения (Х. развиваются за счёт богатых энергией соединений клетки-хозяина) их наз. иногда «энергетич. паразитами».

ХЛАМИДОБАКТЕ́РИИ (от греч. chlamýs, род. падеж chlamýdos — плащ, мантия и *бактерии*), бесцветные грамотрицательные нитчатые бактерии, состоящие из цепочки клеток, заключённых в чехол (влагалище). Неветвящиеся или с ложным ветвлением. Чехол может быть импрегнирован окислами железа, марганца. Размножение подвижными жгутиковыми клетками, выползающими из чехла, или неподвижными клетками. Широко распространённые водные организмы, вызывающие обрастание погружённых предметов. Важнейшие представители Х. относятся к родам *Sphaerotilus*, *Leptothrix* (вызывают обильные отложения железа и марганца в болотах), *Peloploca*, *Pelonema* (планктонные формы с газовыми вакуолями).

ХЛАМИДОМОНА́ДА (*Chlamydomonas*), род вольвоксовых водорослей. Микроскопич. (дл. 5—44 мкм, шир. 3—28 мкм) одноклеточные подвижные организмы с 2 жгутиками и гладкой оболочкой без выростов. Бесполое размножение делением на 2—8 зооспор. Половой процесс — гологамия, изогамия, гетерогамия, реже оогамия. Зигота после периода покоя и мейоза производит 4—32 клетки. Св. 500 видов; в СССР — ок. 100. Нек-рые виды Х.— криофилы, способны развиваться на поверхности снега, льда и вызывать их «цветение» (напр., Х. снежная — *C. nivalis*). Большинство — обитатели мелких, хорошо прогреваемых, загрязнённых пресных водоёмов. Наиб. часто встречается Х. хоботковая (*C. proboscigera*). Используются в очистных сооружениях, т. е. способны поглощать через клеточную оболочку растворённые в воде органич. соединения. Культивируют в лабораториях для исследований по генетике фотосинтеза, биологии развития, определения токсичности загрязнённых вод. См. рис. 3 при ст. *Вольвоксовые водоросли*.

ХЛАМИДОСПО́РЫ (от греч. chlamýs, род. падеж chlamýdos — плащ, мантия и *споры*), споры головнёвых и нек-рых др. грибов, образующиеся вегетативно при распадении мицелия на отд. клетки или иным путём. Имеют разл. форму, покрыты толстой оболочкой. Могут быть одиночными или в цепочке. Возникают при неблагоприятных условиях, в т. ч. при истощении питат. веществ в субстрате и служат для сохранения гриба. Прорастают вегетативно мицелием, у головнёвых грибов (телиоспоры) — фрагмобазидией.

ХЛЕ́БНАЯ ЗЕЛЕНОГЛА́ЗКА (*Chlorops pumilionis*), насекомое сем. злаковых мух. Дл. 3—3,5 мм. Глаза отливают зелёным (отсюда назв.). Распространена в Евразии, 2 поколения в год. Мухи 1-го поколения во 2-й половине мая — июне откладывают яйца на колосящиеся стебли злаков; личинка питается тканями колосоножки и колоса, окукливание летом внутри стебля. Мухи 2-го поколения в августе — сентябре откладывают яйца на озимые и пырей, зимует личинка в побегах дикорастущих злаков или озимых хлебов, окукливание весной. В СССР наиб. сильно личинки повреждают зерновые злаки в Нечернозёмной зоне и предгорьях Кавказа.

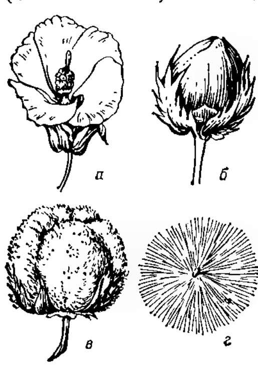
ХЛЕ́БНОЕ ДЕ́РЕВО, виды рода артокарпус сем. тутовых, культивируемые в тропиках ради съедобных соплодий.

Хлебное дерево, плодоносящий побег.

Х. д. обыкновенное, или бредфрут (*Artocarpus altilis*), с древности возделывается на о-вах Малайского арх. и

Океании, а в наст. время и в др. тропич. областях. Выс. деревьев 20 м (редко выше). Листья пальчатолопастные, крупные (дл. 34—50 см), кожистые, с металлич. отблеском. Соплодия округлые, весят 2—4 кг. Х. д. джек, или джекфрут (*A. heterophyllus*), известно только в культуре, гл. обр. в Юго Вост. Азии. Обычно невысокие (8—15 м) деревья. Соцветия, а затем соплодия образуются на стволе и толстых скелетных ветвях. Соплодия дл. 30—60 см, диам. до 50 см, весят 40 и более кг; отличаются сильным специфич. запахом. Наиб. ценны бессемянные (партенокарпич.) формы Х. д.

ХЛОПЧА́ТНИК, хлопок (*Gossypium*), род многолетних (в культуре часто однолетних) растений сем. мальвовых. Кустарники и травы с мощной стержневой корневой системой. Цветки крупные, белые, кремовые, жёлтые, обоеполые; как правило, самоопыляющиеся растения. Плод — коробочка. Семена покрыты длинными, преим. белыми волосками, содержат масло (22—29%). 35 видов, в тропиках и субтропиках. Возделывают 4 вида как важнейшую прядильную и масличную культуру. Х. травянистый (*G. herbaceum*) и Х. древовидный (*G.*



Хлопчатник: *а* — цветок; *б* — нераскрывшаяся коробочка; *в* — раскрывшаяся коробочка; *г* — семя с расправленными волосками.

arboreum) — виды афро-азиатского происхождения, Х. обыкновенный (*G. hirsutum*) и Х. барбадосский (*G. barbadense*) — американского. Х. выращивают в тропиках, субтропиках и в умеренном поясе (в юж. р-нах), в осн. при орошении. В СССР хлопкосеяние развито в Узбекистане, Таджикистане, Туркмении и др. Начало культуры Х. относят к 3-му тыс. до н. э., когда в Индии уже изготавливали одежду из волокна Х. В Египте Х. возделывали с 1 в. до н. э., в Ср. Азии — с 6—5 вв. до н. э., в Закавказье — с 7—4 вв. до н. э. См. рис. 3 при ст. *Мальвовые*.

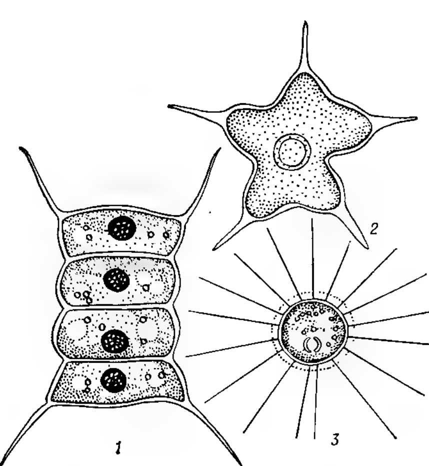
ХЛОРЕ́ЛЛА (*Chlorella*), род хлорококковых водорослей. Клетки одиночные, шаровидные, диам. до 15 мкм, с гладкой оболочкой и постенным хлоропластом. При размножении в клетках образуется по 4—8(16) автоспор. Ок. 20 видов, в СССР — ок. 10 видов. Растут в пресной и морской воде, влажной почве; фикобионты лишайников, вступают в симбиоз с разл. гидробионтами, образуя т. н. зоохлореллы. Виды Х. нетребовательны к условиям обитания, интенсивно размножаются, поэтому распространена повсеместно. Широко используются для биол. очистки сточных вод, регенерации воздуха в замкнутых экосистемах (космич. корабли, подводные лодки), изучения процессов фотосинтеза. Клетка Х. — удобный объект разносторонних исследований.

● Андреева В. М., Род Chlorella. Морфология, систематика, принципы классификации, Л., 1975.

ХЛОРЕНХИ́МА (от *хлорофиллы* и греч. énchyma — налитое; здесь — ткань), паренхимная ткань растений, клетки к-рой содержат хлоропласты и осуществляют фотосинтез. Для Х. характерна развитая система воздухоносных полостей — из них в клетки поступает CO_2, необходимый для фотосинтеза, а в них выделяется O_2. Многочисленные хлоропласты в клетках Х. обычно расположены одним слоем вдоль стенок (т. о. в клетке располагается большое число хлоропластов, к-рые минимально затеняют друг друга и приближены к источнику CO_2, поступающему извне). Высокоспециализиров. Х. является мезофилл листа; Х. образуется также в молодых стеблях, органах цветка, плодах и воздушных корнях.

● Гамалей Ю. В., Куликов Г. В., Развитие хлоренхимы листа, Л., 1978.

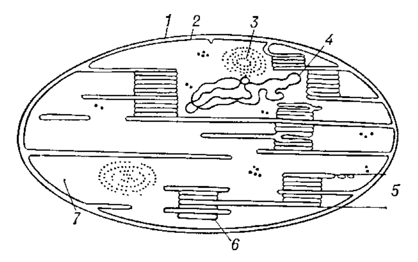
ХЛОРОКО́ККОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ, протококковые водоросли (Chlorococcophyceae, Protococcophyceae), класс зелёных водорослей. Микроскопич. организмы, обычно от 2 до 30 мкм, нек-рые — 200—400 мкм, исключение — водяная сеточка (*Hydrodictyon reticulatum*), дл. до 1,5 м. Одноклеточные и колониальные организмы, в вегетативном состоянии лишены жгутиков; б. ч. шаровидные, эллипсоидные, встречаются серповидные и с иной формой клеток. Бесполое размножение двужгутиковыми зооспорами или автоспорами. У колониальных Х. в. споры перед выходом формируются внутри материнской клетки в дочернюю колонию. Половой процесс — изогамия, реже анизогамия и оогамия. В СССР — ок. 150 родов, 400 видов. Распространены повсеместно в пресных водоёмах, в почве и на её поверхности, изредка в морях. Интенсивно размножаясь, вызывают «цветение» воды. Нек-рые живут в слоевищах многоклеточных водорослей и в листьях наземных растений, другие — компоненты лишайников или зоохлорелл животных. Нек-рые виды — криофилы (вызывают зелёное и красное «цветение» снега). Служат кормом для водных животных, играют



Хлорококковые водоросли: *1* — сценедесмус *Scenedesmus quadricauda*; *2* — тетраедрон *Tetraedron caudatum*; *3* — голенкиния *Golenkinia radiata*.

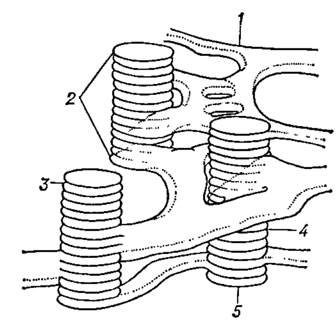
роль продуцентов кислорода в водоёмах. Проводятся эксперименты по пром. культивированию Х. в. (сценедесмус, хлорелла) для кормовых и пищ. целей.

ХЛОРОПЛА́СТЫ (от греч. chlōrós — зелёный и plastós — вылепленный), внутриклеточные органоиды (пластиды) растений, в к-рых осуществляется фотосинтез; благодаря хлорофиллу окрашены в зелёный цвет. Встречаются в клетках



Строение хлоропласта: *1* — внешняя мембрана; *2* — внутренняя мембрана; *3* — крахмальное зерно; *4* — ДНК; *5* — тилакоиды стромы (феты); *6* — тилакоид граны; *7* — матрикс (строма).

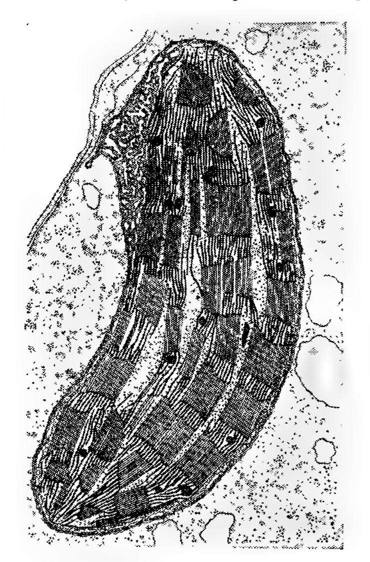
разл. тканей надземных органов растений, особенно обильны и хорошо развиты в листьях и зелёных плодах. Дл. 5—10 мкм, шир. 2—4 мкм. В клетках выс-



Часть тилакоидной системы: *1* — тилакоид стромы (фрет); *2* — грана; *3* — полость тилакоида; *4* — перегородка между тилакоидами; *5* — тилакоид граны (отсек).

ших растений Х. (чаще их 15—50) имеют линзовидно-округлую или эллипсоидную форму. Значительно разнообразнее Х., наз. *хроматофорами*, у водорослей, но число их обычно невелико (от одного до нескольких). Х. отделены от цитоплазмы двойной мембраной, обладающей избират. проницаемостью; внутр. её часть, врастая в матрикс (строму), образует систему осн. структурных единиц Х. в виде уплощённых мешков — тилакоидов, в к-рых локализованы пигменты: основные — хлорофиллы и вспомогательные — каротиноиды. Группы дисковидных тилакоидов, связанных друг с другом таким образом, что их полости оказываются непрерывными, образуют (наподобие стопки монет) граны. Кол-во гран в Х. высших растений может достигать 40—60 (иногда до 150). Тилакоиды стромы (т. н. фреты) связывают граны между собой. Х. содержат рибосомы, ДНК, ферменты и, кроме фотосинтеза, осуществляют синтез АТФ из АДФ (фосфорилирование), синтез и гидролиз липидов, ассимиляционного крахмала и белков, откладываемых в строме. В Х. синтезируются также ферменты, осуществляющие световую реакцию и белки мембран тилакоидов. Собственный генетич. аппарат и специфич. белоксинтезирующая система обусловливают относит. автономию Х. от др. клеточных структур. Каждый Х. развивается, как

полагают, из пропластиды, к-рая способна реплицироваться путём деления (именно так увеличивается их число в клетке); зрелые Х. иногда также способны к репликации. При старении листьев и стеблей, созревании плодов Х. вследствие разрушения хлорофилла утрачивают зелёную окраску, превращаясь в хромопласты. Полагают, что Х. произошли путём



Микрофотография хлоропласта.

симбиогенеза цианобактерий с древними ядерными гетеротрофными водорослями или простейшими.

● Насыров Ю. С., Фотосинтез и генетика хлоропластов, М., 1975; Methods in chloroplast molecular biology, Amst., 1982.

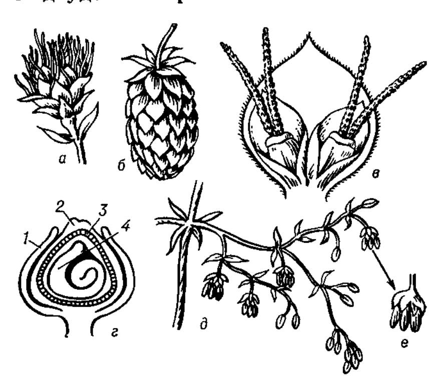
ХЛОРОФИЛЛЫ (от греч. chlōrós — зелёный и ...*филл*), зелёные пигменты растений, с помощью к-рых они улавливают энергию солнечного света и осуществляют фотосинтез. Основу молекулы Х. составляет Mg-порфириновый комплекс. Кроме того, имеются разл. заместители, напр. фитол, придающий молекуле Х. способность встраиваться в липидный слой биол. мембран. В клетке молекулы Х. сосредоточены в хлоропластах и хроматофорах; как и гемоглобины, Х. физиологически активны только в связанной с белком форме. Существует неск. типов Х. (Х. *a*, *b*, *c*, *d*), отличающихся системой сопряжённых связей и заместителями (а следовательно, и спектрами поглощения). Высшие растения и водоросли содержат в качестве осн. пигмента Х. *a*, в качестве сопровождающих (дополнительных) — Х. *b* (высшие растения, зелёные водоросли), Х. *c* (бурые и диатомовые водоросли), Х. *d* (красные водоросли). Бóльшая часть молекул Х. поглощает энергию света (что сопровождается возбуждением молекул Х., т. е. запасанием энергии внутри молекул) и передаёт её реакц. центрам фотосинтеза (миграция энергии), меньшая же часть включена в состав реакц. центров фотосинтеза и непосредственно участвует в фотохимич. реакциях. За счёт энергии поглощённого кванта Х. реакц. центра осуществляет межмолекулярный перенос электрона — т. н. элементарный окислит.-восстановит. акт. В результате первичных процессов фотосинтеза образуются восстановленные продукты (НАД·Н, НАДФ·Н), а также АТФ. Энергия, запасённая в этих соединениях, используется затем для биохимич. превращений углерода, входящих в цикл Калвина. Т. о., свет, поглощённый Х., преобразуется в потенциальную химич. энергию органич. продуктов фотосинтеза.

Хлорофилл *a*.

У фототрофных бактерий в фотосинтезе участвуют аналоги Х. — *бактериохлорофиллы*. См. также *Фотосинтез*.

ХМЕЛЕГРÁБ (*Ostrya*), род деревьев или высоких кустарников сем. берёзовых. Однодомные растения; пестичный цветок окружён обёрткой («плюской»), образованной из сросшихся прицветников, вследствие чего серёжка похожа на пестичные соцветия хмеля (отсюда назв.). 5—7 (по др. данным, 10) видов, в Евразии, Сев. и Центр. Америке. Цветут весной, одновременно с развёртыванием листьев. В СССР 1 вид — Х. обыкновенный (*O. carpinifolia*), на Кавказе. Дерево выс. до 15 (иногда 22—25) м, б. ч. в смешанных лесах или небольшими группами (стелющиеся формы) до выс. 700—800 м (иногда до 2100 м). Растёт на известковых почвах, образуя сильную корневую систему; ветроустойчив, способен расти на скалах. Даёт обильную пнёвую поросль. Декор. растение с плотной древесиной, идущей на поделки, и корой, пригодной для дубления кож и получения краски. Редкий реликтовый вид, в Красной книге СССР. Неск. др. видов Х. встречаются в СССР в культуре.

ХМЕЛЬ (*Humulus*), род вьющихся, обычно двудомных растений сем. коноплёвых порядка крапивных. Цветки мелкие, однополые; мужские — в метельчатых соцветиях, женские — в головчатых колосьях. При созревании плодов кроющие чешуи колосьев разрастаются и последние становятся похожи на шишки. 3—4 вида, в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — 2 вида. Повсеместно с давних пор культивируется (и нередко дичает) Х. обыкновенный (*H. lupulus*). Его «шишки», содержащие горькие, дубильные, ароматич. и др. вещества — сырьё в пивоварении (придают пиву аромат и горьковатый вкус). «Шишки» Х. применяют также в хлебопечении, медицине, парфюмерии. Х. — декор. растения. См. также рис. 1 при ст. *Лианы*.



Хмель обыкновенный: *а* — соцветие пестичных цветков; *б* — развившееся из него соплодие; *в* — пестичные цветки с околоцветниками и кроющим листом; *г* — плод в продольном разрезе (*1* — разросшийся околоцветник, *2* — околоплодник, *3* — кожура семени, *4* — зародыш и эндосперм); *д* — соцветие тычиночных цветков; *е* — тычиночный цветок.

ХОÁНЫ (от греч. choánē — воронка, воронкообразное отверстие), внутренние ноздри, внутренние носовые отверстия у нек-рых рыб и наземных позвоночных. У кистепёрых и двоякодышащих рыб, у земноводных и большинства пресмыкающихся носовая полость открывается в ротовую полость первичными Х. У черепах, нек-рых птиц и особенно у крокодилов и млекопитающих с развитием твёрдого нёба задний отдел носовой полости вытягивается в носоглоточный ход, к-рый открывается вторичной Х. в верх. часть глотки. Образующийся т. обр. дыхат. канал обеспечивает свободу дыхания при наличии пищи во рту. Вероятно, у двоякодышащих рыб Х. приобретались независимо от кистепёрых и негомологичны Х. наземных позвоночных.

ХÓБОТ, вытянутая подвижная носовая часть морды с открывающимися на конце её ноздрями у нек-рых пресмыкающихся (мягкие черепахи) и млекопитающих (большинство насекомоядных, тапиры, самцы морского слона, слоны и др.). Обычно выполняет дыхательную, обонятельную и осязательную функции. Хорошо развитый Х. слонов, образованный срастанием вытянутого носа с верх. губой, снабжён на конце подвижным пальцевидным придатком и служит для захватывания пищи, ощупывания и удерживания предметов. В Х. слон набирает воду, препровождая её затем в рот.

ХОБОТНЫЕ (Proboscidea), отряд млекопитающих. Возникли в среднем эоцене в Африке, откуда распространились в Евразию и Америку; наивысшего расцвета достигли в неогене и плейстоцене. Древнейшие Х. были выс. ок. 1 м, более поздние — выс. до 4,5—5 м. Конечности столбообразные, пятипалые. Сильно развитые губа и нос, сросшиеся вместе, образуют хобот, отсутствовавший у самых древних Х. Растительноядные. Три подотряда: меритерии (Moeritherioidea), дейнотерии (Deinotheroidea) и слонообразные (Elephantoidea). В последнем 2 сем. — мастодонты (иногда разделяют на 2 сем. — гребнезубые мастодонты и бугорчатозубые мастодонты) и слоны. В совр. фауне Х. представлены только слонами. У древних Х., обитавших по побережьям водоёмов, были бугорчатые зубы, относительно короткие ноги; в дальнейшем в связи с переходом к жизни на открытых пространствах и к питанию ветвями и жёсткими листьями у Х. развились сложные, перетирающие зубы, хобот и бивни, удлинились ноги.

ХОБОТÓК, 1) передняя суженная часть тела у беспозвоночных, осуществляющая чувствит. функцию (нек-рые ресничные черви), собирание пищевых частиц (эхиуриды), рытьё в грунте (кишечнодышащие). 2) Подвижная мышечная трубка, выдвигающаяся наружу для схватывания добычи (нек-рые ресничные и коль-

чатые черви, немертины). 3) Трубковидные вооружённые крючьями органы прикрепления у паразитич. червей (скребни, ленточные черви). 4) Видоизменённые верх. и ниж. губы и челюсти — сосущий (ручейники, нек-рые двукрылые насекомые) и колюще-сосущий ротовой орган, способный также прокалывать покровы животного или растения (клещи, равнокрылые, полужесткокрылые, вши, блохи, нек-рые двукрылые насекомые).

ХОДУ́ЛОЧНИК (*Himantopus himantopus*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 40 см. Окраска контрастная: спина и крылья чёрные, низ и хвост белые, непропорционально длинные ноги красные. Распространён на Ю. Евразии, в Африке, Австралии, Нов. Зеландии и Америке (кроме С.); в СССР — в степной зоне от низовий Дуная до оз. Зайсан. Обитает на берегах пресных и солёных озёр и на мор. побережьях. Гнездится небольшими колониями. Кормится на мелководье гл. обр. беспозвоночными. 1 подвид в Красной книге МСОП. См. рис. 2 при ст. *Ржанковые*.

ХОДУ́ЛЬНЫЕ КО́РНИ, надземные мощные корни, поддерживающие над уровнем воды ствол деревьев и укрепляющие растение в иле или песчаном грунте приливной полосы морских побережий. Выполняют также (как и дыхат. корни, или пневматофоры) функцию дыхания. Характерны для пандануса (*Pandanus*), ризофоры, и др. мангровых деревьев.

ХО́ЛЕВАЯ КИСЛОТА́, жёлчная к-та человека и ряда др. млекопитающих. Образуется в печени и выделяется с жёлчью в кишечник. Эфиры Х. к. с коферментом А реагируют в печени с глицином и таурином, давая конъюгаты Х. к. — гликохолевую и таурохолевую к-ты. Натриевые соли Х. к. и её конъюгатов — эмульгаторы жиров, способствующие их всасыванию и перевариванию.

ХОЛЕСТЕРИ́Н, холестерол, тетрациклич. ненасыщенный спирт из класса стероидов, важнейший стерин животных. Присутствует во всех живых организмах. Содержание Х. в растениях невелико (за исключением масла семян и пыльцы). У позвоночных Х. содержится в липидах нервной ткани, в печени (осн. орган биосинтеза Х.), в надпочечниках и в эритроцитах. В плазме крови Х. находится в виде сложных эфиров с высшими жирными к-тами и служит переносчиком при их транспорте. Осн. биохимич. функция Х. у позвоночных — превращение в прогестерон (в плаценте, семенниках, жёлтом теле и в надпочечниках), открывающее цепь биосинтеза стероидных половых гормонов и кортикостероидов. Др. направление метаболизма Х. у позвоночных — образование жёлчных к-т, спиртов и витамина D_3. Участие Х. в образовании фосфолипидного слоя клеточных мембран обусловлено способностью Х. и его сложных эфиров образовывать мол. комплексы с жирными к-тами и белками. У членистоногих Х. используется для биосинтеза гормонов линьки — экдизонов. Высшие позвоночные и мн. моллюски синтезируют Х. из сквалена. Членистоногие, а также кольчатые черви, иглокожие, акулы и нек-рые микроорганизмы не обладают такой способностью и для выработки необходимых им биорегуляторов используют поступающий с пищей Х. Большинство C_{28}- и C_{29}-фитостеринов, C_{28}-микостеринов и стеринов мор. беспозвоночных образуется при биохимич. трансформации боковой цепи Х. Роль Х. в пищевых связях между разл. компонентами биоценоза очень велика. У нек-рых животных уровень Х. в организме регулируется по принципу обратной связи. У человека этот механизм отсутствует, поэтому при богатой жирами диете содержание Х. в крови (в норме 150—200 мг%) резко возрастает, что способствует ожирению печени, избыточному образованию жёлчи и, вследствие этого, жёлчных камней, а также к отложению в стенках кровеносных сосудов Х. в составе липопротеидов; это приводит к развитию атеросклеротич. бляшек и атеросклероза. Из организма Х. выводится гл. обр. с экскрементами. В пром-сти из Х. синтезируют стероидные препараты. Осн. источник Х. — спинной мозг убойного рогатого скота.

● Gibbons G. F., Mitropoulos K. A., Myant N. B., Biochemistry of cholesterol, Amst., 1982.

ХОЛЕЦИСТОКИНИ́Н, панкреозимин, гормон, вырабатываемый клетками слизистой оболочки преимущественно верх. отдела тонкой кишки позвоночных. Возбуждает секрецию пищеварит. ферментов, в т. ч. трипсина, поджелудочной железой (отсюда назв. — панкреозимин), стимулирует сокращение жёлчного пузыря. Х. — полипептид, состоящий из 33 аминокислотных остатков и имеющий сульфированный остаток тирозина; мол. м. ок. 3900. По химич. структуре и нек-рыми биол. свойствам Х. сходен с гастрином. Из кожи лягушек выделен декапептид церулеин, близкий по биол. свойствам Х. См. также *Гастроинтестинальные гормоны*.

ХОЛИ́Н, гидроксид триметил-β-оксиэтиламмония, $(CH_3)_3\overset{+}{N}CH_2CH_2OH \cdot OH^-$. Присутствует в тканях животных, растений и в микроорганизмах. Входит в состав фосфолипидов, ацетилхолина. Донор метильных групп в биохимических реакциях метилирования (напр., при биосинтезе метионина). Обладает выраженным липотропным действием, предупреждает развитие жировой инфильтрации печени. Не является витамином (хотя обычно его относят к витаминам группы В), т. к. используется в качестве пластического материала при построении структур живой ткани и может синтезироваться в организме из серина. Биосинтез у животных ограничен, поэтому он должен поступать с пищей. Недостаток Х. в сочетании с белковой недостаточностью может вызывать жировую дегенерацию печени и способствовать развитию цирроза. Наиболее богаты Х. мясо, рыба, яичный желток, соевая мука. Суточная потребность человека 250—600 мг.

ХОЛИНЭСТЕРА́ЗЫ, ферменты класса гидролаз; катализируют гидролитич. расщепление эфиров холина. Наибольшее биол. значение имеет ацетилхолинэстераза. В сыворотке крови, печени, поджелудочной железе и др. органах и тканях животных и человека, а также в змеином яде присутствуют «псевдохолинэстеразы» — неспецифич. Х., разрушающие производные холина с большей скоростью, чем ацетилхолин.

ХОМАЛОЗО́И (Homalozoa), подтип вымерших иглокожих. Жили со среднего кембрия до среднего девона. Без следов радиальной симметрии, но с различно выраженной, возможно, вторичной билатеральной симметрией. Тека сжатая, часто с руковидным аулакофором и со стеблевидным выростом. Амбулакральная система с 1, реже 2 бороздками, или она не выражена. 4 класса.

ХО́МИНГ (англ. homing, от home — возвращаться домой), инстинкт дома, способность животного при определ. условиях возвращаться со значит. расстояния на свой участок обитания, к гнезду, логову и т. д. Наиб. ярко инстинкт дома проявляется у видов с дальними сезонными миграциями (угри и проходные лососёвые рыбы, морские черепахи, многие перелётные птицы, ластоногие). Бурокрылая ржанка (*Pluvialis dominica*), улетающая в конце лета на зимовку за 13 тыс. км от места своего гнездования, следующей весной устраивает гнездо не далее чем в неск. метрах от прошлогоднего. Большинство самцов морского котика с началом сезона размножения возвращается на одно и то же лежбище, где из года в год занимает одну и ту же терр. диам. ок. 10 м. Альбатросы, увезённые из гнездовой колонии за 2000—6600 км, возвращаются на свои гнёзда, пролетая в среднем по 200—500 км в день. Х., как показано экспериментально, присущ и оседлым животным (напр., нек-рым земноводным и пресмыкающимся). Х., выработанный в результате искусств. отбора, в высокой степени развит у почтовых голубей. В основе Х. лежит «привязанность» особи к определ. участку местности, где животное родилось (филопатрия) или где оно впервые успешно размножалось. См. также *Бионавигация, Ориентация животных*.

ХОМЯКИ́ (Cricetinae), подсемейство хомяковых. Иногда выделяются в отд. семейство. 60—80 родов, 380—390 видов. Населяют все континенты, кроме Австралии (на о. Мадагаскар близкое подсем. мадагаскарских Х. — Nesomyinae, 7 родов, 10 видов), нет в тропиках Азии и Африки. В СССР — 5—7 родов, в т. ч. 5 родов хомячков, 15 видов. На открытых ландшафтах гор и равнин субтропич. и умеренного поясов, луговых участках Ю. лесной зоны; в горах до выс. 4600 м. Активны в сумерках и ночью, зимой нек-рые впадают в спячку. Живут поодиночке в простых норах. В пище преобладают семена. Мн. Х. делают запасы. Рождают до 18 детёнышей. Носители ряда инфекций. Нек-рые Х. — лабораторные животные. См. рис. 11, 12 при ст. *Грызуны*.

ХОМЯКО́ВЫЕ (Cricetidae), семейство грызунов. Иногда в сем. Х. оставляют только подсем. хомяков. Известны с конца эоцена, в СССР — с олигоцена. Дл. тела от 5 см у карликовых хомячков (*Baiomys*) до 35 см у ондатры. 8—11 подсем., в т. ч. 6 совр., включают до 127 совр. и 30 вымерших родов, ок. 625 совр. видов. В СССР 4 подсем.: полёвки, песчанки, цокоры и хомяки; ок. 70 видов. Распространены на всех материках (кроме Австралии) и на о. Мадагаскар. Растительноядные, реже всеядные. Мн. виды дают вспышки массовых размножений; могут наносить ущерб с. х-ву. См. рис. 11—19 при ст. *Грызуны*.

● Воронцов Н. Н., Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны, ч. 1, Л., 1982 (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, в. 6).

ХОМЯЧКИ́, общее назв. грызунов, относящихся к неск. родам подсем. хомяков. В СССР — 12 видов из родов эверсманновы (*Allocricetulus*), серые (*Cricetulus*), джунгарские (*Phodopus*), крысовидные (*Tscherskia*) и мышевидные (*Calomyscus*) Х. Дл. тела 8,5—22 см, хвоста 1,5—10 см. Населяют равнинные и горные степи, полупустыни, кустарниковые заросли Евразии, от Юго-Вост. Европы до Приморья, в Корее и Китае. В СССР наиб. обычны серый Х. (*Cr. migratorius*)

и барабинский, или даурский, Х. (*Gr. barabensis*). Первый нередко селится в жилищах человека. Мн. виды малочисленны. 3 вида в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. 12 при ст. *Грызуны*.

ХОНДРИО́М (от греч. chondríon — зёрнышко, крупинка), совокупность генов, расположенных в ДНК митохондрий. Обслуживается самостоят. аппаратом репликации, транскрипции и трансляции. Х. у самых разных организмов включает гены для всех тРНК и рибосомальных РНК, необходимых для митохондриального белкового синтеза, а также для ряда белков — в осн. ферментов дыхат. цепей. Однако большинство белков, функционирующих в митохондриях, закодированы в ядерном геноме, синтезируются на цитоплазматич. рибосомах и затем транспортируются в митохондрию.

Популярна гипотеза о происхождении Х. от эндосимбиотич. бактерий. Однако это доказано только для Х. растений. Гены Х. грибов и животных обычно столь же далеки по своей структуре от гомологичных генов бактерий, как и от генов ядерного генома эукариот. Гены Х. грибов, а также растений часто имеют мозаичную (интрон-экзонную) структуру, характерную для ядерных генов эукариот. Генетич. код для Х. отличается от универсального генетич. кода. Так, один из триплетов (УГА) универсального генетич. кода определяет окончание белкового синтеза, а в генетич. коде для Х. ряда организмов кодирует аминокислоту триптофан. Х. животных, растений, грибов отличаются друг от друга разными отклонениями от универсального кода и общей компоновкой генов. Установлены нуклеотидные последовательности Х. ряда млекопитающих и грибов. Ср. *Геном*, *Пластом*, *Плазмон*.

ХОНДРОБЛА́СТЫ (от греч. chóndros — хрящ и ...*бласт*), юные клетки хрящевой ткани, активно образующие межклеточное вещество. Характеризуются высокой митотической активностью, базофильной цитоплазмой, содержат много РНК, хорошо развитые гранулярную эндоплазматич. сеть и комплекс Гольджи. В Х. синтезируется коллаген (тип II), выделяющийся в межклеточное пространство в виде комплексов тропоколлагена, а также др. склеропротеид — эластин и компонеты осн. вещества хряща. В процессе развития Х. превращаются в хондроциты.

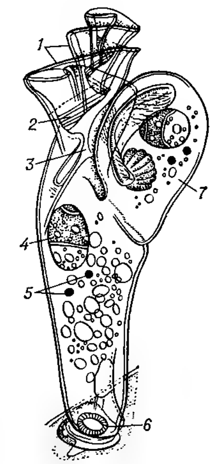
ХОНДРОИТИНСУЛЬФА́ТЫ, хондроитинсерные кислоты, сульфатированные мукополисахариды (глюкозаминогликаны), входящие в состав соединит. ткани (хрящей, сухожилий).

ХОНДРОКРА́НИУМ (от греч. chóndros — хрящ и kraníon — череп), хрящевой череп, примордиальный череп, эмбриональный череп позвоночных, образованный хрящевой тканью. Во взрослом состоянии Х. сохраняется у круглоротых и хрящевых рыб (вероятно, результат эволюции по пути фетализации). Иногда Х. наз. эндокраниум — более или менее полно окостеневающие производные эмбрионального хрящевого черепа (без накладных костей) у взрослых животных.

ХОНДРОФО́РЫ (Chondrophora), отряд книдарий подкласса гидроидных. Одиночные крупные плавающие полипы, на теле к-рых выпочковываются мелкие полипы (дактилозоиды) и отрывающиеся медузы. Тело дисковидное, уплощённое, дл. до 12 см, голубое. Сверху диск покрыт тонкой хитиновой плёнкой, образующей у велеллы, или парусника (*Velella*), высокий треугольный вырост — парус. Под плёнкой расположены воздухоносные полости. В центре ниж. стороны диска находится рот, по периферии — многочисл. длинные свисающие щупальца. Свободноплавающие медузы осуществляют половое размножение. 1 сем., 2 рода, 3 вида. Распространены в тропич. зоне, в открытом океане. Взрослые и молодые особи плавают по поверхности, образуя скопления протяжённостью до неск. км.

ХОНДРОЦИ́ТЫ (от греч. chóndros — хрящ и ...*цит*), зрелые клетки хрящевой ткани. Образуются из хондробластов, от к-рых отличаются значительно меньшей способностью к синтезу и секреции коллагена и компонентов осн. вещества хряща.

ХОНОТРИ́ХИ, воронкоресничные инфузории (Chonotricha), подкласс ресничных инфузорий. Дл. от 70 до 300 мкм. Тело в плотной кутикуле, нередко с шипами. Ресничный покров — только на сложно устроенной предротовой воронке. Св. 100 видов. Одиночные сидячие формы. Эктокомменсалы морских и пресноводных высших ракообразных (наиболее часты на жаберных листках). Особенно разнообразны на рачках сем. Gammaridae из оз. Байкал. При бесполом размножении (наруж. или внутр. почкование) Х. образуют свободноплавающих «бродяжек» с развитым ресничным аппаратом, к-рые затем оседают, теряют реснички и превращаются во взрослые формы.



Хонотриха *Spirochona brevis*: *1* — предротовая воронка; *2* — ресничные ряды; *3* — рот; *4* — макронуклеус; *5* — микронуклеусы; *6* — прикрепительный диск; *7* — отделяющаяся почка (наружное почкование).

...ХОР, ...ХО́РИЯ (от греч. chōréō — иду вперёд, двигаюсь, продвигаюсь, распространяюсь), часть сложных слов, обозначающая распространение, место распространения, напр., *антропохория*, *биохор*.

ХО́РДА (от греч. chordḗ — струна), спинная струна (chorda dorsalis), эластичная несегментированная скелетная ось у хордовых животных. Развивается из ср. части крыши первичной кишки в виде выпячивания, к-рое затем отшнуровывается и превращается в продольный цилиндрич. тяж, расположенный под нервной трубкой. У ланцетника, круглоротых, нек-рых рыб (цельноголовые, осетровые, двоякодышащие) сохраняется в течение всей жизни, у остальных позвоночных и оболочников — только у эмбрионов. При волнообразных изгибах тела (при плавании) Х. сгибается под действием сегментированной боковой мышцы туловища. У взрослых позвоночных вокруг Х. развиваются хрящевые или костные элементы позвонков, сначала дополняющие, а затем в большей или меньшей степени вытесняющие её, в результате чего Х. замещается позвоночником. Остатки Х. сохраняются между амфицельными телами позвонков и сжаты внутри них (рыбы, нек-рые хвостатые земноводные, безногие земноводные, нек-рые ящерицы), входят в состав тел позвонков (хвостатые земноводные), межпозвоночных дисков (крокодилы, млекопитающие) или полностью исчезают (птицы). Прочность оболочек Х. и её упругость, связанная с тургором клеток, обусловливают опорную функцию Х. В эмбриогенезе зачаток Х. — хордомезодерма.

ХО́РДОВЫЕ (Chordata), тип вторичноротых животных. Характерен осевой скелет в виде лежащей над кишкой хорды. Почти у всех Х. в течение жизни сохраняется спинная нервная трубка над хордой, из к-рой дифференцируются головной и спинной мозг. Парные метамерные жаберные щели в стенке глотки у водных форм сохраняются всю жизнь, у наземных позвоночных (с лёгочным дыханием) — только на ранних стадиях онтогенеза. Сердце с перикардом, у нек-рых — пульсирующий брюшной сосуд. Характерна вторичная сегментация (*метамерия*) на протяжении третьего первичного сегмента тела (туловищного отдела), к-рая хорошо выражена у бесчерепных и позвоночных в период зародышевого развития. Низшие формы Х. имеют плавательный хвост (постанальный отдел тела, содержащий продолжение хорды, нервной трубки и метамерную продольную мускулатуру). Подтипы: головохордовые, оболочники и позвоночные. Ок. 40 000 совр. видов (из них ок. 38000 позвоночных). Положение Х. в системе животного мира достаточно обособленно. Однако жаберный аппарат их сходен с таковым у кишечнодышащих и нек-рых ископаемых иглокожих, спинной нервный ствол характерен также для полухордовых, а зачатки вторичной сегментации имеются уже у кишечнодышащих в виде метамерного упорядочения нек-рых органов туловища. Вероятно, Х. происходят от предков, общих для всех этих групп.

● Малахов В. В., Новый взгляд на происхождение хордовых, «Природа», 1982, № 5.

ХОРДОМЕЗОДЕ́РМА, многоклеточный зачаток будущих хорды и осевой мезодермы, обособляющийся на стадии бластулы и расположенный на спинной стороне зародыша позвоночных. В процессе гаструляции Х. подстилает изнутри эктодерму и индуцирует в ней образование зачатка нервной системы — нервной пластинки.

ХОРДОТОНА́ЛЬНЫЕ О́РГАНЫ (от греч. chordḗ — струна и tónos — натяжение), органы чувств у насекомых и ракообразных; воспринимают положение и смещение частей тела относительно друг друга (особенно в сочленениях конечностей или между сегментами тела), а также вибрации и разл. механич. воздействия. Большинство из них — проприоцепторы, участвующие в регуляции и координации движений. Состоят из неск. удлинённых хордотональных (струновидных) сенсилл, натянутых между двумя участками кутикулы или между кутикулой и прилежащими тканями. Каждая сенсилла состоит из 1—3 биполярных нейронов и 2—3 вспомогат. клеток, одна из к-рых содержит т. н. сколопс (штифт). Расположены в разл. частях тела — усиках, ногах, крыльях, груди, брюшке. Распределены обычно симметрично и метамерно. Х. о., расположенные в голенях насекомых (т. н.

субгенуальные, или подколенные, органы), реагируют на вибрацию субстрата, на к-ром находится насекомое (напр., тараканы рода *Periplaneta* воспринимают колебания в диапазоне 0,025—6 кГц; минимальные пороговые амплитуды 10^{-7} — 10^{-10} см). Спец. форма Х. о.— *джонстонов орган.*

ХО́РИОН (от греч. chórion — оболочка, послед), 1) Х., или ворсинчатая оболочка, — наружная зародышевая оболочка у высших позвоночных, образуется на ранних стадиях их развития. См. *Зародышевые оболочки.* 2) Вторичная оболочка яиц беспозвоночных и нек-рых низших позвоночных животных. См. *Яйцевые оболочки.*

ХОРИОНИ́ЧЕСКИЙ ГОНАДОТРОПИ́Н, хориальный гонадотропин, ХГ, ХГТ, гормон, вырабатываемый ворсинками хориона и плацентой приматов. Оказывает трофич. влияние на имплантированное яйцо и прилегающие ткани, стимулирует развитие и секреторную активность жёлтого тела, поддерживает его функцию при беременности вплоть до полного формирования плаценты, частично участвует в регуляции биосинтеза эстрогенов в плаценте, способствует взаимному превращению эстрогенов и андрогенов. По химич. природе — гликопротеид; мол. м. ок. 30 000. По биол. свойствам Х. г. близок лютеинизирующему гормону гипофиза. Полагают, что фактор аденогипофиза — плацентотропин — регулирует образование Х. г. в плаценте.

ХОРИОНИ́ЧЕСКИЙ СОМАТОМАММОТРОПИ́Н, хориомаммотропин, ХСМ, плацентарный лактоген, гормон, вырабатываемый трофобластами плаценты человека; обладает лактогенной и незначит. ростовой активностью, лютеотропным действием, задерживает в организме азот, натрий, фосфор, кальций. По химич. природе — пептид; мол. м. ок. 22000. Секреция Х. с. начинается с 6-й недели беременности и резко увеличивается в последнем триместре (достигает в сутки 1 г при концентрации в крови ок. 500—800 мкг%). По структуре, биол. и иммунологич. свойствам Х. с. сходен с гормоном роста.

ХОРОЛО́ГИЯ (от греч. chōros — место, пространство и ...*логия*), раздел биогеографии, изучающий закономерности пространственного размещения организмов и их сообществ; подразделяется на фитохорологию и зоохорологию.

ХОРЬКИ́, млекопитающие рода ласок и хорьков сем. куньих. Дл. тела 30—48 см, хвоста 9—16 см. Тело вытянутое, гибкое, ноги короткие, пальпеходящие. Мех пушистый. 3 вида, в Евразии и Сев. Америке. Образ жизни сумеречный. Питаются гл. обр. мелкими грызунами. В СССР 2 вида. Лесной, или чёрный, Х. (*Mustela putorius*) — в осн. в лесной зоне к В. до Урала. Окраска чёрно-бурая, подпушь светлая. Полигам. Детёнышей 1—12, чаще 4—6. Живёт под пнями, хворостом, стогами сена, часто под постройками в селениях. Нападает на домашнюю птицу. Степной, или светлый, Х. (*M. eversmanni*) — в лесостепной, степной и полупустынной зонах Евразии. Окраска белёсая, с тёмными кончиками отдельных остевых волос. Детёнышей 3—18. Живёт в норах. Х.— объект пушного промысла. Крайне полезны (регулируют численность грызунов), поэтому охота на светлого Х. в ряде областей запрещена. Альбиносная форма чёрного Х. (фуро) одомашнена. 1 вид (*M. nigripes*) — в Красной книге МСОП. См. рис. 7 при ст. *Куньи.*

ХОХЛА́ТКА (*Corydalis*), род растений сем. маковых, нередко выделяемый вместе с др. родами в сем. дымянковых. Много-, одно- или, редко, двулетние травы, часто с подземными клубнями; млечного сока не содержат. Листья б. ч. дважды-триждытройчатые. Цветки неправильные, со шпорцем, фиолетовые, жёлтые или беловатые, в кистевидном соцветии, гомогамные; опыляются длиннохоботковыми насекомыми, для нек-рых возможно самоопыление. Плод — стручковидная коробочка, семена разносятся муравьями. Ок. 320 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, 1 вид — в горах тропич. Вост. Африки; в СССР — ок. 70 видов, гл. обр. в Ср. Азии и Сибири, преим. в альп. поясе у тающих снегов. Х. плотная (*C. solida*, прежде *C. halleri*), Х. полая (*C. cava*), Х. Маршалла (*C. marschalliana*) и др. растут в листв. и смешанных лесах, среди кустарников; цветут рано весной. Клубни их содержат характерные для маковых алкалоиды, применяемые в медицине. Медоносы. Мн. виды разводят как декоративные. См. рис. 4 при ст. *Маковые.*

ХОХЛА́ТКИ (Notodontidae), семейство ночных бабочек. Крылья в размахе 40—60 мм, редко более, складываются крышеобразно; передние — удлинённые, их задний край нередко с выступом в виде зубца или хохолка (отсюда назв.); окраска серая или буроватая, реже яркая, криптическая. Ок. 3000 видов, в умеренном и тропич. поясах, в СССР — ок. 100 видов. Яйца откладывают на листья. Гусеницы обычно голые, на теле часто развиты выросты, придающие им причудливую форму; питаются листьями деревьев и кустарников; мн. видам свойственна монофагия. Окукливание в коконах, на коре, между листьями или в почве. Зимует куколка, нередко яйцо; 1 или 2 поколения в год. Нек-рые Х. повреждают лесные породы, напр. лунка серебристая (*Phalera bucephala*), Х. дубовая (*Peridea anceps*), Х. тугайная (*Paragluphisia oxiana*) — в Красной книге СССР. См. рис. 1 в табл. 27.

ХОХЛА́ТЫЙ ОЛЕ́НЬ (*Elaphodus cephalophus*), млекопитающее сем. оленевых. Единственный вид рода. Дл. тела ок. 150 см, масса до 50 кг. У самцов на лбу короткие рожки, почти спрятанные в пучке длинных волос. Окраска шоколадно-коричневая. Распространён в покрытых кустарником горах Юж. и Центр. Китая, Бирмы, Лаоса. См. рис. 3 при ст. *Оленевые.*

ХОХЛА́ТЫЙ ПАВИА́Н, чёрный павиан (*Macaca nigra*, или *Cynopithecus niger*), обезьяна рода макаков. Ранее выделялся в отд. род мартышкообразных. По размерам, строению кистей и стоп, защёчным мешкам близок к макакам; по строению головы и выступающему вперёд лицу с большим надглазничным валиком и костными гребнями вдоль носа — к павианам. Хвост короткий. Волосяной покров и кожа чёрные. На голове — хохол длинных волос. Эндемик о. Сулавеси. Обитает в долинных и горных лесах, ведёт древесный образ жизни. Держится небольшими группами или парами, в общении использует звуковые сигналы. Всеядный, забирается в сады и на плантации, собирает мелких мор. животных на берегу моря. В зоопарках содержится редко, описаны случаи размножения в неволе. См. рис. 6 в табл. 57.

ХОХЛА́Ч (*Cystophora cristata*), млекопитающее сем. тюленевых. Единств. вид рода. Дл. 2,1—2,5 м, масса 260—300 кг. У самцов на передней части морды кожный мешок («хохол»), дл. 30 см, шир. 25 см, к-рый надувается при возбуждении. Новорождённый (дл. ок. 1 м) имеет короткий серебристо-синий волосяной покров (длинный, мягкий, светло серый детский волос сбрасывается в утробе матери). Окраска взрослых пятнистая. Ареал — юж. часть арктич. ледовой зоны Сев. Атлантики, к С. проникает до 75° с. ш.; в СССР — зап. часть Баренцева м., заходит нерегулярно в Белое м. Совершает сезонные миграции. Беременность ок. 11 мес. Размножение на льдах (размещаются семьями). Преим. ихтиофаг. Численность, очевидно, 300—500 тыс. (70-е гг. 20 в.). Установлены ограничения на сроки и место добычи Х. (в Датском проливе, у берегов Гренландии). В Красной книге СССР. См. рис. 19, 20 в табл. 40.

ХРЕН (*Armoracia*), род многолетних травянистых растений сем. крестоцветных. Листья крупные. Плод — выпуклый стручочек. 3 вида, в Евразии, в СССР — 2 вида, в Европ. части и Сибири. Х. обыкновенный, или деревенский (*A. rusticana*), возделывается повсюду ради длинных толстых корневищ («корней»). Встречается и как одичавший — почти во всей Европе. Х. гулявниковый, или луговой (*A. sisymbrioides*), растёт в Сибири. Оба вида, как правило, семян не образуют; размножаются вегетативно — посредством образования на корневищах придаточных почек. В культуре — одно- и двулетние растения. «Корни» используют в качестве приправы; обладают фитонцидными свойствами.

ХРИЗАНТЕ́МА (*Chrysanthemum*), род растений сем. сложноцветных. В широком понимании объединяет до 200 видов. Часто к роду Х. относят всего неск. однолетних трав, распространённых преим. в странах Средиземноморья. Три из них культивируют как декоративные. Х. Роксбурга (*C. roxburghii*) разводят гл. обр. в странах Юго-Вост. Азии как овощ. Все эти виды нередко встречаются (в т. ч. и в СССР) как заносные или одичавшие. Многолетние виды с пышными махровыми соцветиями, также наз. Х., относят к роду дендрантема (*Dendranthema*), в к-ром ок. 50 видов, в умеренном поясе Евразии — от Европы до Японии. К этому роду принадлежат декоративные культивируемые виды, происходящие из Китая и Японии. Наиб. распространены насчитывающие тысячи сортов дендрантема индийская, или Х. мелкоцветковая (*D. indicum*), и дендрантема шелковицелистная, или Х. китайская (*D. morifolium*). Они цветут поздней осенью и ранней зимой.

ХРИЗОМОНА́ДОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Chrysomonadales или Ochromonadales), порядок золотистых водорослей. Микроскопич. одноклеточные и колониальные организмы, осн. часть жизненного цикла к-рых проходит в подвижной стадии с 1—2 жгутиками. У одних клетка с панцирем из чешуек заключена в «домик», у других лишена твёрдой оболочки и способна изменять форму. Нек-рые бесцветны. При неблагоприятных условиях образуются эндогенные цисты с кремневой оболочкой. Наряду с авторофным питанием многие Х. в. способны к гетеротрофному. Ок. 70 родов, 500 видов. Большинство Х. в. обитает в пресных водоёмах, при массовом развитии вызывают «цветение» воды. Нек-рые служат ин-

дикаторами степени загрязнения вод (динобрион, синура).

ХРОМАТИ́ДА (от греч. chrōma, род. падеж chrōmatos — цвет, краска), структурный элемент хромосомы, формирующийся в интерфазе ядра клетки в результате удвоения хромосом. Наиб. хорошо различима во время метафазы митоза, когда хромосома состоит из двух Х.; после деления центромеры Х. расходятся в дочерние ядра и становятся самостоят. хромосомами. В мейозе гомологичные хромосомы, сближаясь попарно, образуют структуру из четырёх Х. (тетраду). Различия между Х. могут возникать в результате кроссинговера (несестринские обмены) или реципрокного обмена участками Х. одной хромосомы (сестринские обмены). Частота таких обменов повышается под действием нек-рых физич., химич. и физиол. факторов.

ХРОМАТИ́Н (от греч. chrōma, род. падеж chrōmatos — цвет, краска), нуклеопротеидные нити, из к-рых состоят хромосомы клеток эукариот. Термин введён В. Флеммингом (1880). В цитологии под Х. подразумевают дисперсное состояние хромосом в интерфазе клеточного цикла. Осн. структурные компоненты Х.— ДНК (30—45%), гистоны (30—50%) и негистоновые белки (4—33%). На электронных микрофотографиях Х. напоминает бусы, «снизанные» из нуклеосом — частиц диам. ок. 10 нм. Высшие порядки структурной организации Х. (хромосомы) образуются из линейного пучка элементарных нитей Х.— нуклеосом — за счёт суперспирализации, образования петель прикрепления к «осевому скелету» из негистоновых белков. В этих процессах участвуют гистоны, ионы металлов и т. д. Различие между активным и неактивным Х. связывают прежде всего с различиями состава и со структурными переходами последнего (гл. обр. плотностью упаковки). Возможно, что эти типы Х. различаются нуклеосомной организацией. См. *Половой хроматин*, *Гетерохроматин*, *Хромосомы*, *Эухроматин*.

ХРОМАТОФО́РЫ (от греч. chrōma, род. падеж chrōmatos — цвет, краска и phorós — несущий), 1) органоиды водорослей, к-рые содержат пигменты, обеспечивающие фотосинтез. Состав пигментов в Х. характерен для каждой группы водорослей. 2) Мембранные внутриклеточные структуры в виде везикул (пузырьков), в к-рых находятся пигменты и происходят начальные стадии фотосинтеза у нек-рых пурпурных бактерий. Образуются в результате разрастания и инвагинации клеточной (цитоплазматической) мембраны и, видимо, сохраняют часто с ней связь. Иногда Х. называют фотосинтезирующий аппарат пурпурных бактерий независимо от его формы.

ХРОМАФФИ́ННЫЕ КЛЕ́ТКИ (от *хром...* и лат. affinis — родственный), а д р е н а л о в ы е к л е т к и, эндокринные клетки в организме позвоночных, образующие скопления (параганглии) в разных участках тела, особенно вблизи нервных ганглиев. Х. к. вырабатывают и выделяют в кровь гл. обр. катехоламины (адреналин, норадреналин и др.). Они способны осаждать соли хромовой к-ты и после фиксации ими приобретают тёмно коричневую окраску (отсюда назв.). Самое крупное скопление Х. к.— мозговой слой надпочечников. Совокупность Х. к. организма составляет адреналовую систему. В эмбриогенезе Х. к. развиваются из нейроэктодермы.

● К а р м и ч е л С., В и н к л е р Г., Хромаффинные клетки надпочечников, «В мире науки», 1985, № 10.

...ХРОМ(О)... (от греч. chrōma — цвет, краска), часть сложных слов, указывающая на отношение к цвету, окраске (напр., *хромопласты*, *хромосомы*), а также на отношение к хрому и его соединениям, входящим в состав окрашивающих препаратов.

ХРОМОМЕ́РЫ (от *хромо...* и греч. méros — часть), утолщённые, плотно спирализованные участки дезоксирибонуклеопротеидных нитей хромосомы, образующиеся в результате местного скручивания. Интенсивно окрашиваются ядерными красителями. Под микроскопом хорошо различимы в профазе мейоза, особенно в пахитене, имеют вид тёмноокрашенных гранул, расположенных, подобно бусинам, по длине хромосом. Хромомерный рисунок (расстояние между Х. и их размер) используется для идентификации хромосом. У нек-рых видов растений обнаружены очень крупные Х. (состоят из гетерохроматина и наз. «узелками», или вздутиями), к-рые служат чёткими хромосомными маркёрами (метками) при цитогенетич. исследованиях. Генетич. значение Х. и межхромомерных р-нов остаётся неясным.

ХРОМОПЛА́СТЫ (от *хромо...* и греч. plastós — вылепленный, оформленный), пластиды с жёлтой, оранжевой и красной окраской; в клетках плодов, лепестков, в осенних листьях, реже в корнях (морковь). Окраска Х. обусловлена пигментами — каротиноидами, форма накопления к-рых неодинакова в разных пластидах. У одних пигменты растворяются в липидных глобулах, у других накапливаются в белковых фибриллах, у третьих откладываются в виде кристаллоидов. Х. имеют двойную мембрану и отделяются ею от цитоплазмы; внутр. мембранная система у них, в отличие от лейкопластов и особенно хлоропластов, отсутствует или представлена одиночными тилакоидами. Х.— конечный этап в развитии пластид (в Х. превращаются хлоропласты и лейкопласты).

ХРОМОПРОТЕ́ИДЫ (от *хромо...* и *протеиды*), сложные окрашенные белки, содержащие в своём составе простетич. группу, определяющую спектр поглощения хромопротеида и, следовательно, его цвет. В зависимости от структуры простетич. группы Х. разделяют на гемопротеиды, флавопротеиды, ретинилиденпротеиды, фикобилины и т. д. Х. участвуют в процессах, связанных с преобразованием или переносом энергии (дыхание, фотосинтез, зрение и т. д.).

ХРОМОСО́МНАЯ ТЕО́РИЯ НАСЛЕ́ДСТВЕННОСТИ, учение о локализации наследств. факторов в хромосомах клеток. Утверждает, что преемственность свойств организмов в ряду поколений определяется преемственностью их хромосом. Впервые была обоснована Т. Бовери (1902—07) и У. Сеттоном (1902—03). Детально разработана Т. Х. Морганом и его сотрудниками в нач. 20 в. и нашла подтверждение при изучении генетич. механизма определения пола у животных, в основе к-рого лежит распределение половых хромосом среди потомков. Доказательство Х. т. н. получено К. Бриджесом (1913), открывшим нерасхождение хромосом в процессе мейоза у самок дрозофилы и отметившим, что нарушение в распределении половых хромосом сопровождается изменениями в наследовании признаков, сцепленных с полом. С развитием Х. т. н. было установлено, что гены, локализованные в пределах одной хромосомы, составляют одну группу сцепления и передаются совместно; число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом, постоянному для каждого вида организмов; признаки, зависящие от сцепления генов, также наследуются совместно. Сцепленное наследование признаков может нарушаться в результате перекрёста хромосом (кроссинговера), ведущего к перераспределению во время мейоза генетич. материала между гомологичными хромосомами (см. *Рекомбинация*). Сцепление генов и кроссинговер, подробно исследованные Морганом и др. у дрозофилы, легли в основу построения генетич. карт хромосом. В дальнейшем Х. т. н. нашла развитие в работах, доказывающих сложное строение гена и роль нуклеиновых к-т в передаче наследств. признаков. Разработка Х. т. н., и в частности открытие эффекта положения гена (т. е. зависимости проявления гена от места расположения его на хромосоме), позволили сформулировать один из важнейших принципов генетики о единстве дискретности и непрерывности генетич. материала.

● М о р г а н Т., Структурные основы наследственности, пер. с англ., М., 1924; Г л у ш а к о в а Т. И., Развитие представлений об индивидуальности хромосом, М., 1983.

ХРОМОСО́МНЫЕ ПЕРЕСТРО́ЙКИ, х р о м о с о м н ы е а б е р р а ц и и, тип мутаций, к-рые изменяют структуру хромосом. Возникают спонтанно, но чаще под влиянием мутагенов. Различают Х. п., затрагивающие одну хромосому — делеции, дефищенси (концевые нехватки хромосом), дупликации, инверсии, и межхромосомные перестройки — транслокации, в основе к-рых лежит обмен участками между негомологичными хромосомами. Особые типы Х. п. представляют собой «слияние» негомологичных хромосом (т. н. робертсоновские транслокации — образование одной метацентрич. хромосомы при объединении двух акроцентрич. хромосом в области центромеры), образование двух негомологичных хромосом с центромерами из одной (т. н. изохромосомы, получающиеся вследствие разрыва мета- или субмета-

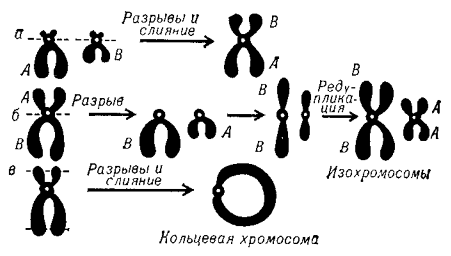
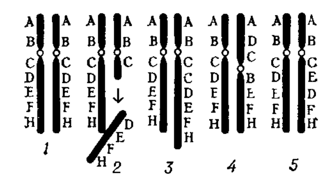


Схема образования робертсоновской транслокации (*а*), изохромосом (*б*) и кольцевой хромосомы (*в*). *А* и *В* — плечи хромосом.



Виды внутрихромосомных перестроек: *1* — исходная пара гомологичных хромосом; *2* — потеря участка DEFH хромосомы (делеция); *3* — удвоение участка С в хромосоме (дупликация); *4* — инверсия участка BCD в хромосоме; *5* — инверсия участка DE в хромосоме.

центрич. хромосомы в области центромеры и имеющие затем одинаковые плечи) и образование кольцевых хромосом из нормальных «палочковидных». Х. п. могут вызывать изменение морфологич. признаков организма, напр. у дрозофилы один из мутантных фенотипов (уменьшение числа фасеток глаза) обусловлен дупликацией участка Х-хромосомы, другой (вырезки на крыльях) — нехваткой участка этой же хромосомы, снижение жизнеспособности, а иногда и гибель организма (гомозиготы по Х. п. часто нежизнеспособны). Х. п. играют определённую роль в эволюц. процессе (важное значение приписывают дупликациям и инверсиям участков хромосом, робертсоновским транслокациям). С разл. целями Х. п. используют в генетич. анализе (напр., делеции — для картирования мутантных аллелей нормальных генов). Анализ частоты Х. п. в культуре клеток при действии изучаемого фактора позволяет быстро оценить его мутагенность. Как правило, Х. п. выявляют и анализируют цитологически (хотя существуют генетич. методы их исследования).

ХРОМОСО́МЫ (от *хромо...* и *сома*), органоиды клеточного ядра, являющиеся носителями генов и определяющие наследств. свойства клеток и организмов. Способны к самовоспроизведению, обладают структурной и функциональной индивидуальностью и сохраняют её в ряду поколений. Термин «Х.» предложен В. Вальдейером (1888). Основу Х. составляет одна непрерывная двухцепочечная молекула ДНК (в Х. ок. 99% ДНК клетки), связанная с белками (гистонами и др.) в нуклеопротеид. Строением молекулы ДНК, её генетич. кодом обеспечивается запись наследств. информации в Х., белки (в Х. высших растений и животных их содержится до 65%) принимают участие в сложной упаковке ДНК в Х. и регуляции её способности к синтезу РНК — транскрипции. В процессе функционирования Х. претерпевают структурно-морфологич. преобразования, в основе к-рых лежит процесс спирализации — деспирализации структурных субъединиц Х.— хромонем. На стадии метафазы деления клеток спирализованные (плотноупакованные) Х. хорошо различимы в световом микроскопе. Каждая Х. состоит из двух продольных копий — хроматид, образовавшихся в ходе редупликации и скреплённых центромерой. В клетках тела двуполых животных и растений каждая Х. представлена двумя т. н. гомологичными Х., происходящими одна от материнского, а другая от отцовского организма. Половые клетки, образовавшиеся в результате мейоза, содержат только одну из двух гомологичных Х. Число Х. сильно варьирует: от двух до неск. сотен Х. составляют хромосомные наборы (см. *Кариотип*) разных видов. Каждый вид организмов обладает характерным и постоянным набором хромосом в клетке, закреплённым в эволюции данного вида, а его изменения происходят только в результате мутаций. В кариотипе различают половые Х., аутосомы, ядрышкообразующие Х.; у нек-рых видов могут существовать добавочные Х., число к-рых непостоянно и к-рые не содержат генов, свойственных данному виду. В процессе развития многоклеточных организмов Х. могут приобретать своеобразную форму и в нек-рых случаях имеют спец. назв., напр. политенные Х. типа ламповых щёток и др. К генетич. аппарату бактерий и вирусов (они содержат обычно одну линейную или кольцевую Х., к-рая не имеет надмолекулярной укладки и не отделена от цитоплазмы ядерной оболочкой) понятие Х. примерно условно, т. к. оно сформировалось при изучении Х. эукариот и подразумевает наличие в Х. не только комплекса биополимеров, но и специфич. надмолекулярной структуры. См. также *Репликация*.

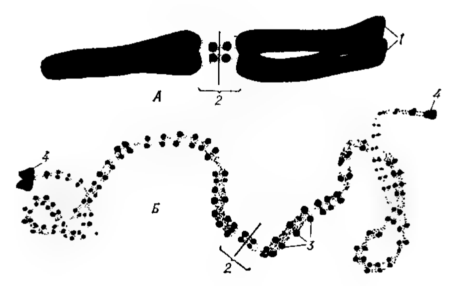
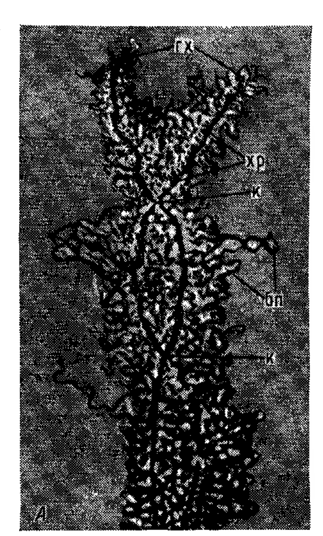


Рис. 1. Морфология одной и той же хромосомы в метафазе митоза *(А)* и в профазе мейоза *(Б)*: *1* — хроматида; *2* — центромера; *3* — хромомеры; *4* — теломеры (крупные хромомеры на концах хромосомы).



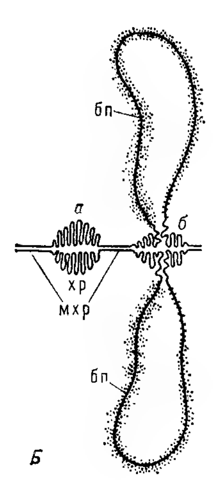


Рис. 2. *А* — структура хромосом типа ламповых щёток (из женских половых клеток тритона) в профазе мейоза: *гх* — гомологичные хромосомы, ещё сохраняющие в отдельных местах конъюгацию *(к)*; *хр* — хромомеры; *бп* — боковые петли хромомер (где происходит синтез РНК), *Б* — неактивная *(а)* и функционирующая *(б)* хромомеры. Последняя образует боковые петли *(бп)*; *мхр* — межхромомерные участки хромосомы.

● Кикнадзе И. И., Функциональная организация хромосом, Л., 1972; Босток К., Самнер Э., Хромосома эукариотической клетки, пер. с англ., М., 1981; Bradbury E., Maclean N., Matthews H., DNA, chromatin and chromosomes, Oxford, 1981.

ХРОМОЦЕ́НТР, кариосома, гетерохроматиновый участок хромосомы, сохраняющий в интерфазном ядре клетки спирализованную структуру хромонемы. Под микроскопом при окрашивании ядерными красителями имеет вид глыбки. В зависимости от положения гетерохроматина на хромосоме (теломерное или центромерное) Х. занимают соответственно приближённое или удалённое расположение по отношению к экватору клетки во время деления, сохраняя это положение до следующего деления. Х. может быть образован одним гетерохроматиновым р-ном или неск. р-нами. Кол-во Х. меняется в зависимости от кол-ва хромосом в ядре, а также от стадии клеточного цикла. Набор Х. отражает кол-во неактивных в синтезе РНК участков хромосом и соответственно особенности функционирования ядер разных типов клеток. Функции Х. неясны.

ХРОНОБИОЛО́ГИЯ (от греч. chrónos — время и *биология*), изучает временную организацию биол. систем, их периодич. и апериодич. изменения во времени. Иногда исследование периодически повторяющихся биол. процессов и явлений (*биологических ритмов*) выделяют в самостоят. раздел — *биоритмологию*. Часто между терминами «Х.» и «биоритмология» не делают различий.

ХРООКО́ККОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Chroococcophyceae), класс синезелёных водорослей (цианобактерий). Одноклеточные, одиночные или колониальные организмы. Клетки разнообразной формы; в колониях расположение беспорядочное или довольно правильное, редко нитевидное, объединены б. ч. слизью. Размножение делением и мелкими клетками — наноцитами, образующимися при дроблении материнской клетки. 35 родов, 350 видов, распространены преим. в пресных водоёмах, а также на наземных субстратах и в почве. Виды рода микроцистис (*Microcystis*) способны вырабатывать токсины и при массовом развитии вызывают гибель животных (рыб, моллюсков). Нек-рые участвуют в образовании леч. грязи.

ХРУСТА́ЛИК (lens), прозрачное бессосудистое двояковыпуклое тело (линза), расположенное позади радужной оболочки, против зрачка; часть диоптрич. системы глаза: преломляет проходящие через него лучи света, фокусируя изображение на сетчатке. Коэффициент преломления Х. у человека ок. 1,42 диоптрии. Снаружи одет эластичной оболочкой (капсулой), к к-рой прикреплены цинновы связки, подвешивающие Х. к ресничному телу. Изменение их натяжения мышцей ресничного тела меняет кривизну поверхности Х., в результате чего осуществляется аккомодация. Х. глаза позвоночных растёт всю жизнь за счёт образования новых волокон в экваториальной зоне. См. рис. при ст. *Глаз*.

ХРУЩИ́, экологич. группа растительноядных жуков сем. пластинчатоусых, не имеющая чёткого систематич. статуса. Объединяет ряд подсемейств (Melolonthinae, Rhizotroginae, Pachydeminae и др.), различающихся в осн. по особенностям экологии. Ок. 5000 видов, распространены широко (кроме холодных областей), особенно многочисленны в тропиках; в СССР — ок. 240 видов. Мн. виды Х., напр. майские жуки, мраморный хрущ, нехрущи, могут повреждать лесные породы и с.-х. культуры. См. рис. 21, 27, 38 в табл. 28.

ХРЯЩ (cartilago), разновидность соединит. ткани в организме нек-рых беспозвоночных (напр., головоногих моллюсков) и всех позвоночных, выполняющая опорно-механич. функцию. Постоянный

скеле из Х. свойствен хрящевым рыбам и круглоротым. У остальных позвоночных хрящевой скелет бывает лишь у зародышей. В онтогенезе Х. развивается из мезенхимы. Ткань Х. представлена клетками (хондробластами и хондроцитами), расположенными поодиночке или группами, и окружающим их межклеточным веществом, состоящим из коллагеновых, реже эластических, волокон и т. н. основного (аморфного) вещества. Волокна построены из молекул одной из разновидностей коллагена (тип II), к-рая не встречается в костной или волокнистой соединит. ткани, а также белка эластина. Они образуют сеть, плотность к-рой возрастает вокруг клеток. Осн. вещество состоит из высокомол. полианионов — галактозамингликанов и глюкозамингликанов (хондроитинсульфаты, кератосульфаты, гиалуроновая и сиаловая к-ты, гепарин), образующих комплексы с белками — протеогликаны, мол. структура к-рых обусловливает упругость Х. Механич. свойства Х. зависят от особенностей межклеточного вещества. Наиб. распространённый гиалиновый (стекловидный) Х. характеризуется относительно большим кол-вом осн. вещества; из него преим. построен скелет у зародышей, а у взрослых млекопитающих он сохраняется на суставных поверхностях костей, в рёбрах, по ходу воздухоносных путей. В волокнистом (соединительнотканном) Х. коллагеновые волокна собраны в пучки и отличаются упорядоченным расположением; он имеется в межпозвонковых дисках, лонном сочленении и в местах перехода волокнистой ткани (напр., сухожилий) в гиалиновом Х. Эластический (сетчатый) Х. образуется из гиалинового; не способен к обызвествлению, содержит эластич. волокна, из него состоит хрящевая часть ушной раковины, надгортанник, участки стенки наружного слухового прохода, нек-рые Х. гортани. Х. покрыт надхрящницей, клетки к-рой способны превращаться в хондробласты, обеспечивающие периферич. рост Х. т. н. наложением (увеличение массы межклеточного вещества). Рост Х. может происходить и вследствие деления его клеток (вставочный рост). В Х. нет кровеносных сосудов и его питание осуществляется путём диффузии веществ из надхрящницы, а в суставных Х., где она отсутствует, — из синовиальной жидкости и сосудов подлежащей кости.

● Каплан А. И., Хрящ, «В мире науки», 1984, № 12.

ХРЯЩЕВЫ́Е РЫ́БЫ (Chondrichthyes), класс позвоночных. Известны со среднего девона. Дл. от 6 см до 20 м. Скелет хрящевой, часто обызвествлённый. Тела позвонков и рёбра есть или отсутствуют. Кожных костей нет. Чешуя, если есть, плакоидная. Лопасти плавников поддерживаются эластиновыми нитями. 5—7 жаберных щелей, открывающихся наружу, у нек-рых 4 щели, прикрытые кожной складкой. Плават. пузыря нет. Кишечник со спиральным клапаном; в сердце есть артериальный конус. Анальное и мочеполовое отверстия у основания брюшных плавников. Оплодотворение внутреннее. Совокупит. органы у самцов (птеригоподии) парные, развиваются из брюшных плавников. Живородящие (редко), яйцеживородящие или откладывают крупные яйца. Осмотич. давление внутр. среды у Х. р. обеспечивается гл. обр. за счёт мочевины, растворённой в крови. Полостные жидкости гипертоничны по отношению к окружающей среде. При перенесении Х. р. в пресную воду осмотич. давление крови и др. полостных жидкостей падает и они быстро погибают.

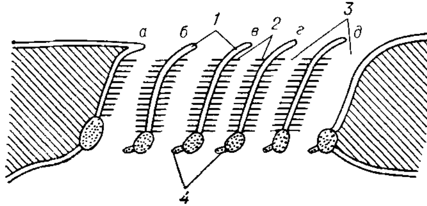


Схема жаберного аппарата хрящевой рыбы (акулы): *1* — межжаберные перегородки; *2* — жаберные лепестки; *3* — жаберные щели; *4* — жаберные тычинки; *а* — первая полужабра, *б, в, г, д* — целые жабры.

Пресноводные Х. р. для сохранения высокого осмотич. давления выделяют большое кол-во мочи. 2 совр. подкласса — пластиножаберные и цельноголовые; ок. 140 совр. родов и ок. 630 видов. Обитают в море (неск. видов — в пресных водах).

ХУРМА́ (*Diospyros*), род растений сем. эбеновых. Вечнозелёные или листопадные деревья и кустарники с цельными листьями. Цветки однополые (растения двудомные) или полигамные, мелкие, в небольших пазушных пучках или одиночные. Плод — б. ч. шаровидная 1—10-семянная ягода. Ок. 500 видов, в тропич. (преим. дождевых лесах Малайского

Хурма восточная: слева — мужские цветки, справа — женские.

арх.) и субтропич. поясах, нек-рые достигают Кавказа, Японии и Сев. Америки. В СССР 1 реликтовый вид (в Красной книге СССР) — Х. обыкновенная, или кавказская (*D. lotus*),— листопадное дерево выс. до 15 м, зрелые плоды синевато-чёрные с сизым налётом, диам. 8—16 мм; растёт в горных лесах Кавказа и Ср. Азии и там же культивируется ради съедобных плодов. Твёрдую древесину используют для ткацких челноков, токарных работ. В культуре ещё 2 вида. Х. восточная (*D. kaki*) — двудомное (иногда однодомное) растение, живёт св. 100 лет. Древняя культура Японии и Китая. В России с кон. 19 в., в Сухуми, Батуми, Ср. Азии. Х. вирджинская (*D. virginiana*) — наиб. морозостойкий вид, произрастает в Сев. Америке. Мн. тропич. виды Х. дают чёрную древесину — эбеновое дерево, к-рое идёт на мебель, поделки, муз. инструменты.

ХУ́ТИЕВЫЕ (Capromyidae), семейство грызунов. По внешн. виду напоминают больших морских свинок. Дл. тела 30—50 см, хвоста 3,5—30 см, масса до 7 кг. 4 рода, 11—13 видов, на Б. Антильских и Багамских о-вах, в лесных и антропогенных ландшафтах. Ведут наземный и древесный образ жизни. Растительноядные, мелкие виды всеядные. 1—3 раза в год рождают 1—4 детёнышей. Мясо съедобное. 9 видов в Красной книге МСОП.

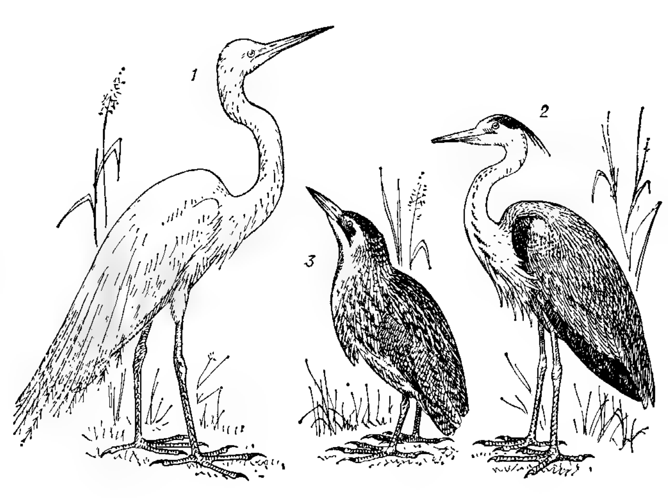
Ц

ЦА́ПЛЕВЫЕ (Ardeidae), семейство аистообразных. Одна из ранних эволюционных ветвей отряда: известны с нижнего олигоцена, совр. роды — со среднего миоцена. Клюв длинный, прямой на конце, с мелкими зубчиками по краям (для удержания добычи). Голень частично оголённая, коготь среднего пальца зазубрен. 32 рода, 66 видов, распространены всесветно, кроме полярных областей. В СССР — 12 гнездящихся видов: один вид выпей, 2 вида волчков, кваква, серая (*Ardea cinerea*), рыжая (*A. purpurea*), 2 вида белых и др. цапли; 4—залётные, в т. ч. желтоклювая цапля. Держатся в густых прибрежных зарослях или открыто по берегам водоёмов и на сырых лугах. Полёт медленный (активный и парящий). Гнездятся преим. колониями, на деревьях, заломах тростника. В кладке 3—7 яиц. Промежуточные хозяева паразитов рыб. Желтоклювая цапля (*Egretta eulophotes*), гнездившаяся в Корее и нек-рых приморских р-нах Китая и резко сократившая ареал из-за отстрела (перья), под угрозой исчезновения, в Красных книгах МСОП и СССР. См. рис. на стр. 697.

ЦА́РСТВО (regnum) в биологии, самая высокая таксономич. категория в системе организмов, официально признаваемая ныне действующими Международными кодексами ботанической и зоологической номенклатуры, а также Международным кодексом номенклатуры бактерий. Со времён Аристотеля все живые организмы делили на два Ц.: растения и животные. К сер. 20 в. эта точка зрения устарела. Большинство совр. учёных признаёт необходимым выделение таксона более высокого ранга, чем Ц., а именно надцарства (superregnum). Таких надцарств два: прокариоты и эукариоты. Надцарство прокариот включает два Ц.: архебактерии и бактерии (в т. ч. цианобактерии, или синезелёные водоросли); надцарство эукариот — три Ц.: животные, грибы и растения. Ц. разделяются на подцарства и далее на типы (отделы).

В биогеографии Ц.— высший ранг при районировании суши и Мирового ок. (см. подробнее *Флористическое районирование*, *Фаунистическое районирование*).

● См. лит. при ст. *Система организмов*.



Цаплевые: *1* — большая белая цапля (*Egretta alba*); *2* — серая цапля; *3* — выпь (*Botaurus stellaris*).

ЦВЕТЕ́НИЕ, период жизнедеятельности покрытосеменных (цветковых) растений от заложения в почках зачатков цветков до засыхания околоцветника и тычинок (отцветание). Ц.— переломный период онтогенеза, во время к-рого растение переходит от вегетативного роста к генеративному развитию. Осн. назначение Ц.— осуществление оплодотворения. Период Ц. подготавливается внутр. условиями, в первую очередь образованием в достаточном кол-ве фитогормонов, к-рые, по-видимому, индуцируют заложение зачатков цветков. Начинается Ц. с появления на конусе нарастания побега (апексе) экзогенных выростов — чашелистиков, затем лепестков, обычно в акропетальной последовательности, к-рая, однако, часто нарушается при образовании андроцея. Тычинки развиваются значительно позднее, причём первым образуется пыльник, а затем нить. У одних растений (с двойным кругом тычинок) сначала возникает внутр. круг (напр., у смилакса), у других — в каждом из одновременно развивающихся кругов образуется небольшое число тычинок (чаще 5), к-рые затем расщепляются и их оказывается значительно больше (напр., у розовых). Плодолистики на ранних этапах развития похожи на щитковидные листья на коротких ножках, затем их нижняя сторона растёт интенсивнее верхней, в результате чего образуется полость (завязь), края к-рой впоследствии срастаются. В верх. части плодолистика обособляются столбик и рыльце. Эти процессы происходят в почке (бутоне). После опыления и оплодотворения Ц. заканчивается, опадают лепестки и тычинки, затем стилодий с рыльцем; чашечка при этом обычно сохраняется и служит защитой развивающейся завязи, к-рая преобразуется в плод. В практике Ц. считают от начала раскрывания цветков до засыхания околоцветника. Продолжительность Ц. от 20—25 мин (у нек-рых кувшинковых) до 70—80 сут (у нек-рых орхидных). У однолетних растений Ц. наступает в 1-й год, у двулетних — на 2-й, у многолетних трав — на 2—5-й, у деревьев — на 10—30-й год. Мн. растения цветут в течение жизни многократно (поликарпические), одно- и двулетние, а также нек-рые многолетние (зонтичные, пальмы, агавы) — 1 раз (монокарпические).

В ходе эволюции у растений закрепились приспособит. реакции яровизации и фотопериодизма (в результате чего Ц. приурочено к наиб. благоприятному для него сезону), а также многочисл. механизмы, обеспечивающие опыление и оплодотворение. В частности, одно из приспособлений к перекрёстному опылению — неодновременное созревание рылец и пыльников — протогиния и протандрия.

● А к с е н о в а Н. П., Б а в р и н а Т. В., К о н с т а н т и н о в а Т. Н., Цветение и его фотопериодическая регуляция, М., 1973; Т е р е х и н Э. С., Ф е д о р о в Р. М., Жизнь цветка, М., 1975; Б е р н ь е Ж., К и н е Ж.-М., С а к с Р., Физиология цветения, пер. с англ., т. 1—2, М., 1985.

ЦВЕТКО́ВЫЕ РАСТЕ́НИЯ, п о к р ы т о с е м е н н ы е (Magnoliophyta, или Angiospermae), отдел высших растений, имеющих цветок. Семязачатки (семяпочки) у Ц. р. заключены (в отличие от голосеменных) в полость завязи. Гаметофиты (жен.— зародышевый мешок, муж.— зрелое пыльцевое зерно) крайне упрощены и развиваются значительно быстрее, чем у голосеменных, в связи с чем они утратили гаметангии — антеридии и архегонии. Для Ц. р. характерно двойное оплодотворение, что резко отличает их от всех остальных групп растений. Семена Ц. р. заключены в плод (отсюда др. назв.— покрытосеменные). В отличие от всех остальных высших растений Ц. р. имеют ситовидные элементы флоэмы с клетками-спутницами. У большинства Ц. р. имеются также сосуды (отсутствуют лишь у нек-рых примитивных групп). Общепринятой гипотезы о происхождении и эволюции Ц. р. нет (гл. обр. из-за отсутствия убедительных ископаемых предковых форм). Множество общих морфологич., анатомич. и эмбриологич. признаков (в т. ч. не связанных между собой в онтогенезе и в эволюции) у самых разл. семейств и порядков указывает на общность происхождения всех Ц. р. Однако ни одна из ныне существующих групп высших растений не могла, как полагают, дать начало Ц. р. Вероятно, их предки были тесно связаны с семенными папоротниками (птеридоспермами) и произрастали в местах, мало благоприятных для осадкообразования и для захоронения растит. остатков. Наиб. правдоподобно неотеническое происхождение Ц. р., в особенности происхождение цветка, а также жен. и муж. гаметофитов. Скорее всего, Ц. р. возникли в условиях экологич. стресса, т. е. в условиях временной сухости муссонного климата, на открытых склонах, т. к. неотения обычно связана с ограничивающими факторами среды. Первичными Ц. р. были, по всей вероятности, древесные растения с вечнозелёными листьями и с обоеполыми цветками, в примитивных цимозных (верхоцветных) соцветиях. Эволюция Ц. р. шла по пути широкой адаптивной радиации очень быстрыми темпами. Древнейшие ископаемые остатки Ц. р. относятся к раннемеловому периоду (ок. 125 млн. лет назад). Благодаря высокой эволюционной пластичности Ц. р. в середине мелового периода (примерно 110 млн. лет назад) распространились по всему земному шару. Большую роль в эволюции и расселении Ц. р. сыграли насекомые-опылители. Ц. р.— единств. группа растений, образующая сложные многоярусные сообщества, что способствовало более интенсивному использованию среды и более успешному завоеванию новых территорий и освоению новых местообитаний.

Ц. р. подразделяются на два класса: двудольные и однодольные; насчитывают св. 450 семейств, ок. 12,5 тыс. родов и ок. 250 тыс. видов. Однодольные растения произошли от двудольных, вероятно, от таких, к-рые характеризовались бессосудистой ксилемой, апокарпным гинецеем и однобороздными пыльцевыми зёрнами. Из совр. двудольных наибольшим числом общих признаков с однодольными обладают представители порядка нимфейных, однако это — водные растения, к-рые, вероятно, имеют общее с однодольными происхождение от каких-то более примитивных наземных травянистых растений, приспособленных к повышенной влажности. Двудольные Ц. р. объединяют 7 подклассов. М а г н о л и и д ы (Magnoliidae) — б. ч. древесные растения, нек-рые лишены сосудов. В листьях и стеблях часто имеются секреторные клетки, устьица с двумя побочными клетками. Цветки преим. обоеполые. Гинецей гл. обр. апокарпный. Семязачаток обычно с двойным интегументом, семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Порядки: магнолиевые, бадьяновые, лавровые, перечные, кирказоновые, раффлезиевые, нимфейные, лотосовые. Р а н у н к у л и д ы (Ranunculidae) — очень близки к магнолиидам, с к-рыми иногда объединяются. Гл. обр. травы, с сосудами. Секреторных клеток в паренхиме нет (имеются только у луносемянниковых), устьица б. ч. без побочных клеток. Семязачатки обычно с двойным интегументом, семена с маленьким зародышем и б. ч. с обильным эндоспермом (редко без эндосперма). Порядки: лютиковые, маковые, саррацениевые. Г а м а м е л и д и д ы (Hamamelididae) — гл. обр. древесные растения, с сосудами (кроме троходендровых). Цветки б. ч. анемофильные, б. или м. редуцированные, чаще однополые, без околоцветника. Гинецей ценокарпный. Плоды б. ч. односемянные, с эндоспермом (иногда без него). Порядки: троходендровые, багрянниковые, гамамелисовые, крапивные, казуариновые, букозые, мириковые, ореховые. К а р и о ф и л л и д ы (Caryophyllidae) — обычно травянистые растения, полукустарники или низкие кустарники, с цельными листьями, с сосудами. Цветки чаще обоеполые, б. ч. безлепестные. Гинецей апокарпный (реже ценокарпный). Семена б. ч. с согнутым периферич. зародышем, часто с периспермом. Порядки: гвоздичные, гречишные, свинчатковые. Д и л л е н и и д ы (Dilleniidae) — деревья, кустарники или травы, всегда с сосудами. Семена чаще с эндоспермом. Порядки: диллениевые, пионовые, чайные, фиалковые, бегониевые, каперсовые, гребенщиковые, ивовые, вересковые, эбеновые, первоцветные, мальвовые, молочайные, волчниковые. Р о з и д ы (Rosidae) — деревья, кустарники или травы, с сосудами. Цветки обоеполые с двойным околоцветником или безлепестные. Порядки: камнеломковые, розовые, непенто-

вые, подостемовые, бобовые, коннаровые, протейные, миртовые, хвостниковые, рутовые, сапиндовые, гераниевые, истодовые, кизиловые, аралиевые, бересклетовые, крушиновые, маслиновые, санталовые, лоховые. А с т е р и д ы (Asteridae) — деревья, кустарники, чаще травы, с сосудами. Цветки обоеполые, почти всегда сростнолепестные (тычинок столько же, сколько долек венчика или меньше). Гинецей ценокарпный (паракарпный). Семязачатки с простым интегументом. Порядки: ворсянковые, горечавковые, синюховые, норичниковые, губоцветные, колокольчиковые, сложноцветные.

О д н о д о л ь н ы е Ц. р. включают 3 подкласса. А л и с м а т и д ы (Alismatidae) — водные или болотные травы, сосуды отсутствуют (иногда имеются в корнях). Гинецей апокарпный (реже ценокарпный). Семена без эндосперма. Порядки: частуховые, водокрасовые, наядовые. Л и л и и д ы (Liliidae) — травы, вторичные древовидные формы, сосуды б. ч. только в корнях. Околоцветник из сходных между собой чашелистиков и лепестков. Гинецей ценокарпный (редко апокарпный). Семена с эндоспермом (у имбирных с периспермом). Порядки: триурисовые, лилейные, имбирные, орхидные, ситниковые, осоковые, бромелиевые, коммелиновые, эриокаулоновые, рестиевые, злаки. А р е ц и д ы (Arecidae) — травы или вторичные древовидные формы, с сосудами (у аронниковых только в корнях). Цветки чаще однополые. Околоцветник из схожих между собой чашелистиков и лепестков, иногда отсутствует. Цветки в соцветиях. Гинецей ценокарпный (у нек-рых пальм апокарпный). Семена с эндоспермом. Порядки: пальмы, циклантовые, рогозовые, аронниковые, пандановые.

● Т а х т а д ж я н А. Л., Система и филогения цветковых растений, М.— Л., 1966; е г о ж е, Происхождение и расселение цветковых растений, М.— Л., 1970; е г о ж е, Обзор системы цветковых растений, Л., 1986 (в печати); Жизнь растений, т. 5 (ч. 1—2), 6, М., 1980—82; E n g l e r A., Syllabus der Pflanzenfamilien, 12 Aufl., Bd 2, B.—Nikolassee, 1964; S t e b b i n s G. L., Flowering plants: evolution above the species level, Camb., 1974.

ЦВЕТНЫ́Е БЕКА́СЫ (Rostratulidae), семейство куликов. Дл. 19—24 см. Самки крупнее самцов и ярче окрашены. Клюв слегка расширен на вершине. 2 монотипных рода; в Юж. Америке — американский Ц. б. (*Nycticryphes semicollaris*), в тропиках и субтропиках Азии, Африки и Австралии — бенгальский Ц. б. (*Rostratula benghalensis*); последний залетал в СССР в Приморье. Ц. б.— скрытные, болотные, преим. ночные птицы. Гнездятся в период дождей. У американского Ц. б. в кладке 2 яйца, насиживает самка, у бенгальского Ц. б.— 4 яйца, насиживает самец. Пища — мелкие беспозвоночные, семена.

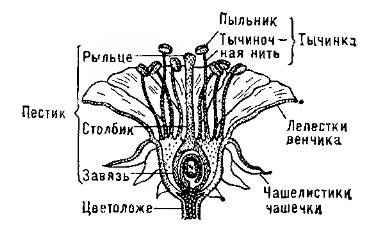
ЦВЕТОВО́Е ЗРЕ́НИЕ, ц в е т н о е з р е н и е, ц в е т о в о с п р и я т и е, способность глаза различать цвета, т. е. ощущать отличия в спектральном составе видимых излучений и в окраске предметов. Ц. з. свойственно мн. видам животных (нек-рым головоногим, ракообразным, насекомым, позвоночным — от рыб до млекопитающих) и человеку. Ц. з.— важный компонент зрительной ориентации, улучшает различимость объектов и обеспечивает дополнит. информацию о них, расширяет возможности животного добывать пищу и избегать врагов.

Ц. з. обусловлено наличием в сетчатке разных типов фоторецепторов (двух, трёх, иногда больше), содержащих разл. светочувствит. пигменты и обладающих разл. спектральной чувствительностью. У мн. позвоночных (нек-рые виды рыб, земноводные, обезьяны, человек) три типа цветовых рецепторов (колбочек) обусловливают т р и х р о м а т и ч е с к о е Ц. з. У сусликов и мн. видов насекомых Ц. з. д и х р о м а т и ч е с к о е, т. е. основано на работе двух типов рецепторов, а у птиц и черепах, возможно, четырёх. Для насекомых видимая область спектра смещена в сторону коротковолновых излучений, включая УФ диапазон. У человека все разнообразные цветовые ощущения возникают при возбуждении трёх типов колбочек, воспринимающих синий, зелёный и красный цвета. Имеются данные, свидетельствующие об участии палочек в восприятии цветов человеком. В цветовосприятии участвуют как периферические, так и центр. компоненты зрительной системы.

ЦВЕТОЕ́ДЫ, 1) *Meligethes*, род жуков сем. блестянок. Дл. 1—4 мм. Тело обычно тёмное, однотонное. Ок. 400 видов, распространены широко; в СССР — ок. 60 видов. Жуки питаются цветками, реже почками или молодыми плодами. Личинки развиваются в цветках, цветоложах и завязях. Генерация обычно двойная. Окукливание в почве. Наиб. известен рапсовый Ц. (*M. aeneus*), дл. 1,5—2,7 мм, на культурных и диких крестоцветных, иногда заметно вредит.

2) *Anthonomus*, род жуков сем. долгоносиков. Дл. 2—5 мм. Тело овальное, головотрубка тонкая и длинная. Св. 30 видов, в Евразии, Средиземноморье, Сев. Америке; в СССР — в Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии, на Д. Востоке. Жуки питаются листьями, личинки развиваются в цветочных почках и цветках плодовых, съедая тычинки и молодую завязь, отчего почки буреют и засыхают. Иногда Ц. наносят значит. вред. Яблоневый Ц. (*A. pomorum*), дл. 3—4,5 мм, повреждает яблоню, грушу, реже вишню; малинный Ц. (*A. rubi*) — малину, землянику, клубнику. См. рис. 37 в табл. 28 и рис. 31 в табл. 29.

ЦВЕТО́К (лат. flos, греч. anthos), орган размножения покрытосеменных (цветковых) растений. В обоеполом Ц. происходят микро- и мегаспорогенез, микро- и мегагаметогенез, опыление, оплодотворение, развитие зародыша и образование плода с семенами. Ц. поразительно многообразны по строению, окраске и размерам, варьирующим от неск. мм до 1 м и более в диаметре (у раффлезии). Ц. часто имеет цветоножку (если её нет, Ц. наз. сидячим). Все элементы Ц. сидят на оси — цветоложе. Наружные стерильные элементы Ц.— чашелистики и лепестки. Чашелистики, образующие в совокупности чашечку, обычно служат для защиты внутр. частей цветка и имеют зелёную окраску (т. е. фотосинтезируют). Лепестки у насекомоопыляемых растений окрашены, как правило, в яркие, привлекающие опылителей цвета; у ветроопыляемых — невзрачные или отсутствуют. В совокупности лепестки составляют венчик. У растений более специализированных семейств венчики сростнолепестные. Чашечка и венчик составляют двойной околоцветник. Простой околоцветник бывает венчико- или чашечковидный. Внутрь от околоцветника расположены тычинки, в центре — плодолистики. Совокупность тычинок в Ц. наз. андроцеем, совокупность плодолистиков — гинецеем. У большинства покрытосеменных плодолистики в процессе эволюции срослись краями в пестики. У примитивных покрытосеменных (напр., у дегенерии) плодолистики незамкнутые. Рыльце пестика содержит особую железистую ткань, служащую для улавливания пыльцы. Столбик (или стилодий) приподнимает рыльце высоко над завязью; если его нет — рыльце сидячее. В завязи образуются семязачатки, или семяпочки. Многие Ц. имеют нектарники. Ц. могут быть обоеполыми или (реже) раздельнополыми. Последние располагаются на одних и тех же (однодомность) или на разл. (двудомность) растениях.



Схематическое строение цветка.

Примитивными признаками в Ц. считаются: коническое выпуклое цветоложе, спиральное расположение и неопределённое число частей, актиноморфность (наличие неск. плоскостей симметрии), листовидные тычинки, апокарпный гинецей, низбегающие рыльца и др. Плоское цветоложе, фиксированное число частей, зигоморфность, тычинки, дифференцированные на пыльники, тычиночные нити и связники, ценокарпный гинецей и др. рассматриваются в качестве подвинутых признаков. О происхождении Ц. существуют разл. теории. Согласно одним взглядам, Ц. представляет собой укороченный репродуктивный побег, несущий листовые структуры: листочки околоцветника, микроспорофиллы и мегаспорофиллы на оси — цветоложе (*эвантовая теория*). С этой точки зрения наиб. примитивны Ц. магнолиевых. По др. взглядам, Ц. — сложная совокупность осевых и листовых структур, причём плаценты, несущие семязачатки, рассматриваются часто не как элементы плодолистика, а как осевые органы (напр., у центросеменных). Наконец, нек-рые учёные полагают, что у одних покрытосеменных элементы цветка представляют листовые структуры (филлоспермия), у других — осевые (стахноспермия). Эволюция Ц. во мн. таксонах шла в тесной связи с эволюцией насекомых-опылителей (преим. перепончатокрылыми и чешуекрылыми), что привело к возникновению сложных механизмов *опыления*. См. табл. 17.

● Р у ц к и й И. А., Краткий очерк развития антэкологии, Воронеж, 1980.

ЦВЕТОЛО́ЖЕ (receptaculum), т о р (torus), ось цветка, на к-рой располагаются чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистики. В более примитивных цветках Ц. часто бывает выпуклым, иногда достигая значит. длины (магнолия, мышехвостик и др.), в остальных цветках — укороченное, плоское или (редко) вогнутое. У нек-рых растений Ц. участвует в образовании плодов (ежевика, земляника, лотос).

ЦВЕТОНО́ЖКА (pedicellus), участок побега между кроющим листом и цветком. На Ц. располагаются также 2 (у двудольных) или 1 (у однодольных) маленьких листочка — прицветничка. Иногда Ц. отсутствует (цветки сидячие).

ЦЁВКА (tarso-metatarsus), сегмент задних конечностей нек-рых динозавров и птиц, в основе к-рого лежит предплюсно-плюсневая кость, образованная слиянием дистальных элементов предплюсны друг с другом и со слившимися костями плюсны. Образование Ц.— результат приспособления к хождению преим. на задних конечностях. У самцов нек-рых куриных на задней стороне Ц. имеется шпора. См. рис. при ст. *Стопа*.

ЦЕДРЕЛА (*Cedrela*), род деревьев сем. мелиевых (Meliaceae) порядка рутовых. Листья перистые. Цветки мелкие, в крупных метельчатых соцветиях. 6—7 видов, от Мексики до тропиков Юж. Америки. Ц. душистая (*C. odorata*) — дерево выс. до 30—33 м, даёт ценную пахучую древесину (красное дерево), используемую для произ-ва мебели, сигарных ящиков и т. д.; амер. индейцы изготовляли из неё луки.

ЦЕЗАЛЬПИНИЕВЫЕ (Caesalpinioideae), подсемейство сем. бобовых; нередко рассматривается как самостоят. семейство (Ceasalpiniaceae).

ЦЕЗАЛЬПИНИЯ (*Caesalpinia*), род растений сем. бобовых (подсем. цезальпиниевых). Деревья или кустарники, иногда лианы. 100 видов, в тропиках и субтропиках обоих полушарий. В СССР Ц. Джиллиса (*C. gilliesii*) и Ц. японскую (*C. japonica*) выращивают как сидераты. Размножаются семенами, к-рые разносятся животными или мор. течениями. Нек-рые виды — источники ценной древесины (*C. sappan*), дубильных (*C. coriaria*) и красящих веществ. Мн. виды разводят как декоративные. См. рис. 4 в табл. 20.

ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТЬ в живой природе, приспособленность организмов к условиям существования и согласованность работы разл. органов в целостном организме. Ц. строения и функций организмов — одна из классич. проблем естеств. истории, интересовавшая ещё др.-греч. учёных и философов (Аристотель и др.). Ламаркизм и другие смыкающиеся с ним идеалистич. и метафизич. теории, подменяли объяснение Ц. в природе постулированием якобы присущей организмам изначальной способности приспособительно реагировать на изменения внеш. условий. Материалистич. решение проблемы Ц. в природе было дано Ч. Дарвином (1859): Ц.— результат действия *естественного отбора*. Дарвин подчеркнул относительность Ц., т. к. в принципе возможны более совершенные приспособления к данным условиям, чем достигнутые. См. также *Телеология*.

ЦЕЛЛЮЛАЗА, фермент класса гидролаз; катализирует гидролиз β-1,4-гликозидных связей в целлюлозе с образованием глюкозы или дисахарида целлобиозы. Содержится в проросшем зерне, грибах, во мн. бактериях, имеется у нек-рых животных, питающихся древесиной (корабельный червь, древоточцы). Способность жвачных животных переваривать клетчатку обусловлена присутствием в их желудке (гл. обр. в рубце) симбиотич. микроорганизмов, выделяющих Ц. Ц. используется для удаления целлюлозы из пищ. продуктов, а также для превращения целлюлозы в сахар.

ЦЕЛЛЮЛОЗА, клетчатка, основной опорный полисахарид клеточных стенок растений и нек-рых беспозвоночных (асцидии); один из самых распространённых природных полимеров. Из 30 млрд. т углерода, к-рые высшие растения ежегодно превращают в органич. соединения, ок. $^1/_3$ приходится на Ц. Линейные молекулы Ц. построены из 1,4-связанных остатков β-D-глюкозы и способны к образованию высокоупорядоченных надмол. структур, вследствие чего Ц. не растворяется в воде. Содержание Ц. в волосках семян хлопчатника достигает 98%, в древесине — 50%. В клеточных стенках пучки молекул Ц. образуют микрофибриллы, играющие роль армирующего материала и погружённые в матрикс из гемицеллюлоз, лигнина и пектиновых веществ.

Биосинтез Ц. у высших растений осуществляется наращиванием остатков глюкозы из уридиндифосфатглюкозы или гуанозиндифосфатглюкозы на молекулу целлюлозы-«затравки». Для расщепления Ц. до глюкозы (Ц. не расщепляется обычными гидролитич. ферментами желудочно-кишечного тракта млекопитающих) необходимо действие двух ферментов — целлюлазы, к-рая вызывает образование дисахарида целлобиозы, и целлобиазы, гидролизующей этот димер с образованием свободной глюкозы.

● Тарчевский И. А., Марченко Г. Н., Биосинтез и структура целлюлозы, М., 1985.

ЦЕЛОБЛАСТУЛА (от греч. kóilos — пустой и *бластула*), 1) один из видов бластулы, свойственный многоклеточным животным с голобластич. яйцами (книдариям, низшим ракообразным, иглокожим, оболочникам, бесчерепным, круглоротым, осетровым рыбам и большинству земноводных). Образуется в результате полного дробления. Имеет вид пузырька, стенка к-рого (бластодерма), образованная одним или неск. слоями клеток, окружает бластоцель. В изолецитальных яйцах бластоцель занимает центр. положение, в телолецитальных — смещена к анимальному полюсу; такую Ц. наз. иногда амфибластулой. 2) Свободноплавающая личинка нек-рых известковых губок, книдарий и иглокожих. Представлена слоем призматич. жгутиконосных клеток, окружающих бластоцель. В процессе онтогенеза клетки с заднего конца Ц. иммигрируют в бластоцель и дают начало энтодерме, а оставшиеся на поверхности образуют эктодерму, и Ц. переходит в стадию паренхимулы. См. рис. 6 при ст. *Личинка*.

ЦЕЛОЗИЯ (*Celosia*), род одно- или многолетних трав сем. амарантовых. Листья очередные, от линейных до яйцевидных. Цветки мелкие, обоеполые, белые, жёлтые, розовые или красные, в колосовидных или метельчатых соцветиях. Ок. 60 видов, в тропиках и субтропиках Африки, Америки и отчасти Азии. В СССР 1 вид в культуре — Ц. серебристая (*C. argentea*), родом, возможно, из Африки. Его разновидность (иногда выделяемая в самостоят. вид) наз. петуший гребень, с фасциированными и сросшимися ветвями соцветий, похожих на петушиный гребень. Имеет множество садовых форм; используется гл. обр. для зимних букетов. Нек-рые виды — пищ. растения.

ЦЕЛОМ (от греч. kóilōma — углубление, полость), вторичная полость тела, пространство между стенкой тела и внутр. органами у многоклеточных животных (моллюсков, эхиурид, сипункулид, кольчатых червей, щупальцевых, щетинкочелюстных, погонофор, иглокожих, полухордовых, хордовых). Ограничено собств. эпителиальными стенками мезодермального происхождения; содержит целомич. жидкость и обычно открывается наружу спец. протоками — целомодуктами. Гл. и первичная функция Ц.— опорная, поскольку сокращения мускулатуры стенки тела возможны только при наличии внутр. опорной жидкости (гидростатич. скелета). Ц. поддерживает биохимич. постоянство внутр. среды организма, а также выполняет разнообразные вторичные функции: трофическую, дыхательную, выделительную, половую и др. Животные, имеющие Ц., наз. целомическими, или вторичнополостными (Coelomata). Существует неск. гипотез о происхождении Ц. Согласно наиб. распространённой схизоцельной гипотезе, Ц. образуется путём расхождения клеток и увеличения межтканевых участков первичной полости тела.

● Иванов А. В., О происхождении целома, «Зоол. журнал», 1976, т. 55, в. 6; его же, Эволюция и система целомических животных, «Журнал общей биологии», 1983, т. 44, № 1; Старобогатов Я. И., Брахиоцельная (гидроцельная) гипотеза происхождения целома, «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1983, т. 109.

ЦЕЛОМОДУКТЫ (от *целом* и лат. ductus — проход, отвод, канал), каналы у животных, соединяющие целом с внеш. средой. Обычно Ц. открываются в целом половыми воронками. Развиваются из мезодермы. Первичная функция Ц.— выведение половых продуктов (напр., у многих кольчатых червей). Срастаясь с нефридиями, Ц. образуют нефромиксии, выводящие также и продукты обмена. В процессе эволюции Ц. стали выполнять только выделит. функцию (напр., у большинства моллюсков, плеченогих). Ц. лежат в основе развития выделит. органов у животных разных типов — моллюсков (почки), членистоногих (антеннальные, максиллярные, коксальные железы), хордовых (скопление типичных Ц. образуют почки). Структура и функции Ц. у разл. типов животных свидетельствуют о принципиальном сходстве их морфофункциональной организации. См. *Выделительная система*.

ЦЕЛОПЛАНЫ (*Coeloplana*), род гребневиков отр. платиктенид. Дл. до 7 см. Тело плоское, овальное, окрашено в беловатые, серые, жёлтые, зелёные или красные тона. Рот в центре ниж. стороны тела, покрытой ресничками, служащими для ползания. На верх. стороне — многочисл. сосочки и пара втягивающихся ветвистых щупалец. Гребные пластинки редуцированы (развиты только у личинок). Ок. 10 видов, в тропич. морях; нек-рые виды живут на колониях восьмилучевых кораллов, к-рыми питаются.

ЦЕЛУРОЗАВРЫ (Coelurosauria), группа (инфраотряд) вымерших пресмыкающихся подотр. теропод. Известны из среднего триаса — мела. Дл. от 25 см до 6 м. Череп небольшой, обычно низкий. Зубы у большинства мелкие, клыки слабо выражены или не дифференцированы; известны беззубые формы. Цепкие передние конечности у многих относительно длинные. Нек-рые Ц. (напр., орнитомимы) внешне напоминали крупных бегающих птиц типа страусов. Сухопутные хищники. Однако, по-видимому, в процессе эволюции нек-рые Ц. перестали быть настоящими хищниками и могли питаться не только животными, но и плодами растений. До 10 сем., 60 родов. Возможно, включают предков птиц. См. рис. 2 в табл. 6А.

ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ РЫБЫ, слитночерепные (Holocephali), подкласс хрящевых рыб. Известны с верх. девона. Дл. от 6 см (ископаемые химеры) до 2 м (совр.). Скелет хрящевой, частично обызвествлённый. Верхнечелюстной хрящ слит с черепом (голостилия, отсюда лат. назв.).

Кожа голая, иногда покрыта зубчиками или пластинками. Зубы из трубчатого дентина, без эмали, часто сливаются в пластинки. 4 жаберных щели прикрыты кожной складкой, наруж. жаберных отверстий по одному с каждой стороны. Брызгальца отсутствуют. Клоаки нет. 1 совр. отряд — химерообразные и 2 ископаемых.

ЦЕМЕ́НТ зубной (нем. Zement, от лат. caementum — щебень, битый камень), разновидность костной ткани, покрывающая шейку и корень зуба у млекопитающих. Служит для плотного закрепления зуба в костной альвеоле. Вырабатывается спец. клетками — цементобластами, к-рые, погружаясь в Ц., превращаются в цементоциты. Ц. представлен грубоволокнистым или пластинчатым осн. веществом, в к-ром перпендикулярно к поверхности зуба идут пучки волокон. В области шейки зуба слои Ц. без клеток, а в области корня Ц. содержит расположенные в полостях цементоциты, к-рые связаны с канальцами дентина. У нек-рых животных (гл. обр. копытных) Ц. образуется на всей поверхности зуба. В состав Ц. входит ок. 30% органич. веществ, более 55% фосфата кальция, ок. 8% карбоната кальция, а также фториды кальция и магния.

ЦЕНО́БИЙ (от греч. koinóbios — совместная жизнь), синкарпный сухой плод из двух плодолистиков, своеобразно распадающийся на 4 односемянные части (эремы). Ц. свойствен сем. губоцветных, бурачниковых, вербеновых, болотниковых. См. рис. 7 при ст. *Плод*.

ЦЕНОГЕНЕ́З (от греч. kainós — новый и *...генез*), приспособление организма к специфич. условиям эмбрионального или личиночного развития. Примеры Ц.: качеств. новообразования — амнион, хорион, аллантоис, желточный мешок, плацента и т. п. провизорные (временные) зародышевые органы; изменения темпов эмбрионального развития и сроков появления эмбриональных закладок — *гетерохронии*; изменения места эмбриональных закладок — *гетеротопии*. Термин «Ц.» введён Э. Геккелем (1866) в его концепции биогенетич. закона и использовался первоначально для обозначения любых изменений онтогенеза, в т. ч. и отражающихся на взрослой форме. Совр. понимание Ц. как чисто эмбриональных и личиночных приспособлений введено А. Н. Северцовым (1912) в его теории филэмбриогенезов. В этом смысле синонимом Ц. является введённый Б. С. Матвеевым термин «эмбриоадаптация».

ЦЕНО́З (от греч. koinós — общий), любое сообщество организмов. Различают зооценозы (сообщества животных), фитоценозы (сообщества растений), микробоценозы (сообщества микроорганизмов) и др. Часто ценозом наз. *биоценоз*.

ЦЕНОКА́РПНЫЙ ПЛОД (от греч. koinós — общий и carpós — плод), плоды, состоящие из двух или неск. сросшихся плодолистиков. Ср. *Апокарпный плод*. См. также *Плод*.

ЦЕНОЛЕ́СТОВЫЕ (Caenolestidae), семейство сумчатых. Известны с эоцена Юж. Америки. Дл. тела 10—13 см, хвоста 6—12 см. У взрослых самок выводковая сумка отсутствует, у молодых иногда имеется. Сосков 4—5 (детёныши развиваются, прикрепившись к соскам). Имеются шейные рёбра, причленяющиеся к атланту. 3 рода, 7 видов, на западе Юж. Америки. Обитают в лесах, поднимаясь в Анды до выс. 4000 м. Наземные животные. Питаются гл. обр. беспозвоночными.

ЦЕНТРА́ЛЬНАЯ НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА (systema nervosum centrale), ЦНС, основной отдел нервной системы животных и человека, представленный у беспозвоночных ганглиями и нервной цепочкой, у позвоночных — спинным и головным мозгом. Главная и специфич. для ЦНС деятельность — осуществление сложных высокодифференцир. реакций — *рефлексов*. Впервые ЦНС формируется у ресничных червей. ЦНС позвоночных относится к типу трубчатой нервной системы и образуется в эмбриогенезе из наруж. зародышевого листка — эктодермы. В процессе нейруляции передний конец нервной трубки делится на 3 мозговых пузыря — зачатки головного мозга, а тонкая задняя часть её преобразуется в спинной мозг. У низших хордевых (ланцетник) ЦНС состоит из малодифференцир. сплошной нервной трубки. Формирование ЦНС как осн. интегративной системы организма привело к развитию быстродействующих проводящих путей как в пределах ЦНС, так и связывающих ЦНС со всеми органами и тканями организма. Эту функцию несёт периферич. нервная система, включающая у позвоночных черепномозговые и спинномозговые нервы. Афферентные (чувствит.) нервные волокна передают возбуждение в ЦНС от периферич. рецепторов, а эфферентные (двигат.) нервные волокна — из ЦНС к исполнит. органам. Афферентные и эфферентные нейроны образуют *рефлекторную дугу*, структурно-функц. особенности к-рой определяют осн. закономерности деятельности ЦНС. Многообразные и многочисл. рецепторы организма воспринимают разл. раздражения, преобразуют их в нервное возбуждение, к-рое по рефлекторной дуге передаётся исполнит. органам, вызывая целенаправленные реакции. Непрерывный поток информации, поступающий от исполнит. органов, обрабатывается в ЦНС, в результате чего происходит коррекция и регуляция функций в соответствии с потребностями организма. Этот процесс рефлекторной саморегуляции осуществляется по принципу обратной связи.

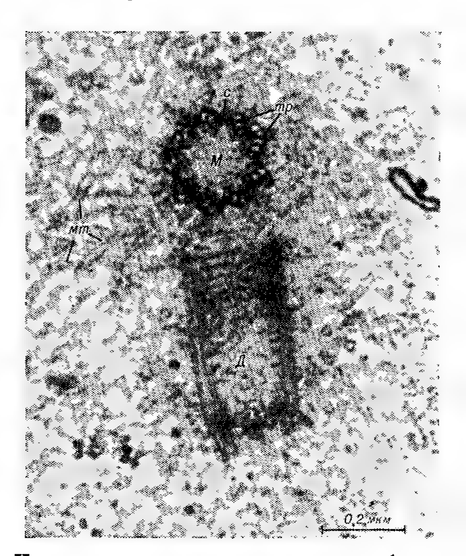
Для центр. отделов рефлекторной дуги, способных изменять ритм раздражений, характерно сравнительно медленное возникновение и протекание в них возбуждения и фазовых колебаний уровня возбудимости. Эта функциональная «инертность» обусловливает явления *суммации* и *облегчения*. При действии сильных и продолжит. раздражителей нервные центры могут приходить в состояние торможения. Взаимодействие *возбуждения* и *торможения* лежит в основе всех механизмов деятельности ЦНС. Множество разнообразных рефлексов ЦНС осуществляет в определ. последовательности соответственно потребностям организма. Координационная деятельность ЦНС обусловлена её структурными (*дивергенция* и *конвергенция* нервных путей) и функц. особенностями. Так, процессы возбуждения могут активировать одни синаптич. контакты и пути в ЦНС при одновременном блокировании торможением других синаптич. контактов и путей в самых разнообразных комбинациях и пространственно-временны́х соотношениях. Деятельность ЦНС основана на определ. соподчинённости (иерархии) отд. её структур. В процессе эволюции усиливается значение высших отделов ЦНС (см. *Цефализация*), снижается автономность одних участков ЦНС и возрастает управляющая роль других. Вследствие тесной связи с сенсорными органами центр. отдел (головные ганглии, головной мозг) становится способным интегрировать и координировать активность всей нервной системы, а у млекопитающих является материальным субстратом *высшей нервной деятельности*.

● Шаде Дж., Форд Д., Основы неврологии, пер. с англ., М., 1976; Костюк П. Г., Физиология центральной нервной системы, 2 изд., К., 1977; Частная физиология нервной системы, Л., 1983 (Руководство по физиологии). См. также лит. при ст. *Нервная система*.

ЦЕНТРА́ЛЬНОЕ ТОРМОЖЕ́НИЕ, активный нервный процесс, возникающий в ЦНС и приводящий к подавлению или предупреждению возбуждения. Впервые описано в 1862 И. М. Сеченовым (отсюда назв. «сеченовское торможение»), к-рый предполагал наличие в ЦНС тормозящих структур, что подтверждено методами совр. нейрофизиологии. Клеточные механизмы Ц. т. изучены относительно детально. Однако механизмы Ц. т. на системном уровне и особенно процессы торможения поведенч. реакций (*условное торможение*, *безусловное торможение*) во многом пока не ясны. Ц. т.— осн. фактор координации деятельности ЦНС.

ЦЕНТРА́РХОВЫЕ, ушастые окуни (Centrarchidae), семейство рыб отр. окунеобразных. Дл. от 3,5 до 60 см, масса обычно 1,5—3 (иногда до 10) кг. Тело б. или м. овальное. Многие ярко окрашены. 12 (13) родов, ок. 30 видов, в пресных водах Сев. Америки, преим. в стоячих и слабопроточных чистых водоёмах с песчаным грунтом. Гл. обр. хищники. Заботятся о потомстве. Нек-рые виды — объект промысла, спорт. лова, аквариумного и декор. разведения. Солнечный окунь (*Lepomis gibbosus*), дл. до 25 см, разводившийся в прудах как декор. рыба, акклиматизировался в Европе; в СССР встречается в басс. Днестра и Дуная и прилежащих р-нах Чёрного м. См. также *Форелевые окуни*.

ЦЕНТРИО́ЛЬ (от лат. centrum, греч. kéntron — срединная точка, центр), органоид клеток животных и нек-рых растений. Впервые описан В. Флеммингом (1875). Ц. могут входить в состав митотич. аппарата клетки. В диплоидной



Центриоли в клетке культуры ткани (почка эмбриона свиньи) в метафазе: *М* — материнская центриоль; *Д* — дочерняя центриоль; *мт* — микротрубочки веретена; *тр* — триплеты центриоли; *с* — связки между триплетами.

клетке содержатся две пары Ц., в каждой паре — диплосоме — одна Ц. зрелая, материнская, другая — незрелая; дочерняя — уменьшенная копия материнской. Удвоение Ц. происходит в синтетич. периоде митотич. цикла или после него. Дочерняя Ц. образуется рядом с материнской путём самосборки. В профазе митоза диплосомы расходятся к полюсам клетки и вблизи от них формируются микротрубочки веретена. Но центры организации микротрубочек могут и не иметь Ц., напр. в клетках высших растений, нек-рых грибов и водорослей, у ряда простейших. Функции Ц. в делении клетки неясны. В неделящихся клетках Ц. часто располагаются вблизи аппарата Гольджи, нередко рядом с ядром. В полиплоидной клетке число Ц. соответствует числу хромосомных наборов, в политенных клетках Ц. утрачиваются. Каждая Ц. имеет форму полого цилиндра дл. ок. 0,3—0,5 мкм и шир. 0,15 мкм, построенного из девяти триплетов микротрубочек. Ц. окружена тонковолокнистым матриксом. Такие же по строению Ц. образуют базальные тельца ресничек и жгутиков во мн. животных клетках, у простейших и в зооспорах водорослей, мхов, низших грибов.

ЦЕ́НТРОЛЕЦИТАЛЬНЫЕ Я́ЙЦА (от лат. centrum, греч. kéntron — срединная точка, центр и греч. lékithos — желток), яйца, в к-рых желток равномерно распределён по всей цитоплазме, за исключением её периферич. слоя (периплазмы), свободного от желточных включений, и цитоплазматич. островка с ядром, связанного с периферич. слоем тяжами. По типу дробления (частичное) относятся к меробластич. яйцам. Ц. я. имеются у нек-рых книдарий и многих членистоногих. См. рис. при ст. *Дробление*.

ЦЕНТРОМЕ́РА (от лат. centrum, греч. kéntron — срединная точка, центр и греч. méros — часть, доля), кинетохор, участок хромосомы, контролирующий её движение к разным полюсам клетки во время деления — митоза или мейоза; место прикрепления к хромосоме нитей (микротрубочек) веретена деления. Различают хромосомы с локализованной Ц. (моноцентрич. хромосомы) и с диффузной Ц. (голокинетич. хромосомы, у к-рых кинетич. функцией обладают, по-видимому, любые участки). Иногда в моноцентрич. хромосоме появляется ещё участок с кинетич. функцией (неоцентромерная активность). Изменение положения Ц. в определ. хромосоме служит критерием выявления хромосомных перестроек.

ЦЕНУ́Р (новолат. coenurus, от греч. koinós — общий и urá — хвост), разновидность личинки ленточных червей — финны. Описаны Ц. 31 вида червей из рода мультицепсов (*Multiceps*), паразитирующих во взрослом состоянии в кишечнике собак и др. волчьих. От др. финн отличается развитием мн. головок, ввёрнутых в полость пузыря. Диам. Ц. мультицепса Скрябина (*M. skrjabini*) до 35 см, мозговика овечьего (*M. multiceps*) — до 10 см. Ц., локализуясь в мозге, вызывает тяжёлую болезнь (ценуроз) у копытных (преим. у овец) и нек-рых грызунов. См. рис. 18 при ст. *Личинка*.

ЦЕПЕ́И (*Cepaea*), род моллюсков сем. гелицид. Раковина выс. 15—20 мм, шир. 18—24 мм, с 1—5 тёмными спиральными лентами на розовом, жёлтом, сером или коричневом фоне. 3—4 вида, в Европе, завезены в Сев. Америку; в СССР — 3 вида, в Прибалтике, на Ю. Европ. части, в Крыму и на Сев. Кавказе. Нередко встречаются массами. Благодаря резкому цветовому полиморфизму широко используются в популяционно-генетич. исследованиях.

ЦЕПКОХВО́СТЫЕ ОБЕЗЬЯ́НЫ, цебусовые, цебиды (Cebidae) семейство широконосых обезьян. Наиб. древние формы Ц. о. (напр., гомункулюс патагонский) известны из верхнего миоцена Аргентины, остатки совр. форм найдены в позднем плиоцене Юж. Америки. Дл. тела от 22 до 70 см, у большинства видов самцы крупнее самок. У многих хвост длиннее тела, хватательный, с оголённым концевым участком, покрытым осязат. папиллярными линиями (паукообразные обезьяны, ревуны, шерстистые обезьяны, мирики). Волосяной покров густой, разнообразно расцвеченный, у некоторых на голове хохолки, бороды, усы. На всех пальцах ногти; большой палец на стопе хорошо развит и противопоставлен остальным, на кисти — редуцирован или отсутствует. Зубов 36. Мозг большой, покрывает мозжечок, кол-во борозд и извилин меньше, чем у узконосых обезьян. Распространены в лесах Центр. и Юж. Америки. 11 родов (29 видов): мирикини, прыгуны, саки, хиропоты, уакари, ревуны, капуцины, саймири, паукообразные обезьяны, мирики и шерстистые обезьяны. Образ жизни дневной (кроме мирикини), чисто древесный. Всеядные. Держатся семейными группами и стадами. 10 видов в Красной книге МСОП. См. рис. 3—9 в табл. 56.

ЦЕ́ПНИ, солитёры (Taeniidae), семейство ленточных червей отр. Cyclophyllidea. Стробила дл. от 3 мм (3—7 члеников) до 10 м (св. 1 тыс. члеников). Головка с 4 присосками и хоботком с крючьями, реже без них. Матка зрелых члеников образует 17—35 ветвей на каждой стороне. 13 родов, ок. 100 видов. Паразитируют в кишечнике хищных млекопитающих, птиц и человека. Цикл развития с одним промежуточным хозяином (копытные, грызуны и др., реже хищники). Личинки типа цистицерка, ценура, эхинококка и др. развиваются в полости тела, внутр. органах или мускулатуре. Наиб. опасны для человека вооружённый, или свиной, Ц. (*Taenia solium*), цистицерк к-рого паразитирует в мышцах свиней, и невооружённый, или бычий, Ц. (*Taeniarhynchus saginatus*), цистицерк — в мышцах кр. рог. скота. Человек заражается, поедая плохо проваренное или прожаренное мясо. См. рис. при ст. *Ленточные черви*.

ЦЕРАТОЗА́ВРЫ (*Ceratosaurus*), род вымерших пресмыкающихся инфраотр. карнозавров. Единств. вид рода — *C. nasicornis*. Известен из верхней юры Сев. Америки. Дл. до 10 м. Череп массивный, на носовой кости имелся большой костный рог, на предлобных костях — 2 рога меньшего размера. Кисть трёхпалая. Хищники.

ЦЕРАФРОНО́ИДНЫЕ НАЕ́ЗДНИКИ (Ceraphronoidea), надсемейство паразитич. перепончатокрылых. От др. наездников отличаются двумя шпорами на каждой голени (сем. Megaspilidae), или одной — только на средней голени (сем. Ceraphronidae). Жилкование крыльев сильно редуцировано. Есть короткокрылые и бескрылые формы. Дл. 0,5—4,5 мм, тело чёрное, реже б. или м. желтоватое. 20 родов; в СССР — 12, св. 100 видов. Паразитируют в личинках мух-журчалок, хищных галлиц, сетчатокрылых, кокцидовых, орехотворок, скорпионниц. Виды, развивающиеся в личинках наездников из сем. Aphidiidae,— вторичные паразиты тлей.

ЦЕРЕБРОЗИ́ДЫ (от лат. cerebrum — мозг), природные органич. соединения из группы гликолипидов. Углеводная часть молекулы Ц. представлена глюкозой или галактозой, липидная — N-ацилированным насыщенной или ненасыщенной жирной к той, аминоспиртом сфингозином (или его гомологом). Содержатся в большинстве клеточных мембран животных, наибольшее кол-во обнаружено в белом веществе мозга и в миелиновых оболочках нервов. Биосинтез Ц. осуществляется путём перенесения остатка сахара от уридиндифосфогексозы на сфингозин с последующим ацилированием ацилкоферментом А. Биол. роль Ц. окончательно не установлена. Отмечено накопление Ц. в разл. органах (мозге, селезёнке, печени) при ряде тяжёлых психич. заболеваний. Ц.— наиб. иммунореактивные соединения мозга. См. формулу в ст. *Липиды*.

ЦЕ́РЕУС (*Cereus*), род растений сем. кактусовых. Древовидные или кустарниковидные (иногда стелющиеся) формы выс. от 1,7 до 20 м и диам. до 40 см. Стебли ребристые, с колючками. Цветки чаще белые, крупные, одиночные, воронковидные, раскрываются ночью. После цветения околоцветник опадает, а на завязи долгое время сохраняется столбик. Плоды у нек-рых видов съедобные. Ок. 40 видов, на Б. и М. Антильских о-вах, в Центр. и Юж. Америке. Ц. растут в саваннах, каменистых пустынях, а также на песчаных мор. побережьях. Ц.— один из первых кактусов, известных европейцам (его изображение есть в травнике 1588). Выращивают как декоративные, в т. ч. скалистые формы с уродливым разрастанием боковых побегов. Лёгкие стебли Ц. используют на топливо. Ц. Робина (*C. robini*) под угрозой исчезновения, в Красной книге МСОП. К роду Ц. прежде относили Ц. крупноцветковый, или царицу ночи (*C. grandiflorus*), включаемый в род селеницереус (*Selenicereus*), а также Ц. гигантский (см. *Карнегия*). См. рис. 4 при ст. *Кактусовые*.

ЦЕРИАНТА́РИИ (Ceriantharia), отряд шестилучевых кораллов (по др. системе, подкласс коралловых полипов). Одиночные бесскелетные полипы. Цилиндрич. тело дл. от 2 до 70 см заключено в защитную илистую трубку, сцементированную слизистыми выделениями (внутри неё полип способен передвигаться). Ок. 50 видов, преим. в тропич. морях; в СССР — 1 вид — *Arachnactis albida*, в сев. морях. Обитают на мягких грунтах, зарываясь в глубокие (до 1 м) норки.

ЦЕРКА́РИЯ (новолат. cercaria, от греч. kérkos — хвост), личинка трематод. Дл. 0,3—1 мм. Хорошо развит хвост, иногда раздвоенный (у фуркоцеркарий) или с боковыми придатками. Развивается в *спороцисте* или *редии*. Покидает тело первого промежуточного хозяина (моллюска), плавает, затем либо превращается в *адолескарию* (напр., у печёночной двуустки), либо (у большинства трематод) активно внедряется с помощью желёз проникновения в тело второго промежуточного хозяина (беспозвоночного, рыбы, головастика), где отбрасывает хвост и инцистируется, превращаясь в метацеркарию. См. рис. 16 при ст. *Личинка*.

ЦЕРКОСПО́РА (*Cercospora*), род гифомицетов. Конидии бесцветные или окрашенные, многоклеточные (до 36 клеток), от цилиндрических до нитевидных, размером 3,0—6,0 × 10—400 мкм. Ок. 1300 видов. Распространены широко.

Паразиты растений, часто развиваются на растениях, поражённых др. грибами. Наиб. известны Ц. свекольная (*C. beticola*), вызывающая церкоспороз свёклы, и Ц. виноградная (*C. vitiphylla*), паразитирующая на винограде.

ЦЕРУЛОПЛАЗМИН, медьсодержащий глобулярный белок плазмы крови млекопитающих. Мол. м. 130 000. С Ц. связано св. 60—99% всех ионов меди плазмы. Две мол. формы Ц. отличаются по числу углеводных цепей, к-рые состоят из остатков галактозы, маннозы, фукозы, N-ацетилглюкозамина и сиаловых к-т. Ц. обладает слабой каталитич. активностью, окисляя полиамины, полифенолы и аскорбиновую к-ту, участвует в кроветворении, транспорте меди к местам синтеза др. медьсодержащих белков (напр., цитохромоксидазы) и, по-видимому, в регуляции уровня биогенных аминов. Существуют генетич. детерминированные варианты Ц., обусловленные мутантными аллелями. В 1 мл плазмы крови человека содержится 0,2—0,3 мг Ц.

ЦЕРЦЕ́РИСЫ (*Cerceris*), род роющих ос. Св. 850 видов, распространены широко; в СССР — ок. 100 видов, в т. ч. в Европ. части — Ц. песчаная (*C. arenaria*), дл. 10—14 мм. Гнёзда многоячейковые (до 25), в земле, иногда на глуб. до 1 м. Личинок выкармливают мелкими пчелиными и др. перепончатокрылыми, долгоносиками, златками, листоедами.

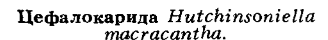
ЦЕ́РЦИС (*Cercis*), род листопадных деревьев сем. бобовых подсем. цезальпиниевых. Листья округлые или яйцевидные с сердцевидным основанием. Розово-пурпурные цветки в пучках, в пазухах листьев или на стволе (каулифлория). 7 видов, в Сев. Америке, Средиземноморье и в Азии; в СССР 1 вид — Ц. Гриффита (*C. griffithii*), в Ср. Азии, по каменистым склонам гор. 3 вида интродуцированы. Иудино дерево (*C. siliquastrum*) — декор. растение, выс. 5—6 м, выращивается в Крыму, на Кавказе и в Ср. Азии; родина его — Юж. Европа и Юго-Зап. Азия. Ц. цветут до распускания листьев (или одновременно). Медоносы. См. рис. 9 в табл. 20.

ЦЕСА́РКОВЫЕ (Numididae), семейство курообразных. Дл. 43—75 см. Голова и часть шеи голые, часто ярко окрашенные; иногда на голове хохол или роговой шлем. Оперение тёмное, со светлыми крапинами или полосками. 5 родов, 7 видов, в Африке к Ю. от Сахары и на о. Мадагаскар. Обитают в лесах, зарослях кустарников и в саваннах. Наземные птицы, ночуют на деревьях. Летают плохо, хорошо бегают. Держатся стаями. Моногамы. В кладке 8—12 (до 20) яиц. Насиживает самка, птенцов водят самка и самец. Питаются растит. пищей, беспозвоночными. Объект охоты. Обыкновенная цесарка (*Numida meleagris*) — родоначальница домашних пород.

ЦЕТРА́РИЯ (*Cetraria*), род лишайников сем. пармелиевых (Parmeliaceae) порядка круглоплодных (Cyclocarpales). Таллом листоватый и кустистый, выс. до 12 см, с плоскими или трубчатыми лопастями. Сверху жёлтый, желтовато-зелёный, коричневый до чёрного, снизу светлый или тёмный. Апотеции образуются на концах лопастей, часто развиваются соредии и изидии. Ок. 45 видов, в Сев. и Юж. полушариях; в СССР — 44 вида. Растут на почве, среди мхов, на скалах, камнях, реже на стволах и ветвях деревьев, в тундре, лесотундре, сосновых и др. лесах. Поедаются оленями; Ц. используют для получения антибиотиков и как противоцинготное средство (исландский мох). 2 вида в Красной книге СССР. См. рис. 7 в табл. 10.

ЦЕФАЛИЗА́ЦИЯ (от греч. kephalḗ — голова), филогенетич. процесс обособления головы у билатерально-симметричных животных и включение в её состав органов, расположенных у предков в др. частях тела. Ц. обусловлена тем, что передний конец тела, несущий ротовое отверстие и органы захватывания пищи (челюсти и др.), первым вступает в контакт с новыми объектами среды. Поэтому в нём концентрируются органы чувств, а также передние отделы ЦНС, регулирующие функционирование этих органов и составляющие головной мозг. Для защиты указанных органов и головного мозга у позвоночных развился череп, функции к-рого у беспозвоночных выполняют твёрдые наруж. покровы. Иногда под Ц. понимают также увеличение отношения массы головного мозга к массе тела животного. Степень Ц. (относит. масса мозга) позвоночных наиб. высока у птиц, из млекопитающих — у китообразных и приматов, особенно у человека.

ЦЕФАЛОКАРИ́ДЫ (Cephalocarida), подкласс мор. примитивных ракообразных. Дл. ок. 3 мм. Тело вытянутое, заканчивается вилочкой с 2 длинными щетинками. Глаз нет (ведут роющий образ жизни). Примитивные черты — расположение антенн позади рта (у др. ракообразных это наблюдается лишь у личинок) и полное сходство максиллул и максилл с грудными конечностями. 9 видов, обнаружены у берегов США, Барбадоса, Пуэрто-Рико, Бразилии, Перу, Японии, Нов. Каледонии и Нов. Зеландии. Самка откладывает яйца в яйцевой мешок. Из яйца выходит науплиус, из к-рого через 13—18 линек в результате метаморфоза формируется взрослая особь. Ц. сохранили ряд признаков, по-видимому, присущих предкам всех ракообразных.



Цефалокарида *Hutchinsoniella macracantha.*

ЦЕЦЕ́ (*Glossina*), род короткоусых двукрылых сем. Glossidae. Дл. 9—14 мм. Характерны длинные и широкие челюстные щупальца и длинный колющий хоботок. Ок. 20 видов, в сырых местностях, гл. обр. во влажных лесах тропич. и субтропич. Африки. Живородящие. Личинки рождаются готовыми к окукливанию. Ряд видов — переносчики трипаносом, вызывающих тяжёлые заболевания. Виды *G. palpalis*, *G. morsitans*, *G. brevipalpis* — переносчики возбудителя сонной болезни человека (от неё в Африке ежегодно погибают тысячи человек), *G. morsitans* и *G. tachinoides* — переносчики возбудителей болезней домашних животных. Ведущаяся в Африке в течение мн. лет борьба с Ц. с помощью пестицидов не привела к успеху, но оказала отрицат. воздействие на флору и фауну тропич. лесов. См. также *Трипаносомы*.

Муха цеце *Glossina palpalis.*

ЦЕЦИ́ДИИ, галлы, местные патологич. новообразования в органах растений, вызываемые особыми видами возбудителей и служащие для них средой обитания и источником пищи. Ц., образуемые беспозвоночными животными, иногда наз. зооцецидиями, образуемые грибами — микоцецидиями. Среди возбудителей Ц. — вирусы, бактерии (напр., *Agrobacterium tumefaciens*, вызывающая корончатые Ц. и зобоватость корней яблони), грибы (напр., возбудитель пузырчатой головни кукурузы), нематоды, клещи, насекомые (в осн. орехотворки, галлицы, пилильщики, тли). Строение Ц. зависит от вида возбудителя, характера его локализации, строения поражённых тканей и т. д. Возбудители мн. Ц. наносят значит. ущерб с.-х. культурам и лесу. В нек-рых Ц. (на дубе, сумахе, фисташке) содержатся дубильные вещества.

ЦИАНЕ́И (*Cyanea*), род дискомедуз. Зонтик медузы буроватый или малиновый, диам. от неск. см до 2 м. С ниж. поверхности зонтика свисают длинные (до 20—40 м), собранные в 8 пучков щупальца со стрекат. клетками и тонкие бахромчатые ротовые лопасти. Щупальца и ротовые лопасти карминного или малинового цвета. Есть полипоидное поколение. Распространены в сев. части Атлантич. и Тихого океанов, в морях Сев. Ледовитого ок. В водах СССР — 2 вида.

ЦИАНЕ́ЛЛЫ, синезелёные водоросли (цианобактерии) рода хроококкус (*Chroococcus*), живущие в качестве симбионтов в клетках бесцветных одноклеточных организмов — нек-рых зелёных и криптофитовых водорослей и нек-рых простейших (корненожки). Клеточные оболочки редуцированы, запасных питат. веществ нет, т. к. получают необходимые вещества из клеток хозяина. Выполняют функцию хлоропластов. Деление Ц. надвое осуществляется путём перетяжки и не приурочено к периоду размножения клетки-хозяина.

ЦИАНОБАКТЕ́РИИ (от греч. kyanós — синий и *бактерии*), группа фототрофных прокариотных организмов, традиционно наз. *синезелёными водорослями*. Включают одноклеточные и многоклеточные формы, образующие трихомы. Основанием для отнесения синезелёных водорослей к бактериям послужили сходство в организации их клеток с клетками др. бактерий (прокариотный тип), присутствие общих специфич. соединений (напр., муреина в клеточной стенке) и близость их генетич. свойств. С др. стороны, Ц. подобно высш. растениям и водорослям осуществляют фотосинтез с выделением мол. кислорода. Многие фиксируют мол. азот. Согласно совр. классификации, образуют класс Oxyphotobacteria. Назв. Ц. широко применяется в микробиол. лит-ре, тогда как в ботанической чаще сохраняется назв. синезелёные водоросли.

● Функциональная структура цианобактерий, Л., 1986; The Prokaryotes, v. 1, B.—[a. o.], 1984; Bergey's manual of systematic bacteriology, 9 ed., v. 1, Baltimore — L., 1984.

ЦИВЕ́ТЫ, виверры (*Viverra*), род виверровых. Дл. тела 60—83 см, хвоста 30—48 см. 4 вида, в Юж. (Индия) и Юго-Вост. Азии. Обитают в лесах и зарослях кустарников, часто вблизи посёлков. 2 помёта в год, по 2—5 детёнышей. Объ-

ект охоты (используется мускус). 1 подвид в Красной книге МСОП. Ц. наз. также ряд др. родов сем. виверровых: малые Ц. (*Viverricula*), водяные Ц. (*Osbornictis*), гималайские Ц. (*Paguma*) и др.

ЦИКА́ДОВЫЕ (Cicadinea, или Auchenorrhyncha), подотряд насекомых отр. равнокрылых. Дл. от 3 до 65 мм. Крылья в размахе до 18,5 см. Усики короткие, расположены между глазами или под ними. Передние крылья перепончатые. Задние ноги прыгательные, у певчих Ц.— ходильные. У основания брюшка звуковой аппарат. Осн. семейства — певчие цикады, пенницы, горбатки (Membracidae), цикадки (Jassidae) — часто рассматриваются как надсемейства. 17 000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 2000 видов, особенно многочисленны в травянистой растительности. Растительноядные, сосут соки листьев и стеблей; многие избирательны по отношению к кормовым растениям. Яйца откладывают обычно в стебли растений, подпиливая их яйцекладом, и этим наносят вред, особенно молодым побегам. Цикадки дают 1—2 поколения в год, у певчих цикад — многолетние генерации. Личинки развиваются на растениях (у пенниц — в пенообразной слизи), в почке, нек-рые — в муравейниках. Нек-рые Ц. повреждают культурные растения и лесные породы, есть переносчики вирусных и др. заболеваний.

ЦИКЛАМЕ́Н, дряква (*Cyclamen*), род растений сем. первоцветных. Многолетние травы с клубнем диам. до 10 см, от к-рого отходят укороченные побеги с розеткой листьев и цветоносами с одиночными цветками. Листья почковидные или яйцевидные, с длинными черешками. Цветки поникающие, розовые, тёмно-красные или белые; опыляются насекомыми (возможно самоопыление). Мн. виды цветут ранней весной. После отцветания цветоносы скручиваются в спираль, приближая созревающие плоды (коробочки) к почве; семена распространяются муравьями. Ок. 15 видов, в Средиземноморье и Зап. Азии (до Ирана); в СССР — 8 видов, в Крыму и на Кавказе, в горных, б. ч. буковых и дубовых, лесах и среди кустарников. Все виды ядовиты. Ц. персидский (*C. persicum*) и его многочисл. сорта, а также др. виды разводят как декор. растения. Эндемики Крыма — Ц. Кузнецова (*C. kuznetzovii*) и Кавказа — Ц. колхидский (*C. colchicum*) — в Красной книге СССР.

ЦИКЛА́НТОВЫЕ, порядок (Cyclanthales) однодольных растений и единственное семейство (Cyclanthaceae) этого порядка. Пальмовидные, корневищные, почти бесстебельные травы или кустарники, иногда лианы, нередко полуэпифиты. Листья цельные, веерные, 2-лопастные или 2-раздельные. Цветки мелкие, однополые, в однодомных пазушных початках, с двумя или неск. опадающими покрывалами. Плоды сочные, свободные или сросшиеся. Семена с обильным эндоспермом. 11 родов, ок. 180 видов, в тропич. Америке. Циклантус (*Cyclanthus*) и нек-рые др. Ц. выращивают как декоративные в оранжереях.

ЦИКЛИ́ЧЕСКИЕ НУКЛЕОТИ́ДЫ, нуклеотиды, фосфорный остаток к-рых связан с рибозой в 3′- и 5′-положениях, образуя кольцо; универсальные регуляторы внутриклеточного метаболизма. Открытие Ц. н. (циклический 3′,5′-аденозинмонофосфат, или цАМФ, открыт в 1957 Э. Сазерлендом и наиб. подробно изучен) — одно из крупнейших науч. достижений в области исследования мол. механизма действия гормонов.

В организме животных цАМФ опосредует действие гормонов, не проникающих внутрь клетки (полипептидных гормонов и катехоламинов), и регулирует множество процессов: синтез и гидролиз гликогена в печени, дифференцировку тканей, кроветворение, тромбоцитоз, явления иммунитета, злокачеств. роста, клеточной проницаемости, мышечное сокращение, секрецию гормонов, транскрипцию, трансляцию и мн. др. В стрессовых ситуациях цАМФ служит «сигналом голода». Выделяемый в это время корой надпочечников гормон адреналин при посредничестве цАМФ активирует в клетках печени фермент гликогенфосфорилазу. В кровь выбрасывается большое кол-во глюкозы и т. о. удовлетворяется острая потребность организма в источнике энергии.

Механизм действия цАМФ в клетке связан с активацией цАМФ-зависимых протеинкиназ (ПК) и по существу сводится к фосфорилированию специфич. белков (в т. ч. ферментов), что приводит к изменению их активности и соотв. функций клетки. Один и тот же гормон в разных тканях вызывает через активацию протеинкиназ фосфорилирование разных белков и обусловливает разные функц. ответы.

У гетеротрофных бактерий цАМФ обеспечивает синтез ряда катаболитных ферментов при отсутствии в среде глюкозы, т. е. в условиях голода. Белок, связывающий цАМФ, присоединяется к ДНК и активирует опероны, кодирующие синтез индуцируемых ферментов.

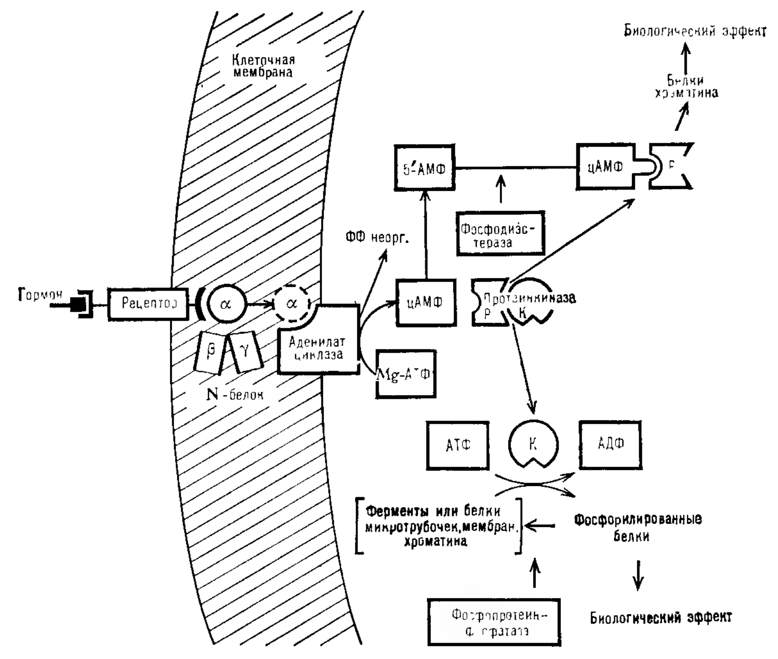


Схема механизма действия гормонов у животных с участием цАМФ. Гормон соединяется с рецептором на внешней стороне клеточной мембраны и при участии N-белка активирует фермент аденилатциклазу (АЦ), локализованную на внутр. стороне мембраны. АЦ катализирует синтез цАМФ из комплекса Mg-АТФ. Образовавшийся цАМФ связывается с ферментом протеинкиназой, в результате чего фермент диссоциирует на регуляторную (Р) и каталитическую (К) субъединицы. К-субъединица фосфорилирует определ. белки, в т. ч. ферменты, увеличивая или снижая их активность, что приводит к изменению соответств. функций клетки. Фосфорилирование К-субъединицей белков хроматина или связывание с ним Р-субъединицы приводит к изменению матричной активности хроматина и пролиферативного статуса клетки. На этапе активации аденилатциклазы гормональный сигнал усиливается в 100—1000 раз, а при активации протеинкиназы ещё в 100 раз, т. е. одна молекула гормона может вызвать фосфорилирование 10^5 молекул белка (каскадное усиление). Действие цАМФ в клетке прекращается при гидролизе его фосфодиэстеразой и дефосфорилировании белков фосфопротеинфосфатазой.

У высших растений свет, поглощаемый фитохромом, активирует аденилатциклазу.

Из других Ц. н. известны 3′,5′-гуанозинмонофосфат (цГМФ) и 3′,5′-цитидинмонофосфат (цЦМФ). Действие цГМФ связано с работой другой независимой системы. Гуанилатциклаза (в осн. растворимый фермент), катализирующая образование цГМФ из гуанозинтрифосфата (ГТФ), активируется соединениями, содержащими или образующими свободнорадикальную группу NO (среди них нитроглицерин и др. лекарств. препараты), а также ненасыщенными жирными к-тами, их гидроперекисями, эндопероксидами простагландинов, свободными гидроксильными радикалами. Действие гормонов на активность гуанилатциклазы не связано с взаимодействием их с соответствующими рецепторами, как это происходит в системе цАМФ. цГМФ выполняет самостоятельную, отличающуюся от цАМФ, роль регулятора разл. процессов клеточного обмена веществ, однако механизм действия и физиол. функция цГМФ остаются невыясненными.

● Циклические нуклеотиды, М., 1979; Федоров Н. А., Биологическое и клиническое значение циклических нуклеотидов, М., 1979; Ткачук В. А., Введение в молекулярную эндокринологию, М., 1983; «Advances in cyclic nucleotide research», v. 14, N. Y., 1981, и последующие издания.

ЦИКЛИ́ЧЕСКИЙ ЦВЕТО́К (от греч. ký́klos — круг), цветок, в к-ром все ча-

сти (тычинки, лепестки и т. д.) расположены кругами. Вероятно, возник в процессе эволюции из ациклич. цветка со спиральным расположением частей. Свойствен большинству цветковых растений. Среди Ц. ц. обычно считаются более примитивными полициклич. цветки (больше 6 кругов), хотя часто большое число кругов в андроцее возникает вторично, вследствие расщепления тычинок. Наиб. высоко организованы тетрациклич. цветки, характерные для многих сростнолепестных.

ЦИКЛО́ИДНАЯ ЧЕШУЯ́ (от греч. kykloeidḗs — кругообразный, круглый), разновидность костной чешуи костистых рыб (лососеобразных, сельдеобразных, карпообразных и др.), характеризующаяся гладким закруглённым задним краем (отсюда назв.). Каждая из чешуй лежит в глубоком соединительнотканном кармане, черепицеобразно налегая на последующую (снаружи виден только задний край); состоит из гомогенного крышечного (нарастает по периферии концентрич. полосками — склеритами) и волокнистого базального слоёв бесклеточной костной ткани. Существует зависимость между величиной Ц. ч., степенью её налегания и особенностями экологии рыб. Ц. ч. в течение жизни рыбы не сменяется. См. рис. 2 при ст. *Чешуя*.

ЦИКЛО́ПЫ (Cyclopoida), отряд (по др. системе, подотряд) веслоногих раков. Дл. 1—8 мм. Один науплиальный глазок (отсюда назв.). Антеннулы, голова и грудь значительно короче, чем у каланид. У самок 2 яйцевых мешка. Св. 250 видов, обитают преим. в пресных водах, большинство живёт на дне или в придонном слое воды, часто в зарослях; немногие виды — планктонные. Нек-рые мор. Ц. светятся. Большинство — хищники, нападающие на мелких беспозвоночных и даже на личинок рыб, есть растительноядные. Много паразитов рыб и беспозвоночных, нек-рые — промежуточные хозяева паразитич. червей (лентеца широкого, ришты). Ц. — пища мн. рыб.

ЦИКЛОСПО́РОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Cyclosporophyceae), класс бурых водорослей. Слоевища макроскопические, тканевого строения. В цикле развития только диплоидная стадия; в особых углублениях (концептакулах) формируются гаметангии. При образовании гамет происходит мейоз. Половой процесс — оогамия; яйцеклетки крупные (40—300 мкм), удобный объект лабораторных исследований. У нек-рых Ц. в. на материнском растении происходит оплодотворение и развитие многоклеточных проростков (саргассум). Изредка размножаются вегетативно — столонами. 36 родов, во всех морях мира; в СССР — 7 родов (фукус, цистозейра и др.).

ЦИКО́РИЙ (*Cichorium*), род одно-, двуили многолетних трав сем. сложноцветных. Нижние листья от струговидно перистораздельных до зубчатых, верхние— ланцетные; корзинки сидячие в пазухах листьев и верхушечные. Плод — семянка с коротким хохолком. Ок. 10 видов, в Евразии, Сев. Африке и как заносное в умеренных поясах обоих полушарий; в СССР — 3 вида, в Европ. части, Ср. Азии, на Кавказе, в Сибири. Возделывают 2 вида. Ц. салатный, или эндивий (*C. endivia*),— однолетник или двулетник, известный в культуре как салатное растение только в Средиземноморье, иногда на юге СССР. Ц. обыкновенный, или корневой (*C. intybus*),— дикорастущий многолетник, в культуре как двулетник; используется в медицине, для получения суррогата кофе (утолщённые корни) и как салатное растение. См. рис. 9 в табл. 19.

ЦИМО́ЗНОЕ СОЦВЕ́ТИЕ (от греч. kýma — волна), верхоцветное соцветие, в к-ром главная ось заканчивается цветком; боковые оси (одна в монохазии, две в дихазии, несколько в плейохазии), также заканчивающиеся цветками, перерастают её (перевершинивают). Этот процесс может многократно повторяться, образуя сложные Ц. с. Цветение начинается с главного цветка и распространяется на цветки последоват. порядков «волнами». См. рис. 12 в табл. 18.

ЦИ́ННИЯ, циния (*Zinnia*), род трав и полукустарников сем. сложноцветных. Корзинки одиночные, часто крупные. Св. 15 видов, в Сев. и Центр. Америке, 1 вид в Юж. Америке. Нек-рые виды Ц., особенно мексиканская Ц. изящная (*Z. elegans*), выращиваются во всех странах, широко используются в цветоводстве.

ЦИНОДО́НТЫ (Cynodontia, или Galesauroidea), инфраотряд вымерших пресмыкающихся подотр. териодонтов. Известны с поздней перми до средней юры всех континентов. Дл. от 10 см до 3—4 м. Ц.— морфологически наиболее прогрессивные представители териодонтов. Близки к примитивным млекопитающим — монотрематам; наиб. вероятные предки всех ветвей млекопитающих. Для прогрессивных Ц. характерны: полное вторичное нёбо, укрепившее челюстной аппарат; увеличение обонятельных долей и мозжечка; дифференцированная зубная система; телосложение напоминает млекопитающих (в частности, постановка парных конечностей под туловищем). Нек-рые палеонтологи допускают наличие у Ц. волосяного покрова и примитивной теплокровности. Активные хищники, растительноядные и всеядные животные. 8 сем. Типичный представитель примитивных Ц.— двиния, а прогрессивных — циногнат (*Cynognathus*). Руководящие ископаемые верхнепермских и триасовых отложений.

ЦИПРИСОВИ́ДНАЯ ЛИЧИ́НКА, последняя личиночная стадия развития усоногих ракообразных (следующая за науплиусом). Покрыта двустворчатой раковиной, подобно ракушковым ракам рода *Cypris* (отсюда назв.). Имеет лобный глазок, 2 пары антенн, мандибулы, 2 пары максилл и 6 пар грудных ног. Брюшко редуцировано. Ц. л. плавает, затем опускается на дно, прикрепляется при помощи передних антенн к субстрату и превращается в половозрелого усоногого рака. У паразитич. усоногих (напр., саккулины) Ц. л. претерпевает регрессивный метаморфоз. См. рис. 27 при ст. *Личинка*.

ЦИРКА́ДНЫЕ РИ́ТМЫ (от лат. circa — около и dies — день), циркадианные ритмы, околосуточные ритмы, повторяющиеся изменения интенсивности и характера биол. процессов и явлений с периодом от 20 до 28 ч. Часто к Ц. р. относят и *суточные ритмы*. Как правило, Ц. р. с периодом, отклоняющимся от 24 ч, наблюдаются только в эксперим. условиях (при постоянной температуре и освещённости) и отмечены у мн. растений, животных и человека. Нек-рые исследователи рассматривают Ц. р. как собственную спонтанную и генетически закреплённую цикличность биол. процессов в организме, к-рые приобретают суточный период под влиянием внеш. условий. Другие полагают, что Ц. р. возникает как артефакт из наследуемых суточных ритмов под влиянием постоянных условий, неестественных для организма. Напр., если постоянные условия благоприятны для жизнедеятельности, животное становится активным раньше обычного времени; если же условия неблагоприятны, время активности ежедневно запаздывает; соответственно период исходного 24-часового ритма ежесуточно укорачивается или удлиняется. Ц. р. могут влиять как на поведение целого организма (напр., откладка яиц насекомыми, изменение положения листьев у растений), так и на отд. физиол. процессы. В постоянных условиях Ц. р. этих функций часто различны (напр., при изоляции в таких условиях у человека периоды ритма температуры тела, сна и бодрствования неодинаковы). Такое их рассогласование во времени (в частности, при космич. полётах) может привести к патологич. состоянию организма.

● См. лит. при ст. *Биологические ритмы*.

ЦИРКА́ННЫЕ РИ́ТМЫ (от лат. circa — около и annus — год), цирканнуальные ритмы, окологодичные ритмы, повторяющиеся изменения интенсивности и характера биол. процессов и явлений с периодом примерно от 10 до 13 мес. Ц. р. наблюдаются только в постоянных условиях лаборатории. Расхождение Ц. р. с периодичностью внеш. среды, по-видимому, указывает на их эндогенную природу.

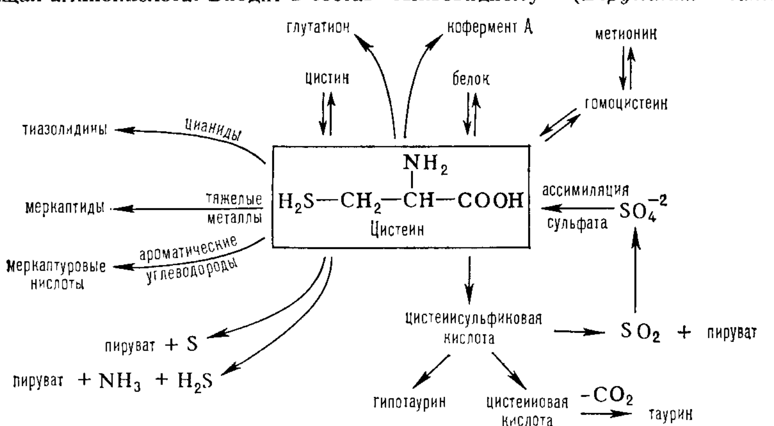
ЦИРКАРИ́ТМЫ (от лат. circa — около и ритмы), группа биол. ритмов с периодами, близкими к геофизич. константам: солнечным суткам (24 ч), лунным суткам (24,8 или 12,4 ч), лунному месяцу (29,53 сут) и астрономич. году. С ними связаны *приливные ритмы*, *суточные ритмы*, *лунные ритмы* и *годичные ритмы*, к-рые при ослаблении действия внеш. факторов приобретают период, несколько отличный от периода соответствующих геофизич. констант (отсюда префикс «цирка»). См. также *Циркадные ритмы*, *Цирканные ритмы*.

ЦИ́СТА (от греч. kýstis — пузырь), временная форма существования многих одноклеточных организмов, характеризующаяся наличием защитной оболочки, к-рая также наз. Ц. У простейших (нек-рые жгутиковые, корненожки, споровики, инфузории) различают Ц. покоя и Ц. размножения. Ц. покоя образуются при неблагоприятных условиях (напр., при пересыхании или промерзании водоёма); у паразитич. форм они обеспечивают переход от одного организма-хозяина к другому через внеш. среду. Нек-рые простейшие могут существовать в форме Ц. неск. лет (напр., из рода *Colpoda* до 16 мес, *Oicomonas* — до 5,5 лет, а *Peridinium cinotum* — до 16,5 лет). Ц. размножения образуются на короткий период, в течение к-рого содержимое их делится на неск. самостоят. организмов. У растений (многих перидиниевых водорослей, хризомонад, эвглен и нек-рых др.), а также у многих хитридиевых грибов Ц. образуются в результате уплотнения содержимого клетки, к-рое покрывается собств. плотной оболочкой, часто орнаментированной. Инцистирование происходит обычно при ухудшении условий внеш. среды и служит для переживания неблагоприятного периода. При благоприятных условиях содержимое Ц. выходит из оболочки и прорастает. Обычно из Ц. возникает одна особь. У бактерий Ц. формируется гл. обр. грамотрицательными бактериями (азотобактером, нек-рыми метилотрофными бакте-

риями, спирохетами и бделловибрионом). Характеризуются анабиотич. состоянием, утолщёнными клеточными стенками, конденсированной цитоплазмой и повышенными светопреломляемостью, устойчивостью к радиации и высушиванию. Термин «Ц.» используется также для обозначения спец. частей плодовых тел миксобактерий — скоплений миксоспор, заключённых в общую оболочку. См. также *Споры* бактерий.

ЦИСТАТИОНИ́Н, $HOOCCH(NH_2)-CH_2CH_2SCH_2CH(NH_2)COOH$, серусодержащая аминокислота. В составе белков не установлена. Важное промежуточное соединение в биосинтезе и обмене др. серусодержащих аминокислот. У млекопитающих Ц. участвует в биосинтезе цистеина из метионина и серина, у растений и бактерий — в биосинтезе метионина из цистеина и гомосерина.

ЦИСТЕ́ИН, L-α-амино-β-тиопропионовая к-та, заменимая серусодержащая аминокислота. Входит в состав почти всех природных белков и глутатиона. Занимает центр. место в обмене серусодержащих соединений. Выполняет защитную функцию, связывая токсичные ионы тяжёлых металлов, соединения мышьяка, цианиды, ароматич. углеводороды. Высокая реакционная способность SH-группы Ц. обусловливает активность т. н. тиоловых ферментов, среди к-рых имеются ферменты всех классов. У млекопитающих в биосинтезе Ц. участвует метионин, недостаток к-рого в организме препятствует нормальному синтезу Ц. У нек-рых растений и микроорганизмов Ц. участвует в биосинтезе метионина. Применяют в медицине.



Место цистеина в обмене серусодержащих соединений.

ЦИСТЕЙНОВАЯ КИСЛОТА́, α-амино-β-сульфонилпропионовая кислота, $HO_3SCH(NH_2)COOH$, аминосульфоновая к-та. Промежуточный продукт обмена серусодержащих аминокислот, содержится в тканях животных, образуется ферментативным окислением цистина и цистеина.

ЦИСТИ́Н, дисульфид цистеина, заменимая аминокислота. Входит в состав почти всех природных белков (в кератине волос вместе с цистеином до 18%). Дисульфидные связи, образуемые остатками Ц. между отдельными полипептидными цепями и внутри них, поддерживают определ. пространств. структуру молекул белков и биологически активных пептидов, обусловливают характерные свойства (растворимость, растяжимость) таких фибриллярных белков, как кератин, биол. активность гормонов (окситоцин, вазопрессин, инсулин), ферментов (рибонуклеаза, химотрипсин и др.). Биосинтез и обмен Ц. тесно связаны с цистеином (в организме легко происходит их взаимное превращение).

ЦИСТИЦЕ́РК (от греч. kýstis — пузырь и kérkos — хвост), разновидность личинки ленточных червей — финны. Свойствен большинству солитёров (цепней), в т. ч. свиному и бычьему. Для Ц. характерно, в отличие от др. финн, развитие одной головки, ввёрнутой в полость пузыря и снабжённой присосками и (иногда) крючьями. Развивается из *онкосферы* в организме промежуточного хозяина (свиньи, кр. рог. скот и др.). При попадании в окончат. хозяина (напр., человека) головка Ц. выворачивается из пузыря и Ц. превращается во взрослого червя. См. рис. 17 при ст. *Личинка*.

ЦИСТИЦЕРКО́ИД, разновидность личинки ленточных червей — финны. Свойствен нек-рым солитёрам (цепням), в т. ч. тыквовидному (*Dipylidium caninum*). Тело разделено на туловище и хвост, головка с присосками ввёрнута внутрь туловища. Ц. паразитирует в полости тела промежуточного хозяина (кольчатого червя, ракообразного, насекомого, моллюска или позвоночного). Попав (обычно вместе с промежуточным хозяином) в организм окончат. хозяина (собаки, кошки), Ц. отбрасывает хвост и превращается во взрослого червя. См. рис. 20 при ст. *Личинка*.

ЦИСТОЗЕ́ЙРА, цистозира (*Cystoseira*), род циклоспоровых водорослей. Слоевища многолетние, дл. 0,5—2 (реже 8) м, с цилиндрич. или уплощёнными ветвями. В оогониях по 1 яйцеклетке. Ок. 30 видов, в осн. в морях сев. субтропич. пояса, в СССР — 3 вида. Часто образуют заросли в сублиторали. Используются для получения альгинатов.

ЦИСТОЛИ́Т (от греч. kýstis — пузырь и líthos — камень), образование в растит. клетках (эпидермы, реже др. тканей, обычно паренхимных), оболочка к-рых вдаётся в полость и становится местом скопления карбоната кальция и кремнезёма или одного из них. Характерны для растений сем. крапивных, акантовых, тутовых. Клетки, содержащие Ц., наз. литоцистами, встречаются поодиночке или группами.

ЦИС-ТРАНС-ТЕСТ (лат. cis — по эту сторону, trans — через, за пределами и англ. test — испытание), метод генетич. анализа, позволяющий определить принадлежность двух рецессивных мутаций, имеющих сходное фенотипич. проявление, к одному или разным генам. Предложен Э. Льюисом в 1951. В основе Ц.-т.-т. лежат представления о гене как единице функции. Состоит из двух тестов — транс-теста и цис теста (последний используют редко). Транс-тест (тест на комплементарность, функциональный тест на аллелизм) заключается в получении гибридов (гетерокарионов), у к-рых две исследуемые мутации находятся на разных гомологичных хромосомах (транс-положение), и анализе их фенотипа. Если обе мутации действуют на разные независимые функции (затрагивают два разных гена), то такой гибрид имеет дикий фенотип, т. к. образуется дигетерозигота, в к-рой нормальные аллели доминируют над мутантными. Если исследуемые мутации действуют на одну и ту же функцию (повреждают один и тот же ген), то гибрид должен иметь мутантный фенотип. Этот простой функц. критерий аллелизма, предложенный в 20-х гг. Т. Морганом, усложняется в случаях межгенной некомплементарности и межаллельной *комплементации*. Цис-тест заключается в получении гибридов (гетерокарионов), у к-рых обе исследуемые мутации привнесены одним из родителей, тогда как в хромосомах других содержатся нормальные аллели.

Цис-транс-тест
(горизонтальные линии — участки хромосом, вертикальные штрихи — границы генов, звёздочки — мутации)

Мутации	Цис-положение	Транс-положение
Аллельные (в одном гене)		
Фенотип гибрида	Дикий тип	Мутант
Неаллельные (в разных генах)		
Фенотип гибрида	Дикий тип	Дикий тип

Очевидно, что гибриды с цис-положением мутаций должны иметь фенотип дикого типа независимо от того, относятся ли исследуемые мутации к одному

или разным генам. Это одна из причин редкого использования цис-теста. Др. причина — трудность получения цис-положения мутаций в случае их тесного сцепления. Однако этот тест совершенно необходим для выявления цис-доминантных мутаций в оперонах. С. Бензер (в 1957) предложил назвать генетич. единицу функции, выявляемую с помощью Ц.-т.-т., цистроном. Термин «цистрон», являющийся синонимом термина «ген», используют в лит-ре редко.

ЦИТИДИ́Н, цитозинрибозид, нуклеозид, состоящий из пиримидинового основания цитозина и углевода рибозы. Обнаружен во всех живых клетках в составе РНК, а также цитидиндифосфорных кислот, участвующих в биосинтезе фосфатидов и др. реакциях обмена веществ.

ЦИТИДИНФО́СФОРНЫЕ КИСЛО́ТЫ, цитидинфосфаты, нуклеотиды, состоящие из остатков цитозина, рибозы и фосфорной к-ты. Цитидин-5'-монофосфат (ЦМФ, цитидиловая к-та) — один из четырёх осн. типов мономеров, входящих в состав РНК. Производное ЦМФ — ЦМФ-ацетилнейраминовая к-та участвует в синтезе ганглиозидов и структурных компонентов клеточных оболочек. Цитидин-5'-дифосфат (ЦДФ) образуется при фосфорилировании ЦМФ или дефосфорилировании цитидин-5'-трифосфата (ЦТФ), выполняющего роль донора энергии на определ. стадиях биосинтеза липидов. В реакциях с участием ЦТФ возникают ЦДФ-производные, участвующие в синтезе фосфолипидов (ЦДФ-холин, ЦДФ-этаноламин, ЦДФ-диацилглицерин), тейхоевой к-ты и др. соединений. ЦТФ — субстрат РНК-полимеразы при синтезе РНК. Предшественник Ц. к. при биосинтезе пиримидинов — уридинтрифосфорная к-та. Дезоксицитидин-5-монофосфат (дЦМФ), содержащий 2-дезоксирибозу,— один из четырёх осн. типов мономеров, входящих в состав ДНК; дезоксицитидин-5'-трифосфат (дЦТФ) — субстрат при синтезе ДНК.

...ЦИТ(О)... (от греч. kýtos — вместилище, здесь — клетка), часть сложных слов, указывающая на их отношение к клетке, напр. цитология, эритроцит.

ЦИТОГЕНЕ́ТИКА (от *цито...* и *генетика*), область генетики, изучающая закономерности наследственности и изменчивости на уровне клетки и субклеточных структур (гл. обр. хромосом). Теоретич. фундаментом Ц. явились осн. положения *хромосомной теории наследственности*, обоснованные и сформулированные в нач. 20 в. К этому времени было накоплено значит. кол-во данных по морфологии хромосом и поведению их в митозе и мейозе (И. Д. Чистяков, Э. Страсбургер, В. Флемминг, Т. Бовери и др.). Первые цитогенетические исследования в СССР были выполнены С. Т. Навашиным, Г. А. Левитским, Н. К. Кольцовым, Б. А. Астауровым, Г. Д. Карпеченко и др.

В процессе развития Ц. получены цитологич. обоснования явлений расщепления, независимого наследования, сцепления генов и кроссинговера. Изучение конъюгации хромосом, к-рая служит показателем генетич. родства, позволило Х. Кихаре (1924) разработать один из цитогенетич. методов — *геномный анализ*. Микроскопич. анализом структуры и поведения хромосом в митозе и мейозе обнаружены хромосомные перестройки в хромосомных наборах клеток (основополагающие работы Б. Мак-Клинток на кукурузе). Применение в Ц. совр. методов исследования (электронной микроскопии, рентгеноструктурного анализа и др.) значительно расширило и углубило представление о тонкой структурной организации хромосом, позволило исследовать их вещество (хроматин) и изучать функционирование хромосом в процессах репликации, транскрипции и трансляции. Данные Ц. важны для понимания эволюции кариотипов (а следовательно, процессов видообразования), в практике сельского хозяйства и медицине.

● Суонсон К., Мерц Т., Янг У., Цитогенетика, пер. с англ., М., 1969; Левитский Г. А., Цитогенетика растений, М., 1978; Свенсон К., Уэбстер П., Клетка, пер. с англ., М., 1980.

ЦИТОЗИ́Н, 2-окси-4-аминопиримидин, пиримидиновое основание. Присутствует во всех живых клетках в составе нуклеиновых к-т (ДНК и РНК). Входит в состав нек-рых коферментов, антибиотиков. Нуклеотиды Ц.— доноры энергии на определ. стадиях биосинтеза липидов: цитидинтрифосфат участвует в образовании цитидиндифосфохолина, этаноламина и др. соединений — переносчиков азотистых компонентов при синтезе фосфолипидов (фосфатидов). См. формулу при ст. *Нуклеотиды*.

ЦИТОКИНИ́НЫ, гормоны растений, производные 6-аминопурина. Индуцируют в присутствии ауксина деление клеток и дифференцировку стеблевых почек у каллюсов, активируют рост клеток листа, задерживают старение срезанных листьев травянистых растений, вызывают открытие устьиц, снимают апикальную доминанту, активируют приток питат. веществ к месту их нанесения. В цветковых растениях обнаружены во всех частях, наибольшее содержание — в меристемах. Присутствуют в растениях в виде свободных оснований, рибозидов и риботидов. Синтезируются гл. обр. в меристеме корня, поступают в составе пасоки в побеги и участвуют в регуляции обмена веществ в надземных органах. Стимулируют синтез РНК и белка в чувствительных к ним объектах. Осн. природные Ц.: 6-(4-гидрокси-3-метил-2-бутенил)аминопурин, или зеатин, и 6-(3-метил-2-бутенил)аминопурин. Их синтетич. аналоги — 6-фурфуриламинопурин (кинетин) и 6-бензиламинопурин — применяют при исследовании особенностей действия Ц. на растения и в практических целях, напр. для получения рассады ряда ценных цветов и овощных культур с использованием методов культуры тканей.

ЦИТО́ЛИЗ (от *цито...* и *...лиз*), полное или частичное растворение животной или растит. клетки. При Ц. активную роль играют лизосомы. Он происходит как в обычных физиол. процессах (напр., при метаморфозе), так и при разл. патологич. состояниях. См. также *Автолиз*.

ЦИТОЛИЗИ́НЫ, цитотоксины, антитела, вызывающие растворение разл. клеток организма (эритроцитов — гемолизины, лейкоцитов — лейколизины, сперматозоидов — сперматолизины и т. д.) и бактерий (бактериолизины). Действие Ц. проявляется только в присутствии *комплемента* и связано с частичным разрушением клеточной мембраны и выходом содержимого клетки в окружающую среду. Ц. играют определ. роль в инфекционном, трансплантационном и противоопухолевом иммунитете, в патогенезе нек-рых заболеваний, напр. гемолитич. анемии. Ц. к лимфоцитам человека — действующее начало антилимфоцитарного глобулина и антиретикулярной цитотоксич. сыворотки — препаратов, используемых в медицине. Иммунный цитолиз лежит в основе реакции связывания комплемента, в частности реакции Вассермана при сифилисе. Кроме специфич. цитотоксич. антител, клетки иммунной системы — лимфоциты и макрофаги, взаимодействуя с антигеном, могут выделять неспецифич. цитотоксич. факторы (лимфотоксины, токсич. фосфолипиды и лизосомальные гидролазы), участвующие в реакции клеточного иммунитета. В широком понимании термин «Ц.» применим к любым веществам, растворяющим клетки.

ЦИТОЛО́ГИЯ (от *цито...* и *...логия*), наука о клетке. Изучает строение и функции тканевых клеток у многоклеточных организмов, одноклеточные организмы и ядерно-цитоплазматич. комплексы, не расчленённые на клетки (симпласты, синцитии, плазмодии). Клетка является элементарной структурой, определяющей строение, функционирование и развитие всех живых существ. Поэтому процессы и закономерности, изучаемые Ц., лежат в основе процессов, изучаемых гистологией, анатомией, эмбриологией, физиологией, генетикой, биохимией, мол. биологией и др.

Изучение клеток было начато во 2-й пол. 17 в. благодаря использованию микроскопа (Р. Гук, М. Мальпиги, Н. Грю, А. Левенгук и др.). К сер. 19 в. была создана клеточная теория (Т. Шванн) — одно из важнейших обобщений в биологии. Во 2-й пол. 19 в. усовершенствование микроскопа привело к открытию постоянных составных частей цитоплазмы (органоидов) и роли ядра в процессе деления клеток — митоза. В нач. 20 в. изучение роли хромосом в наследственности и определении пола привело к формированию цитогенетики. Была разработана методика культивирования тканевых клеток вне организма, начаты цитохимич. исследования клеток.

Совр. этап развития Ц. (с 50-х гг. 20 в.) связан с использованием электронного микроскопа, методов количественной цитохимии, включая авторадиографию, и др. химич. и физич. методы исследования при непосредств. взаимодействии с биохимией и мол. биологией. Это привело к выявлению ряда новых структур в цитоплазме и ядре и позволило расшифровать их функц. значение. В Ц. существует ряд разделов, решающих частные задачи: кариосистематика, радиационная Ц., иммуноцитология, цитопатология и др. Важное в практич. отношении направление в Ц.— *клеточная инженерия*. См. также ст. *Клетка*, *Клеточная теория* и лит. при них.

● Заварзин А. А., Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных, Л., 1976; Заварзин А. А., Харазова А. Д., Основы общей цитологии, Л., 1982; Ченцов Ю.С., Общая цитология, 2 изд., М., 1984; Rogers A. W., Cells and tissues. An introduction to histology and cell biology, L., 1983.

ЦИТОПЛА́ЗМА (от *цито...* и *плазма*), обязательная часть клетки, заключённая между плазматич. мембраной и ядром; высокоупорядоченная многофазная коллоидная система — гиалоплазма с находящимися в ней органоидами. Иногда Ц. наз. только гиалоплазму. Для Ц. характерно постоянное движение её коллоидных частиц и др. компонентов. Ц. пронизана микротрубочками, филаментами и микрофиламентами, полимеризация и распад к-рых обеспечивают обратимые

переходы участков Ц. из золя в гель. Совокупность филаментов и микротрубочек в Ц. эукариотных клеток составляет цитоскелет, формирующий опорно-двигат. систему клетки, с ним связаны изменения формы клетки и перемещения внутриклеточных структур. В Ц. осуществляются все процессы клеточного метаболизма, кроме синтеза нуклеиновых к-т, происходящего в ядре. Через плазматич. мембрану осуществляется обмен веществ между Ц. и внеш. средой, через ядерную оболочку — ядерно-цитоплазматич. обмен. Под контролем ядра Ц. способна к росту и воспроизведению, при частичном удалении она полностью регенерирует. Ц., как правило, не способна к длит. автономному существованию — в безъядерных клетках она дегенерирует. В животных клетках различают два слоя Ц.: наружный — эктоплазму (лишена гранул и большинства *органоидов*, обладает относительно высокой вязкостью; под плазматич. мембраной в ней располагается сплетение микрофиламентов), и внутренний — эндоплазму (содержит разл. органоиды, гранулы, обладает относительно меньшей вязкостью). В Ц. растит. клеток имеются спец. органоиды — пластиды (лейкопласты, хлоропласты, хромопласты), а комплекс Гольджи представлен рассеянными по Ц. диктиосомами. См. также *Клетка*.

● Organization of the cytoplasm, v. 1—2, Cold Spring Harbor, 1982.

ЦИТОТО́МИЯ (от *цито*... и греч. tomé — разрез, рассечение), цитокинез, разделение в телофазе митоза или мейоза тела материнской клетки на две дочерние. У подавляющего большинства клеток растений Ц. осуществляется путём образования внутриклеточной перегородки — *фрагмопласта*, в клетках животных и ряда растений — путём *клеточной перетяжки*. Как правило, плоскость Ц. совпадает с экваториальной плоскостью веретена деления. Ц.— типичное, но не обязательное завершение митоза. Результат ацитокинеза — двуядерные клетки, обычные во мн. органах, напр. в печени и др. крупных железах млекопитающих. В клетках эндосперма мн. высших растений, плазмодиях миксомицетов, поперечнополосатых мышечных волокнах часто множеств. митозы не сопровождаются Ц. В результате возникают гигантские многоядерные клетки — симпласты.

ЦИТОХИ́МИЯ, раздел цитологии, изучающий химич. состав клеточных структур, синтез, распределение и активность химич. соединений в клетке, их изменения в связи с функциями клетки. Ц.развивается с сер. 19 в., особенно интенсивно — с 40-х гг. 20 в. Осн. принцип методов Ц.— связывание определ. химич. компонента клетки с красителем или образование окраски в процессе реакции. С помощью цитохимич. методов оценивается распределение веществ, их кол-во, локализация определ. ферментов в клетке и др. К осн. достижениям Ц. относятся обоснование генетич. роли нуклеиновых к-т, определение связи между количеств. изменениями и перемещениями белков с функц. активностью клетки, открытие и изучение клеточного цикла. Перспективными направлениями являются иммуноцитохимия, электронно-микроскопическая Ц. Изучение методами Ц. тканевых структур наз. гистохимией.

● Введение в количественную цитохимию, пер. с англ., М., 1969; Луппа Х., Основы гистохимии, пер. с нем., М., 1980; Иванов В. Б., Активные красители в биологии, М., 1982.

ЦИТОХРОМОКСИДА́ЗА, цитохром aa_3, фермент класса оксидоредуктаз; катализирует конечный этап переноса электронов на кислород в дыхат. цепи в процессе биол. окисления. Открыта в 1926 О. Варбургом. Сложный комплекс, состоящий из неск. субъединиц с разл. мол. массой. Содержит две группы гематина и два атома меди. Локализована во внутр. мембране митохондрий.

ЦИТОХРОМРЕДУКТА́ЗЫ, флавиновые ферменты класса оксидоредуктаз; катализируют отщепление ионов водорода от восстановленных нуклеотидных коферментов (НАД·Н, НАДФ·Н) с последующим переносом электронов на цитохромы. Широко распространены в живых клетках и играют важную роль на заключит. этапе биол. окисления и в реакциях гидроксилирования.

ЦИТОХРО́МЫ, сложные белки — переносчики электронов, простетич. группа к-рых представлена гемом. Содержатся в клетках всех организмов. Локализованы в мембранах митохондрий, хлоропластов, хроматофоров, эндоплазматич. ретикулума и в др. мембранных структурах, участвуют во всех осн. группах окислит.-восстановит. процессов, протекающих в живых клетках,— дыхании, фотосинтезе, микросомальном окислении. Как правило, образуют т. н. цепи, по к-рым электроны последовательно переносятся от донора к конечному акцептору. При функционировании Ц. и переносе восстановит. эквивалентов обратимо изменяется уровень окисления простетич. группы [Fe(II) ⇄ Fe(III)]. Электрон-транспортные цепи в хлоропластах, митохондриях и прокариотич. микроорганизмах участвуют в обеспечении клетки энергией за счёт энергии света (при фотосинтезе) или окисления субстрата (при дыхании). В мембранах эндоплазматич. ретикулума электрон-транспортные цепи обычно короче и выполняют функцию обезвреживания ароматич. соединений в ходе микросомального окисления. Известно св. 30 Ц. (часть Ц. получена в виде индивидуальных белков), объединённых в 4 осн. группы: Ц. *a* — простетич. группой служит гем с формильной боковой цепью; Ц. *в* — простетич. группа протогем или родственный ему гем, не имеющий формильной группы; Ц. *c* — простетич. группы ковалентно присоединены к белку; Ц. *d* — простетич. группой служит хелат железа, в к-ром степень сопряжённости двойных связей меньше, чем в порфирине. Помимо Ц. указанных 4 групп, имеются Ц. Р-450 и *h*. Ряд Ц.— внутренние, или интегральные, мембранные белки, что затрудняет их выделение в высокоочищенном виде и изучение их первичной структуры. Другие Ц.— внеш. мембранные белки (напр., Ц. *c*) — подробно охарактеризованы для мн. объектов. Сопоставление аминокислотных последовательностей однотипных Ц., выделенных из разл. организмов, с помощью спец. программ на ЭВМ позволяет количественно охарактеризовать нек-рые эволюционные явления: темпы мутационного процесса, филогенетич. близость, степень эволюционной изменчивости отд. участков белковой молекулы в связи с их функц. нагрузкой и др.

В эволюции биосферы появление Ц. резко усилило геохимич. активность живого вещества. С одной стороны, Ц. увеличили скорость и масштабы образования свободного кислорода при фотосинтезе, с другой — размах биол. окисления восстановленных соединений углерода и неорганич. веществ. Они позволили сформировать эффективную систему энергообеспечения клетки, что способствовало появлению эукариотного типа организации клетки и затем — выходу жизни на сушу.

ЦИТРА́Т, анион лимонной кислоты или соль этой к-ты.

ЦИТРО́Н (*Citrus medica*), кустарник или небольшое дерево (выс. до 3 м) рода цитрус. Плоды (наиб. крупные в роде, достигают массы 1—2 кг) имеют кисло-сладкий, слегка горьковатый вкус (идут на цукаты, мармелад, варенье). Известен только в культуре, в странах с тропич. и субтропич. климатом. Самый теплолюбивый вид рода. Родина — Индия и Китай. Из Индии был завезён в Средиземноморье армией Александра Македонского за 300 лет до н. э. В Месопотамии был известен за 4 тыс. лет до н. э.

ЦИТРУЛЛИ́Н, α-амино-δ-уреидовалериановая к-та, аминокислота. Как правило, в белках не встречается. В свободном состоянии содержится в соке арбуза и в нек-рых др. растениях, в клубеньках ольхи, тканях и крови наземных млекопитающих и земноводных. Участвует в биосинтезе мочевины, являясь важным промежуточным звеном в реакциях орнитинового цикла, у растений — в запасании азота.

ЦИ́ТРУС (*Citrus*), род вечнозелёных деревьев, реже кустарников сем. рутовых. Выс. от 4 до 12 (иногда до 20) м. Листья от яйцевидных до ланцетных, в пазухах — колючки. Цветки обоеполые, ароматные, обычно в малоцветковых щитковидных соцветиях, опыляются насекомыми и способны к самоопылению. Плоды, т. н. гесперидии, сочные, с плотной кожурой, у мн. видов съедобные. Ок. 15 видов, большинство — культурные, улучшенные многовековой селекцией исходных дикорастущих, ныне не сохранившихся форм. В Китае, напр., апельсин был известен во 2—1 вв. до н. э. Виды Ц. культивируют во влажных тропиках и субтропиках мн. районов земного шара. Центром возникновения рода считают Юж. и Юго-Вост. Азию. В диком состоянии сохранилось лишь неск. видов, в т. ч. настоящий, или кислый, лайм (*C. aurantifolia*), растущий в Гималаях, и танкан (*C. tancan*) — в лесах Тайваня. Широко известны в культуре апельсин, грейпфрут, лимон, мандарин и др. Размножаются семенами, но для получения плодов более высокого качества применяют прививку (подвоем обычно служит понцирус трёхлисточковый — *Poncirus trifoliata*) из того же семейства. Плодоношение деревьев с 6—10 и примерно до 20-летнего возраста. В СССР представители рода Ц. возделываются на Кавказе, гл. обр. в Зап. Грузии, а также в Узбекистане и Таджикистане (траншейная культура лимона и апельсина). Плоды и цветки используют в эфирномасличной и пищевой пром-сти.

ЦИХЛАСО́МЫ (*Cichlasoma*), род рыб сем. цихловых (Cichlidae) отр. окунеобразных. Дл. 10—30 см. Тело высокое, сжатое с боков. Задние края спинного и анального плавников самцов удлинены и заострены. Окраска разнообразная, часто с пятнами и полосами. Св. 20 видов, в пресных водах юж. части Сев. Америки и Юж. Америки, на о вах Карибского м., в придонных слоях воды среди зарослей. Агрессивны (особенно в период размножения) по отношению к особям своего же

вида. Перед нерестом образуют пары. Самка откладывает от неск. сотен до 2 тыс. икринок. Кладку и раннюю молодь Ц. охраняют. Мн. виды разводятся в аквариумах.

ЦИЦА́НИЯ, зизания, водяной рис (*Zizania*), род растений сем. злаков. Многолетние или однолетние травы, выс. 1,5—3 м. Крупные колоски собраны в метёлку (в верх. части — с муж. цветками, в нижней — с женскими). Опыляются ветром. Зерновки в цветковых чешуях, распространяются водными потоками, отчасти ветром и животными. 3 вида, в Сев. Америке и Вост. Азии. В СССР на юге Д. Востока и Забайкалья растёт многолетняя Ц. широколистная (*Z. latifolia*), интродуцированная во мн. р-ны Европ. части, как и североамер. однолетний вид Ц. водяная, или тускарора (*Z. aquatica*). Ц. техасская (*Z. texana*) — редкий, исчезающий вид Сев. Америки (юж. Техас). Растут в стоячих или медленно текущих водоёмах близ берега или на мелководьях. Их нередко культивируют в рыболовно-охотничьих х-вах как корм для травоядных животных, водоплавающих птиц и рыб. В Китае как пищ. растение выращивают Ц. широколистную.

ЦМИН (*Helichrysum*), род растений сем. сложноцветных. Гл. обр. многолетние травы и полукустарники, часто с густым войлочным опушением. Ок. 500 видов, растущих в Евразии, но особенно обильно в Юж. Африке и в Австралии; в СССР — ок. 15 видов, гл. обр. в Закавказье и Ср. Азии. Ц. песчаный (*H. arenarium*), растущий в Европ. части Сибири, Ср. Азии, на Кавказе,— лекарств. растение. Мн. виды декоративны, относятся к числу т. н. бессмертников, или иммортелей. Редкий новозеландский вид Ц. диморфный (*H. dimorphus*) — в Красной книге МСОП.

ЦО́КОРЫ (*Myospalax*), род хомяковых. Единственный в одноим. подсемействе. Иногда считают Ц. семейством. Образ жизни подземный, роют с помощью мощных когтей передних конечностей. Глаза очень малы, наруж. ухо отсутствует. Ок. 7 видов, в Азии; в СССР — 3 вида, в равнинных и горных степях Вост. Казахстана, юж. районов Ср. и Вост. Сибири и на Д. Востоке. У обыкновенного Ц. (*M. myospalax*) — широкий хромосомный полиморфизм. Живут Ц. в сложных норах. Зимой активность понижена. Раз в год рождают 2—5 детёнышей. Питаются подземными частями растений, делают запасы. Вредят роющей деятельностью. Второстепенный объект пушного промысла. См. рис. 13 при ст. *Грызуны*.

Ч

ЧАВЫ́ЧА (*Oncorhynchus tschawytscha*), проходная рыба сем. лососёвых. Дл. до 108 см, масса 8—10 (иногда до 50) кг. Обитает в сев. части Тихого ок. В реки Сев. Америки идёт на нерест от Аляски до Калифорнии. В СССР — в басс. р. Камчатка, в др. р-нах Д. Востока редка. Совершает протяжённые нерестовые миграции (до 4 тыс. км по р. Юкон). Половая зрелость на 3—7-м году жизни. Есть карликовые жилые самцы (дл. до 10—15 см), к-рые участвуют в нересте вместе с проходными. Плодовитость до 14,3 тыс. крупных икринок. Б. ч. молоди скатывается в море в первый год, часть живёт в реке до 1—2 лет. Ч.— ценный объект промысла, акклиматизации и разведения. Численность невелика. См. рис. 16 в табл. 34.

ЧА́ГА, берёзовый чёрный гриб, бесплодная форма трутового гриба инонотуса скошенного (*Inonotus obliquus* f. *sterillis*). Паразитирует гл. обр. на стволах взрослых берёз, реже на ольхе, рябине, буке и др. лиственных породах. Развивается в ниж. и ср. части стволов, выступая из-под разрывающейся коры в виде двух продольных полушаровидных или яйцевидных валиков (диам. до 20 см) с ложбинкой между ними. Поверхность растрескивающаяся, грубо-бугорчатая, чёрная. Ткань коричневая, деревянистая. Чаще распространён в лесах сев. и ср. полосы умеренного пояса. Содержит биогенные стимуляторы; применяется в медицине.

ЧА́ЙКОВЫЕ (Laridae), семейство ржанкообразных. Дл. от 20 до 80 см. Клюв прямой, острый или загнутый на вершине, с выступом на ниж. челюсти. Крылья длинные, приспособленные к длительному, манёвренному полёту. Хорошо плавают, нырять же могут лишь падая в воду за добычей. В окраске (сильно изменяющейся в зависимости от возраста и сезона) преобладают белый, серый и чёрный тона. 3 подсем.— чайки, крачки и водорезы; 18 родов, 88 видов. Чайки (Larinae) распространены всесветно. В СССР 5 родов, 2 вида залётных и 20 гнездящихся, в т. ч. белая (*Pagophila eburnea*), розовая, вилохвостая (*Xema sabini*), серебристая, бургомистр, сизая (*Larus canus*), озёрная, клуша, моевка. Живут на берегах морей, рек и озёр, гнездясь обычно колониями на скалах, отмелях или в зарослях водных растений. Моногамы. В кладке 1—4 яйца (у нек-рых одно). Насиживают самка и самец. Птенцы вылупляются зрячими, опушёнными. Остаются в гнезде довольно долго. Животноядны; питаются гл. обр. рыбой, а также яйцами и птенцами нек-рых промысловых птиц, иногда поедают мелких грызунов и крупных насекомых. Нек-рые — промежуточные хозяева паразитов рыб. Часто питаются отбросами. В Красных книгах МСОП (4 вида и 1 подвид) и СССР (6 видов).

ЧА́ЙНЫЕ, порядок (Theales) и семейство (Theaceae) двудольных растений. Деревья и кустарники, иногда древесные лианы, редко травы. Листья б. ч. очередные, цельные. Цветки обычно обоеполые, правильные, с двойным околоцветником, чаще в соцветии. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный. Завязь, как правило, верхняя. Семена с крупным зародышем, без эндосперма или со скудным эндоспермом. Ок. 20 сем.: охновые (Ochnaceae), диптерокарповые (Dipterocarpaceae), Ч., клузиевые, повойничковые (Elatinaceae) и др. В сем. Ч.— деревья и кустарники, б. ч. с кожистыми вечнозелёными листьями и одиночными крупными цветками. Гинецей паракарпный. Плод — коробочка, сухой, невскрывающийся, костянковидный или ягодовидный. Ок. 16 родов, ок. 500 видов, в тропиках и субтропиках. К Ч. принадлежат роды камелия и чайный куст.

«ЧА́ЙНЫЙ ГРИБ», японский гриб, симбиоз дрожжевого гриба (*Schizosaccharomycodes ludwigii*) с уксуснокислой бактерией (чаще *Acetobacter xylinum*), образующий толстую слизистую плёнку на поверхности подсахаренного (обычно 10% сахара) чайного настоя (отсюда назв.). Дрожжи, сбраживая сахар, способствуют образованию небольшого кол-ва спирта и углекислого газа, а уксуснокислая бактерия сбраживает сахар с выделением уксусной к-ты; в результате жидкость (чайный квас) приобретает кисло-сладкий вкус и слегка газируется. Применяется как освежающий напиток.

ЧА́ЙНЫЙ КУСТ, чай (*Thea*), род растений сем. чайных; иногда включают в род камелия. Небольшие вечнозелёные деревья (в культуре — кустарники). Листья короткочерешчатые, эллиптические, дл. 7—10 см. Цветки одиночные или по 2—4 в пазухах листьев. Цветут осенью; перекрёстноопыляемые. Плод — коробочка. Живут 100 и более лет. 2 вида: Ч. к. китайский (*T. sinensis*) и Ч. к. ассамский (*T. assamica*), к-рый часто рассматривается как разновидность китайского (*T. sinensis* var. *assamica*). Произрастают в горных р-нах Юго-Вост. Азии. Введён в культуру в 4 в. н. э. в Китае (для приготовления из молодых листьев напитка), с 9 в.— в Японии и Корее, с 1-й пол. 19 в.— в Индонезии, Индии и на о. Шри-Ланка. Выращивают Ч. к. также в Африке (Кения, Танзания) и Юж. Америке (Аргентина, Перу), отчасти во Вьетнаме, Иране, Турции и странах Бл. Востока. В России чайный напиток стали употреблять с 1638, когда монгольский Алтын-хан прислал в подарок царю Михаилу Фёдоровичу 4 пуда чайного листа. С 1679 в Россию стали поставлять чай

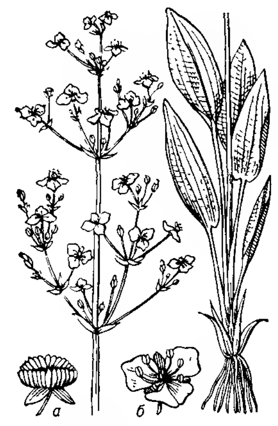
Чайный куст: *а* — ветвь с цветками; *б* — цветок в разрезе; *в* — плод; *г* — семя.

из Китая. В 1885 заложена первая пром. плантация Ч. к. китайского в Чакве (Грузия). С 1901 его стали разводить на терр. Краснодарского кр., с 1912 — в Азербайджане. Выпускается в форме чёрного байхового, зелёного байхового, чёрного плиточного и зелёного плиточ ного и жёлтого (с 1977) чая.

ЧАЙОТ, мексиканский огурец (*Sechium*), род растений сем. тыквенных. Единств. вид — Ч. съедобный (*S. edule*), многолетняя трава с лазящим при помощи усиков стеблем длиной неск. м. Листья 5-лопастные. Цветки однополые, однодомные, желтовато-белые, тычиночные — в кистях, пестичные — одиночные. Плоды грушевидные, крупные (250—500 г, изредка до 1 кг), с очень крупным семенем, прорастающим внутри плода. Издавна возделывается в Мексике и Центр. Америке; в диком виде неизвестен. Выращивают также на юге США и во мн. тропич. и субтропич. странах. В пищу идут незрелые плоды и крахмалистые клубни, а также молодые побеги. Стебли — материал для плетёных изделий.

ЧАПАРА́ЛЬ (исп. chaparral, от chaparro — заросли кустарникового дуба), формация ксероморфных кустарников, распространённая на Ю.-З. Сев. Америки (Калифорния) и в Мексике. Наиб. типичные растения Ч.— аденостома, или чамиз (*Adenostoma fasciculatum*), часто образующая чистые заросли, а также виды кустарниковых дубов, толокнянки, сумаха и др. Ч. возникают на местах лесных пожаров, хотя обычно их рассматривают как стадию деградации дубовых вечнозелёных лесов. Аналогичны средиземноморскому *маквису*.

ЧАСТУ́ХА (*Alisma*), род многолетних трав сем. частуховых. Листья в прикорневой розетке. Цветки обоеполые, белые, в метельчатом соцветии. Плод — много орешек; распространяются водой и водо-



Частуха подорожниковая (верхняя и нижняя части растения): *а* — плод, *б* — цветок.

плавающими птицами. 10—11 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, в Австралии и отчасти в Юго-Вост. Азии, Вост. Африке и Центр. Америке; в СССР — 6 видов, по мелководьям, травяным болотам, канавам. Широко распространена Ч. подорожниковая (*A. plantago-aquatica*), к-рая цветёт всё лето, опыление короткохоботковыми насекомыми, иногда — факультативная клейстогамия. У подводной формы Ч. злаковидной (*A. graminea*) цветки всегда клейстогамные. Ч. служит кормом для ондатры и уток. Трава в свежем виде ядовита для скота. Ч. Валенберга (*A. wahlenbergii*), растущая по берегам Финского залива,— в Красной книге СССР.

ЧАСТУ́ХОВЫЕ, порядок (Alismatales) и семейство (Alismataceae) однодольных растений. Порядок Ч.— один из самых примитивных среди однодольных. Многолетние, редко однолетние, водные или болотные травы с укороченным корневищем и розеткой листьев. Цветки обоеполые, реже однополые или полигамные, обычно с двойным околоцветником, в кистевидном или метельчатом соцветии. Гинецей апокарпный. Опыляются насекомыми; известна клейстогамия. Плод — многолистовка или многоорешек; распространяются водой, животными. Семена с согнутым или прямым зародышем, без эндосперма. 3 сем.: сусаковые (Butomaceae), лимнохарисовые (Limnocharitaceae) и частуховые. Сем. Ч.— самое крупное в порядке. 13—14 родов, ок. 100 видов, по всему земному шару, но гл. обр. в Сев. полушарии. В СССР ок. 15 видов из 6 родов — частуха, стрелолист и др. Мн. виды — корм водоплавающих птиц, бобра, ондатры.

ЧА́ШЕЧКА (cályx), наружная часть двойного околоцветника, обычно зелёная. Может быть раздельнолистной, если чашелистики, образующие её, свободные, и сростнолистной, в к-рой различают трубку и зубцы. Осн. функция — защита др. частей цветка, в связи с чем Ч. очень рано развивается. Имеет листовое происхождение.

ЧЕГЛО́К (*Hypotriorchis subbuteo*), птица сем. соколиных. Дл. ок. 35 см. Распространён в Евразии и Сев.-Зап. Африке; в СССР — в лесной и лесостепной зонах, в горах Кавказа и Ср. Азии. Зимует на Ю. Азии н в Африке. Гнездится на деревьях, занимая старые гнёзда др. птиц. Добычу (насекомых и мелких птиц) ловит почти исключительно на лету, развивая скорость при пикировании до 150 км/ч. Ранее использовался как ловчая птица.

ЧЕГРА́ВА (*Hydroprogne caspia*), самая крупная птица подсем. крачек. Дл. до 54 см. Клюв красный, массивный, лапы чёрные. На голове подобие хохла. Распространена спорадично в Европе (кроме С.), Африке, Азии, Австралии, Нов. Зеландии и Сев. Америке; в СССР — на Балтийском, Чёрном, Азовском, Каспийском и Аральском морях и на озёрах Казахстана, Забайкалья и Юж. Приморья. Гнездится колониями, чаще отдельно от др. крачек и чаек.

ЧЕКАНО́ВСКИЕВЫЕ, лептостробовые (Czekanowskiales, Leptostrobales), порядок мезозойских голосеменных растений. Листья линейные или лентовидные, с параллельным жилкованием или единств. жилкой, иногда с повторным вильчатым делением (у рода *Czekanowskia*), располагались на укороченных побегах; долгое время их смешивали с листьями гинкговых. Мегастробилы представляли двустворчатые капсулы, сидевшие на оси по спирали, семязачатки прикреплялись внутри створки недалеко от дистального края. Микростробилы рыхлые, микроспорофиллы состоят из длинной ножки с сорусом спорангиев посередине и дистальным щитком. Распространены от верхнего триаса до мела, особенно характерны для Сибирской палеофлористич. области. Возможно, предками Ч. были пельтаспермовые.

ЧЕКА́НЫ, чеканчики (*Saxicola*), род дроздовых. Дл. 12,5—20 см. 10 видов, в Евразии и Африке. В СССР 4 вида: черноголовый Ч. (*S. torquata*), распространённый очень широко, луговой Ч. (*S. rubetra*), встречающийся к В. до Красноярска, чёрный Ч. (*S. caprata*) населяет лишь долины рек Ср. Азии, не проникая в горы, большой Ч. (*S. insignis*) известен только в Юж. Алтае (хр. Сайлюгем). Перелётные птицы. Обитают на лугах с высокой травой или кустами, на лесных болотах, вырубках или опушках леса, по берегам арыков. Гнёзда на земле под кустами, иногда в щелях строений. Насекомоядные. Большой Ч.— в Красной книге СССР.

ЧЕЛНОКЛЮ́ВОВЫЕ (Cochleariidae), семейство аистообразных. Единств. вид — челноклюв (*Cochlearius cochlearius*); иногда Ч. включают как род в сем. цаплевых. Дл. ок. 50 см. Клюв широкий, с крючком на конце, по форме напоминает перевёрнутый чёлн (отсюда назв.). Распространён в Америке (от Сев. Мексики до Сев. Аргентины). Активен ночью. Гнёзда на деревьях. Питается водными животными. В кладке 2—4 яйца.

ЧЕЛОВЕ́К, общественное существо, отличит. чертой к-рого является сознание, сформировавшееся на основе общественно-трудовой деятельности.

Ч. появился на Земле в итоге сложного и длит. процесса историко-эволюц. развития (см. *Антропогенез*). В зоол. системе вид человек разумный (*Homo sapiens*) относится к классу млекопитающих, отряду приматов, в к-рый он входит в составе сем. гоминид. С большинством приматов Ч. сближают такие их особенности, как относительно крупный головной мозг, пятипалая хватательная кисть с плоскими ногтями и противопоставляющимся большим пальцем и др. Из числа совр. приматов Ч. обнаруживает наибольшую близость (по данным сравнит. анатомии, физиологии, молекулярной биологии, иммуногенетики, патологии и др.) к африканским человекообразным обезьянам (горилле и особенно шимпанзе). Очень высока степень гомологии ДНК человека и шимпанзе — не менее 90% сходных генов. Однако в морфологич. отношении Ч. весьма отличается от человекообразных обезьян пропорциями конечностей (удлинение ног сравнительно с руками), S-образной формой позвоночника с отчётливыми шейным и поясничным изгибами, особым расположением и развитием нек-рых мышц и связок в связи с прямохождением, низкой расширенной формой таза, уплощением в переднезаднем направлении грудной клетки, сводчатой стопой с массивным и приведённым большим пальцем при нек-рой редукции остальных пальцев, наличием полного противопоставления большого пальца кисти, сильным развитием папиллярных узоров на пальцевых подушечках рук. Для Ч. характерны: абсолютно и относительно очень крупный головной мозг (в среднем по массе он в 3—4 раза превосходит мозг шимпанзе и горилл); прогрессивная дифференциация областей мозга, связанных, напр., с развитием членораздельной речи (лобная, нижнетеменная, височная доли); анатомич. особенности периферич. аппарата голосообразования (напр., наличие особого голосового мускула гортани); относит. увеличение мозгового отдела черепа и ослабление лицевого (в связи с прогрессивной редукцией челюстного аппарата и жевательной мускулатуры); редукция волосяного покрова и др. Линия эволюции Ч. характеризовалась прямохождением, постепенным совершенствованием руки как органа труда, усложнением мозга и прижизненно возникающих форм поведения.

При этом морфологич. эволюция гоминид носила неравномерный, «мозаичный» характер. Так, наиб. рано сформировался комплекс признаков, связанных с прямохождением (не позднее 3 млн. лет, а возможно, и значительно раньше), тогда как объём мозга у этих древнейших гоминид был сравнительно невелик (менее 800 см^3), а рука ещё во многом сохраняла обезьяньи черты. Вероятно, не было полного параллелизма и в темпах морфологич. и биохимич. эволюции. Согласно распространённой точке зрения, линия Ч. отделилась от общего с обезьянами ствола не ранее 10 и не позднее 6 млн. лет назад. Первые достоверные представители рода *Homo* появились ок. 2 млн. лет, а совр. Ч. *H. sapiens* — не позднее 40 тыс. лет назад. Древнейшие следы трудовой деятельности датируются 2,5—2,8 млн. лет (орудия из Эфиопии).

Все совр. люди принадлежат к одному виду, в пределах к-рого выделяется неск. осн. рас. Спецификой индивидуального развития человека является удлинение периода детства при выраженном скачке скорости роста в связи с половым созреванием. Соотношение длительности детства с продолжительностью жизни у Ч. 1 : 5 против 1 : 6 — 1 : 13 у др. приматов. Половой диморфизм Ч. проявляется в общих размерах тела, пропорциях (относительно бо́льшая ширина таза у женщин, плеч — у мужчин), в развитии осн. компонентов тела (лучшее развитие подкожного жироотложения у женщин, мускулатуры и скелета у мужчин, отличия в размерах жировых клеток, диаметре мускульных волокон). Наряду с этим наблюдаются различия в нек-рых физиолого-биохимич. характеристиках (мн. гормоны, гемоглобины, силовые мышечные характеристики и др.).

H. sapiens — широко, хотя и неравномерно расселённый по Земле (панойкуменный) вид, включающий многочисл. популяции, представители к-рых дают при смешении плодовитое потомство и обнаруживают значит. фенотипич. изменчивость, к-рая в определ. степени связана с морфофункц. адаптацией (наиб. отчётливые проявления последней наблюдаются в р-нах с экстремальными условиями среды — Арктика, экваториальные р-ны, высокогорья и др.). Биол. адаптация Ч. специфична, ибо состоит в сохранении не только его биологических, но и социальных функций и осуществляется при значительной (и всё возрастающей) роли социального фактора. Процесс эволюции гоминид сопровождался постепенным сужением действия естеств. отбора в силу возникновения и развития обществ. законов и создания новой, «искусственной» среды обитания. В ходе гоминизации происходило уменьшение плодовитости, удлинение периода детства, замедление полового созревания, возрастание длительности жизни одного поколения. Генотип Ч. обеспечивает возможность восприятия социальной программы, а полная реализация его биол. организации возможна лишь в условиях социальной среды. После появления Ч. совр. типа естеств. отбор прекратил свою видообразующую функцию; общественно-историч. развитие уже не определяется изменениями биол. свойств Ч. Но стабилизация физич. типа Ч. относительна: в пределах видового, «сапиентного» комплекса возможны разнонаправленные изменения морфофункц. характеристик, нередко принимающие форму «эпохальных сдвигов». Начиная с мезолита неоднократно происходили такие колебания в длине тела, массивности скелета, форме головы и др. Они могут выражаться и в изменениях темпов онтогенеза (см. *Акцелерация*). У совр. человека несомненно влияние на эти процессы как биологических, так и социальных факторов в их сложном взаимодействии. Вопрос о возможности направленного воздействия Ч. на свой генофонд весьма сложен и не может решаться однозначно, он представляет не только научно-техническую, но и, в первую очередь, социально-этич. проблему.

● Энгельс Ф., Анти-Дюринг, Соч., 2 изд., т. 20; Маркс К. и Энгельс Ф., Немецкая идеология, там же, т. 3; их же, Из ранних произведений, М., 1956, с. 563 — 567, 596, 601—02; Уильямс Р., Биохимическая индивидуальность, пер. с англ., М., 1960; Человек. Медико-биологические данные, М., 1977; Антропология 70-х годов, М., 1972; Тарасов К. Е., Черненко Е. К., Социальная детерминированность биологии человека, М., 1979; Биология человека, пер. с англ., 2 изд., М., 1979; Мажуга П. М., Хрисанфова Е. Н., Проблемы биологии человека, К., 1980; Алексеев В. П., Становление человечества, М., 1984; Пилбим Д., Происхождение гоминоидов и гоминид, «В мире науки», 1984, № 5; New interpretations of ape and human ancestry, N. Y., 1983; Lewin R., Human evolution, Oxf., 1984.

«ЧЕЛОВЕ́К И БИОСФЕ́РА» (англ. «The Man and the Biosphere», MAB), МАБ, межправительственная программа по координации фундаментальных исследований проблем управления естеств. ресурсами. Принята на 16-й сессии Генеральной конференции ЮНЕСКО как продолжение *Международной биологической программы*. К 1984 в программе участвовали ок. 90 стран, в т. ч. СССР. Осн. задача МАБ — осуществление в разл. р-нах мира комплексных многолетних исследований воздействия человека на процессы в биосфере, а также изучение влияния изменений этих процессов на самого человека. Программа включает 14 проектов, посвящённых изучению влияния многообразной деятельности человека (землепользование, инж.-технич. работы, использование энергии и др.) на осн. типы биомов Земли (леса, тундры, саванны, степи, пустыни и т. п.) и на окружающую среду в целом. В рамках этих проектов разрабатываются ок. 1000 «полевых проектов», в т. ч. изучение воздействия загрязнения воздуха на лесные экосистемы, наблюдения за изменениями разл. компонентов окружающей среды в местах действия новых ирригац. систем, исследования, связанные с многосторонней оценкой ресурсов, влиянием развития туризма в разл. горных системах. Большое внимание МАБ уделяет созданию биосферных заповедников. В СССР работы, связанные с МАБ (проводят св. 500 науч. учреждений), координирует Нац. комитет по участию в программе «Человек и биосфера».

ЧЕЛОВЕКООБРА́ЗНЫЕ ОБЕЗЬЯ́НЫ, гоминоиды, антропоиды (Hominoidea, Anthropomorphidae), надсемейство узконосых обезьян. Полагают, что у истоков развития Ч. о. был парапитек из олигоцена Египта. В миоцене многочисл. и разнообразные Ч. о. населяли Европу, Индию, Африку. 3 сем.: гиббоновые, понгиды, гоминиды. Ч. о. обладают множеством существ. признаков, отделяющих их от мартышкообразных и сближающих с человеком, напр. большой размер тела, отсутствие хвоста, защёчных мешков и седалищных мозолей, сходная форма ушной раковины. Крупный мозг с развитыми бороздами и извилинами, с большой, высокоразвитой лобной областью и увеличенными участками поверхности коры головного мозга (связаны с движениями кисти и языка, с органами зрения), ассоциативными полями. Зубы характеризуются человеческим строением жевательной поверхности ниж. моляров («узор дриопитека»). Черты сходства с человеком прослеживаются в строении внутр. органов (почек, лёгких и др.), в наличии аппендикса и пр. Группы крови (О, А, В и АВ) и её иммунные свойства (по реакции преципитации) тождественны человеческим. Много общего в обмене веществ и энергии, напр. с мочой выделяется не аллантоин, как у др. животных и низших обезьян, а мочевая к-та. По совокупности особенностей анатомич. строения и по ряду физиол. показателей наибольшее сходство с человеком обнаруживают понгиды, особенно шимпанзе и гориллы. Это подтверждается и данными мол. биологии. Напр., методом мол. гибридизации ДНК было установлено, что процент сходных генов у человека и шимпанзе достигает 91, а у человека и мартышкообразных — 66. Сходство в течении патологич. процессов и инфекц. заболеваний делает Ч. о. (особенно шимпанзе) наиб. полноценной моделью человеческого организма при биол. и мед. исследованиях. Только у Ч. о. удалось получить в эксперименте такие заболевания, как сифилис и проказа. Ч. о. близки к человеку также по продолжительности беременности, срокам полового созревания. По сложности поведения, по развитию ориентировочной деятельности Ч. о. намного превосходят остальных приматов. С др. человекоподобными приматами Ч. о. сближает значит. половой диморфизм в размерах тела, развитие горловых мешков и множество второстепенных анатомич. и морфологич. особенностей.

ЧЕЛОВЕКОПОДО́БНЫЕ ПРИМА́ТЫ, высшие приматы, антропоиды (Anthropoidea), обезьяны (Simia), подотряд приматов. Полагают, что Ч. п. произошли от примитивных долгопятовых из эоцена. У большинства Ч. п. передние и задние конечности почти равной длины, у нек-рых (напр., гиббонов) — передние значительно длиннее задних. Голова округлая, часто с удлинённым лицевым отделом. Глазницы обращены вперёд и полностью отделены от височной ямки костной перегородкой. Зубов 32—36. У нек-рых Ч. п. есть горловые мешки-резонаторы. 2 секции: широконосые обезьяны и узконосые обезьяны; 6 сем., 35 родов, ок. 150 видов. Размножаются круглый год, обычно рождают одного детёныша. 39 видов и 8 подвидов в Красной книге МСОП.

ЧЕ́ЛЮСТИ (maxilla, mandibula), твёрдые (скелетные) структуры, расположенные в области ротового отверстия и служащие для захвата и измельчения пищи. Челюстной аппарат включает скелетные и мышечные образования, связанные с этими функциями.

Ч. имеются у мн. беспозвоночных (нек-рые черви, моллюски, членистоногие, онихофоры, из иглокожих — морские ежи). Среди круглых червей Ч. имеет большинство свободноживущих форм и ряд паразитических. Основой Ч. у коловраток и кольчатых червей являются кутикулярные структуры. У онихофор и членистоногих роль Ч. выполняют наруж. придатки головы (иногда вторично заключаемые внутрь головной хитиновой капсулы). У ракообразных

и трахейнодышащих челюстной аппарат представлен *мандибулами* и *максиллами*. Среди паукообразных сложно устроенный челюстной аппарат (преобразованные 1 и 2 пары конечностей, *хелицеры* и *педипальпы*) имеют клещи. У моллюсков роль Ч. выполняет кутикулярный перетирающий аппарат, т. н. *радула*. Наиб. причудливый челюстной аппарат у морских ежей (см. *Аристотелев фонарь*).

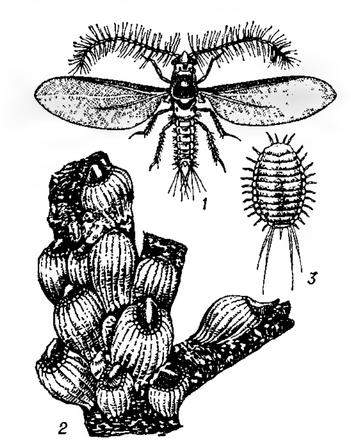
У бесчелюстных позвоночных (круглоротые) Ч. отсутствуют. У челюстноротых хрящевые или костные Ч. развились из 2-й висцеральной дуги, утратившей свои первонач. функции опоры и вентиляции жабр. У большинства позвоночных Ч. снабжены зубами, у нек-рых форм на Ч. нет зубов и на них развивается роговой покров (клюв). Первоначально челюстная дуга укреплялась на черепе только собств. верх. элементом (см. *Протостилия*). У рыб область челюстного сустава получила дополнительную опору посредством верх. элемента подъязычной дуги. Последующая эволюция челюстного аппарата позвоночных определялась усовершенствованием его работы при разных типах питания (см. *Амфистилия*, *Гиостилия*, *Аутостилия*, *Череп*). См. рис. при ст. *Череп*.

ЧЕЛЮСТНА́Я ДУГА́ (arcus mandibularis), вторая висцеральная дуга, преобразованная в челюсти; опорный элемент висцерального черепа у челюстноротых позвоночных. В процессе эволюции Ч. д. расчленяется на верхний, нёбноквадратный, и нижний, меккелев, хрящи. У костных рыб и наземных позвоночных Ч. д. в той или иной степени окостеневает с образованием квадратной кости, мета-, эпиптеригоида и сочленовной кости. Квадратная и сочленовная кости образуют первичный челюстной сустав, характерный для большинства челюстноротых. Кроме того, на Ч. д. развиваются покровные (накладные) кости. У большинства костных рыб (кроме двоякодышащих) и у наземных позвоночных предчелюстная и верхнечелюстная покровные кости выполняют функцию верх. челюсти, а нёбноквадратный хрящ служит основой для развития покровных костей нёба или редуцируется. Мускулатура Ч. д. иннервируется тройничным нервом.

ЧЕЛЮСТНОРО́ТЫЕ (Gnathostomata), группа позвоночных. Преобладающая на Земле группа животных, составляющая 99,8% всего числа видов типа хордовых. Включает 2 класса рыб (хрящевые и костные) и 4 класса наземных животных (земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие). Важнейшие черты этих животных: хватающий челюстной аппарат, развившийся из жаберных дуг, парные конечности в виде плавников, пятипалых конечностей (у обитателей суши) или крыльев. В скелете есть костная или хрящевая ткань; имеются парные ноздри; три полукружных канала во внутр. ухе.

ЧЕМЕРИ́ЦА (*Veratrum*), род растений сем. мелантиевых (Melanthiaceae) порядка лилейных. Многолетние, б. ч. крупные травы с коротким утолщенным корневищем. На верх. поверхности складчатых, широкоэллиптических листьев имеются многочисл. желобки, по к-рым дождевая вода стекает к корням. Цветки мелкие, от белых и желтовато-зелёных до тёмно-красных, обоеполые и тычиночные, обычно в густых метёлках. Плод — многолистовка. Семена крылатые, распространяются ветром. Живёт Ч. ок. 50 лет, зацветает обычно на 16—30-й год жизни. Ок. 25 видов, в умеренном и субтропич. поясах Евразии и Сев. Америки. В СССР — 9 видов, по лугам, преим. сырым и пойменным, кустарникам и горным склонам. Широко распространены Ч. Лобеля (*V. lobelianum*) и Ч. чёрная (*V. nigrum*). Все части растения (но преимущественно корневища и корни) содержат ядовитые алкалоиды. Наиб. ядовитые (особенно молодые) — Ч. Лобеля и Ч. белая (*V. album*) — вызывают тяжёлые отравления у человека и домашних животных. Используются в медицине и ветеринарии.

ЧЕРВЕЦЫ́, группа семейств насекомых подотр. кокцидовых. У большинства Ч. [гигантские, или карминоносные (Margarodidae), войлочники (Eriococcidae), мучнистые червецы] покров восковой. У тропич. лаковых Ч. (Lacciferidae) покровы образованы застывающими на воздухе



Австралийский желобчатый червец (*Icerya purchasi*): *1* — самец; *2* — самки на ветвях мандарина; *3* — личинка.

лаковыми выделениями. Св. 1600 видов, преим. в тропиках и субтропиках; в СССР — св. 150 видов. Многие Ч. дают 2, иногда до 4 поколений в год. Личинки 1-го возраста (бродяжки) передвигаются по растениям, могут переноситься ветром. Многие Ч.— вредители плодовых, декор. и оранжерейных растений, нек-рые полезны, напр. кошениль. 5 видов рода *Porphyrophora* сем. гигантских Ч.— в Красной книге СССР.

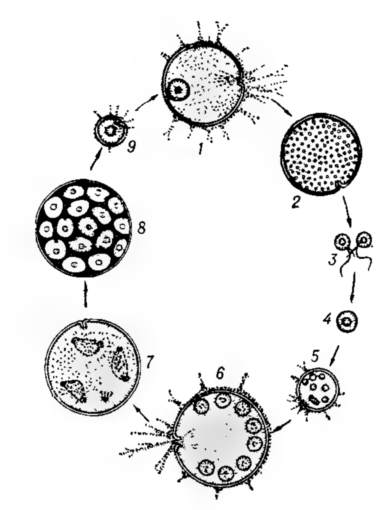
ЧЕ́РВИ (Vermes), сборная группа беспозвоночных, объединяющая низших двусторонне-симметричных животных (Bilateria) с вытянутым телом, к-рой ранее придавался ранг типа. Совр. исследователи делят Ч. на самостоят. типы: плоские Ч., немертины, первичнополостные Ч., скребни, кольчатые Ч. Первые три типа относятся к группе низших Ч., или сколецид.

ЧЕРВЯ́ГИ (Caeciliidae), семейство отр. безногих земноводных. Дл. до 120 см. Благодаря кольцевым складкам на поверхности кожи похожи на крупных дождевых червей (отсюда назв.). Окраска тела чёрная с белёсыми бороздками между кольцами или оливково-коричневая. Для одних Ч. характерны чещуйки в коже, скрытые под ней глаза (род настоящих Ч.— *Caeciliia*), у других чещуек нет, глаза просвечивают через кожу (род кольчатых Ч.— *Siphonops*). 25 родов, 96 видов, в тропиках Азии, Африки, Центр. и Юж. Америки. Большинство Ч. (кроме неск. видов, живущих в воде) обитают во влажной почве, нек-рые — в муравейниках и термитниках. Питаются червями и др. беспозвоночными. Большинство Ч. откладывают яйца (5—30) в слизистых шнурах в подземные норы. Многие Ч. охраняют кладку, а иногда и личинок, обвиваясь вокруг них. Из яиц вылупляются развитые личинки, к-рые здесь же превращаются во взрослое животное. Водные Ч. живородящие. См. рис. 1, 2 в табл. 41.

ЧЕРЕДА́ (*Bidens*), род преим. травянистых растений сем. сложноцветных. Цветки в корзинке только обоеполые, трубчатые, редко имеются краевые ложноязычковые цветки — обычно бесплодные, реже пестичные. Св. 200 видов, почти по всему земному шару, но преим. в Америке. В СССР — 8 видов, все однолетники, растут гл. обр. по сырым местам, реже как сорные в садах, огородах и т. д. После созревания семянки разносятся водой, животными и человеком. Ч. трёхраздельная (*B. tripartita*) используется как лекарств. растение. Род Ч. близок к родам космос (*Cosmos*) и кореопсис (*Coreopsis*), от к-рых не всегда легко отчленяется.

ЧЕРЕДОВА́НИЕ ПОКОЛЕ́НИЙ, закономерная смена в жизненном цикле организмов генераций (поколений, бионтов), различающихся способом размножения.

У **животных** различают первичное и вторичное Ч. п. Первичным Ч. п., свойственным мн. простейшим, считают смену половой генерации поколением, размножающимся неполовыми клетками (агаметами). Так, у фораминифер чередующиеся поколения представлены половыми и бесполыми особями — гамонтами и агамонтами. Редукционное деление (мейоз) происходит перед образованием агамет, поэтому половое поколение гаплоидно, так же как и гаметы, тогда как зигота и агамонты диплоидны. У солнечников, нек-рых жгутиконосцев мейоз связан с образованием гамет, к-рые являются единств. гаплоидной стадией жизненного цикла. Такие же отношения свойственны всем многоклеточным животным. Вторичное Ч. п. встречается у животных в двух формах. Чередование нормального полового процесса с *партеногенезом* наз. гетерогонией, а чередование



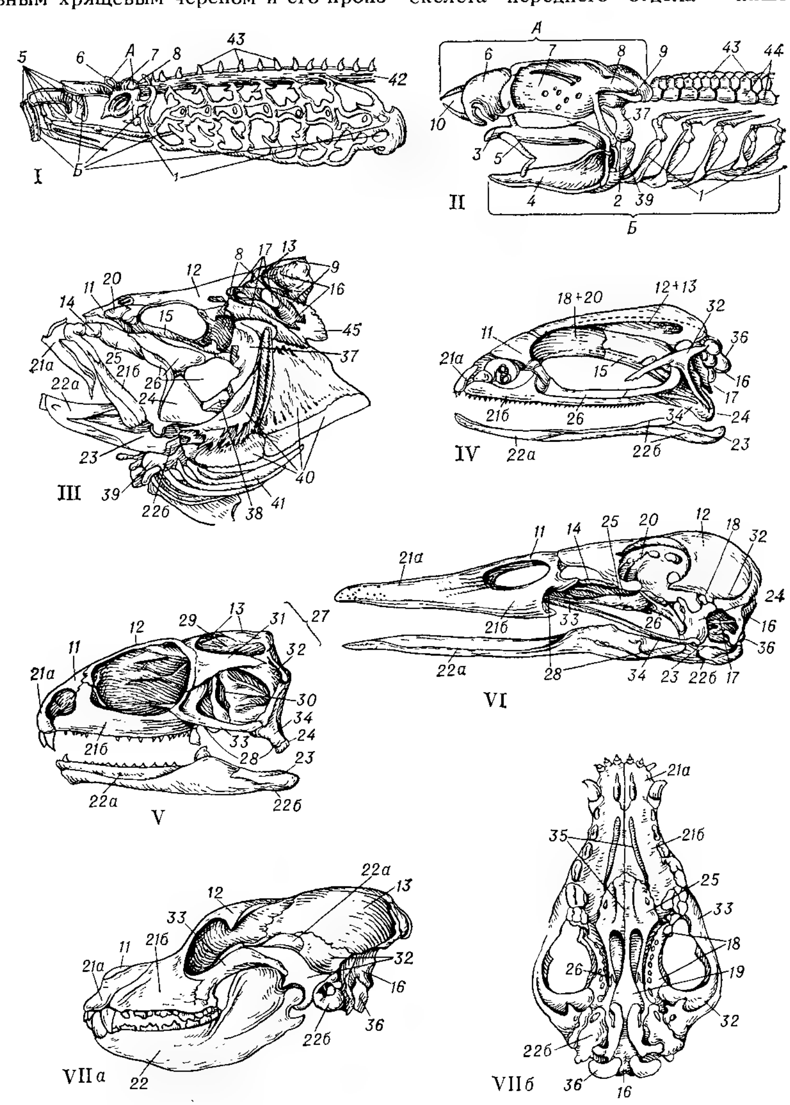
Цикл развития фораминиферы *Myxotheca arenilega*: *1* — одноядерный гамонт; *2* — гамонт после образования ядер гамет; *3* — копуляция гамет; *4* — зигота; *5* — молодой агамонт; *6* — растущий агамонт; *7* — мейоз; *8* — образование агамет (шизогония); *9* — молодая агамета (будущий гамонт).

полового размножения с бесполым — метагенезом. Гетерогония характерна для трематод, нек-рых круглых червей и коловраток, ряда членистоногих и др. Метагенез характерен для оболочников и кишечнополостных, у к-рых половое поколение представлено одиночными свободноплавающими медузами, а бесполое — сидячими полипами.

У растений различают гаплоидное поколение — половое, или гаметофит, и диплоидное — бесполое, или спорофит. Половые органы, образующие гаметы, развиваются на гаметофите, при этом он может быть обоеполым (сфагнум, равноспоровые папоротники, плауны) или раздельнополым (нек-рые бурые водоросли, разноспоровые папоротники, плауны и все высшие растения). На спорофите развиваются органы бесполого размножения (спорангии, зооспорангии), образующие в результате мейоза гаплоидные споры, прорастающие затем в новые половые поколения. Гаметофит и спорофит одинаковы морфологически и по продолжительности жизни (изоморфное Ч. п.) или резко различны (гетероморфное Ч. п.). Для высших растений характерно только гетероморфное Ч. п. У водорослей встречаются обе формы. При изоморфной смене поколений каждое из них представлено самостоятельно живущей особью (нек-рые зелёные, бурые и мн. красные водоросли), так что в жизненном цикле существуют два (при обоеполом гаметофите) или три (при раздельнополом гаметофите) независимых и одинаковых растения. При гетероморфной смене поколений оба развиваются либо независимо друг от друга (ламинария, равноспоровые папоротники, плауны, хвощи), либо одно из поколений, будучи лишённым самостоятельного развития, существует за счёт другого (мхи и все семенные растения), но преобладает всегда одно из поколений — либо гаметофит, либо спорофит. У высших растений к гаметофитной линии эволюции (с преобладанием в цикле развития гаметофита) относятся только моховидные, у к-рых спорофит, наз. спорогоном, развивается в виде коробочки со спорами на самом зелёном растении, являющемся гаметофитом. К спорофитной линии эволюции (с преобладанием в цикле развития спорофита) относятся все остальные высшие растения. При этом спорофит — листостебельное растение, на к-ром развиваются спорангии, а гаметофит (заросток) развит слабее, недолговечен и представлен обоеполым талломом, живущим самостоятельно (все равноспоровые папоротники, плауны, хвощи), либо микроскопич. образованиями, развивающимися частично или полностью на спорофите и за счёт него (разноспоровые папоротники и плауны, голосеменные, цветковые). См. также *Спорофит*, *Гаметофит*.

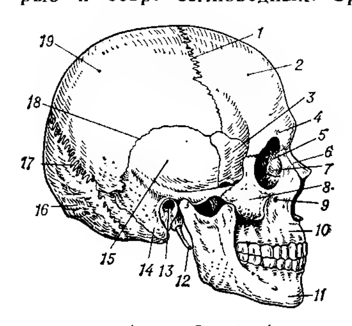
ЧЕРЁМУХА (*Padus*), род невысоких деревьев, редко кустарников сем. розовых. Цветки белые, в кисти. Плод — сочная чёрная костянка. Ок. 15 видов (по др. данным, 27), в Евразии и Сев. Америке. В СССР 4—5 видов, в Европ. части, на Кавказе, в Ср. Азии, Юж. Сибири, на Д. Востоке; 4 вида — в культуре. Ч. обыкновенная (*P. avium*) обычна в лесах на хорошо увлажнённых участках, по берегам рек и в поймах. Опыляется пчёлами и цветочными мухами; размножается семенами и корневыми отпрысками, возобновляется пнёвой порослью. Семена разносятся птицами; плоды используют в пищу и как лекарств. средство. Медонос. Выращивают как плодовое (в Китае) и декор. растение. Плоды вяжущие, съедобные. Ч. Маака (*P. maakii*) используют при получении церападуса — гибрида с вишней кустарниковой. Иногда Ч. включают в род слива.

ЧЕРЕП (cranium), скелет головы позвоночных, а также хрящевая капсула, защищающая мозг у головоногих моллюсков. У позвоночных образован хрящом и (или) костью. Подразделяется на эндокраниум, представленный эмбриональным хрящевым черепом и его производными в скелете взрослых животных, и дерматокраниум, представленный накладными костями кожного происхождения. Изменения Ч. в ходе эволюции обусловлены прогрессивным развитием головного мозга и органов чувств, заменой жаберного дыхания лёгочным и сменой способов питания при выходе из водной среды на сушу. Эндокраниум состоит из мозгового Ч., к-рый развивается как переднее продолжение осевого скелета туловища, разрастающегося вокруг головного мозга, органов обоняния и слуха, и висцерального Ч. — скелета переднего отдела кишечника



Череп позвоночных: I — круглоротое (минога); II — хрящевая рыба (акула); III — костистая рыба (окунь); IV — земноводное (лягушка); V — пресмыкающееся (гаттерия); VI — птица (утка); VII — млекопитающее (собака, *а* — вид сбоку, *б* — вид снизу); *А* — осевой череп; *Б* — висцеральный череп; *1* — жаберные дуги; *2* — подъязычная дуга; *3* — первичная верхняя челюсть; *4* — первичная нижняя челюсть; *5* — губные хрящи; *6* — обонятельный отдел; *7* — глазничный отдел; *8* — слуховой отдел; *9* — затылочный отдел; *10* — ростральный отдел; *11* — носовые кости; *12* — лобные кости; *13* — теменные кости; *14* — сошник; *15* — покровные клиновидные кости; *16* — затылочные кости; *17* — ушные кости; *18* — кости глазничной области; *19* — основная клиновидная кость; *20* — решётчатые кости; *21* — вторичная верхняя челюстная кость (*21а* — предчелюстная кость, *21б* — верхнечелюстная кость); *22, 22а* — зубная кость вторичной нижней челюсти, *22б* — угловая кость (на рис. VII — барабанная кость); *23* — сочленовная кость; *24* — квадратная кость; *25* — нёбные кости; *26* — крыловидные кости; *27* — верхняя височная (скуловая) дуга; *28* — нижняя височная (скуловая) дуга; *29* — верхняя височная яма; *30* — боковая височная яма; *31* — заглазничная кость; *32* — чешуйчатая кость; *33* — скуловая кость; *34* — квадратно-скуловая кость; *35* — твёрдое нёбо; *36* — затылочный мыщелок; *37* — подвесок; *38* — соединительная кость; *39* — гиоид; *40* — жаберная крышка; *41* — лучи жаберной перепонки; *42* — хорда; *43* — верхние дуги позвонков; *44* — тела позвонков; *45* — кость плечевого пояса.

(глотки). В дерматокраниуме различают кости крыши и основания Ч., нёбно-квадратного комплекса, ниж. челюсти, жаберной крышки и жаберной перепонки рыб и немногочисл. накладные окостенения подъязычной и жаберных дуг. Самые древние позвоночные (бесчелюстные) имели хрящевой или частично окостеневающий эндокраниум и хорошо развитый дерматокраниум. У совр. круглоротых и хрящевых рыб костей в скелете нет, отсутствие накладных окостенений у них, по-видимому, явление вторичное. Эндокраниум неполно окостеневает у мн. костных рыб и совр. земноводных. Среди



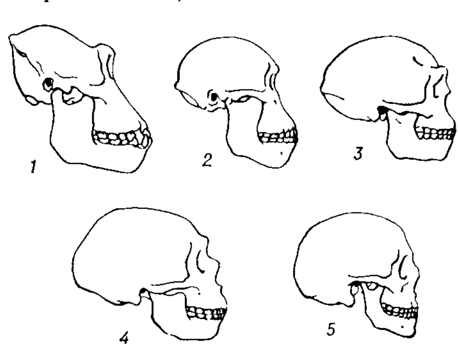
Череп человека (вид сбоку): *1* — венечный шов; *2* — лобная кость; *3* — большое крыло основной кости; *4* — надглазничное отверстие; *5* — глазница; *6* — носовые кости; *7* — слёзная кость; *8* — скуловая кость; *9* — подглазничное отверстие; *10* — верхнечелюстная кость; *11* — нижняя челюсть; *12* — шиловидный отросток височной кости; *13* — наружное слуховое отверстие; *14* — сосцевидный отросток височной кости; *15* — височная кость; *16* — затылочная кость; *17* — ламбдовидный шов; *18* — чешуйчатый шов; *19* — теменная кость.

совр. позвоночных наиб. примитивно построен Ч. у круглоротых. В зависимости от способа причленения первых висцеральных дуг к мозговому Ч. различают *амфистилию*, *гиостилию*, *аутостилию*. У хрящевых рыб мозговой Ч. массивный, хорошо сформированный, обычно сильно развит его предноздревой отдел — рострум. Функцию челюстей выполняет передняя висцеральная дуга, за ней следует подъязычная дуга — подвесок, соединяющий челюстную дугу с мозговой коробкой. Остальные висцеральные дуги у рыб превращены в жаберные. У костных рыб мозговой Ч. и челюстная дуга покрыты накладными костями. У наземных позвоночных нёбноквадратный хрящ срастается с мозговым Ч., его передняя часть обычно редуцируется, верхний отдел подъязычной дуги превращён в слуховую косточку, жаберные дуги вместе с нижним отделом подъязычной дуги преобразуются в подъязычный аппарат, жаберная крышка исчезает, крыша мозгового черепа в той или иной степени образована накладными костями. У совр. земноводных накладные окостенения височной и щёчной области сильно редуцируются. Для пресмыкающихся характерно развитие височных окон и височных дуг, у крокодилов хорошо развито вторичное костное нёбо. У птиц и млекопитающих резко увеличивается объём черепной полости, что связано с увеличением размеров головного мозга. У птиц кости Ч. тонкие, целостная черепная коробка образуется путём их слияния. Для них характерно также наличие беззубых челюстей, образующих клюв. У нек-рых птиц имеется твёрдое нёбо, особенности строения к-рого являются важным систематич. признаком. Для Ч. мн. млекопитающих характерно образование (путём слияния) комплексных костей (напр., затылочной, височной). Задние кости челюстной дуги превращены в дополнительные слуховые косточки. В связи с этим формируется новый челюстной сустав. Подъязычная и жаберные дуги представлены подъязычным аппаратом и хрящами гортани. См. также *Кинетический череп*, *Платибазальный череп*, *Стегальный череп*.

Ч. человека состоит из 23 костей. Все они, кроме нижнечелюстной и подъязычной, прочно соединены швами. Объём мозгового Ч.— ок. 1500 см³. Верхняя его часть образует крышу, а нижняя — основание Ч. Изнутри в основании имеются 3 парных углубления (передняя, средняя и задняя ямки), где расположены (соответственно) лобные и височные доли и мозжечок. Через многочисл. каналы и отверстия основания проходят нервы и кровеносные сосуды, а через большое затылочное отверстие полость Ч. сообщается со спинномозговым каналом. Лицевой Ч. составляет костный скелет верх. отделов органов дыхания (нос) и пищеварения (рот, глотка), в нём расположены органы слуха, зрения, обонятельная часть носа. Совокупность костей лицевого Ч. предопределяет форму лица. Ср. окружность Ч. человека 52—64 см, дл. 15—18 см, шир. 12—15 см.

В процессе роста форма Ч. претерпевает изменения. При рождении кости развиты не полностью, а между ними имеются соединительные перепонки. В раннем детстве мозговой Ч. имеет значительно больший объём по сравнению с лицевым. С возрастом эти различия сглаживаются, происходит постепенное окостенение швов. В старческом возрасте отмечается уменьшение размеров ниж. части лица (при атрофии ниж. челюсти).

Изучение вариаций размеров и формы Ч. и составляющих его костей имеет большое значение в антропологии. При антропологич. исследованиях определяют нормальную половую и возрастную изменчивость Ч. в разл. группах совр. населения, связи этой изменчивости



Контур черепа (вид сбоку): *1* — горилла; *2* — австралопитек; *3* — питекантроп; *4* — неандерталец из Ла-Шапель-о-Сен; *5* — современный человек.

с типами телосложения, гормональным состоянием, социальными и природными условиями жизни, наследственностью и т. п. У мужчин Ч. неск. больше, его кости массивные, сильнее развит костный рельеф (надбровье, линии прикрепления мышц на височной и затылочной костях, на ниж. челюсти). С возрастом меняются соотношения мозгового и лицевого отделов, зарастают швы, происходит смена зубов и т. п. В процессе антропогенеза Ч. постепенно как бы утрачивает «обезьяньи» черты и приобретает строение, свойственное совр. человеку: мозговой отдел начинает преобладать над лицевым, повышается черепная крыша, её лобный отдел становится шире и выше, что обусловлено увеличением лобной и теменно-височной областей мозга; сильно развитые у ископаемых людей надглазничные валики ослабевают и превращаются в надбровные дуги; исчезает продольный гребень Ч.; затылок становится округлым и утрачивает выраженные у древних людей валик и др. разрастания костей, служившие местом прикрепления мощных шейных мышц; уменьшается выступление вперёд лицевого отдела Ч., развивается подбородочный выступ на ниж. челюсти. Особенности строения Ч. используются в расоведении и этнографии.

● Сперанский В. С., Зайченко А. И., Форма и конструкция черепа, М., 1980.

ЧЕРЕПА́ХИ (Testudines, или Chelonia), отряд пресмыкающихся. Известны с триаса, произошли от котилозавров. Характерная особенность строения Ч.— костно-роговой или костно-кожистый одевающий всё тело панцирь, состоящий из спинного (карапакс) и брюшного (пластрон) щитов. У многих Ч. под панцирь могут втягиваться голова, хвост и конечности. Такая защита позволила Ч. сохраниться с древнейших геол. времён почти без изменений. Дл. панциря от 12 см до 2 м. Череп панцирного типа — псевдостегальный (у совр. мор. видов) или с ложной височной дугой — псевдоапсидный (у остальных Ч.). Зрение и обоняние развиты хорошо, слух слабее. Челюсти не имеют зубов, покрыты роговыми пластинками в виде клюва. Шейный и хвостовой отделы позвоночника подвижны, остальные прирастают к карапаксу. Развитие панциря вызвало перемещение поясов конечностей под рёбра (исключительный случай у позвоночных). Ок. 250 современных видов, объединяемых в 2 (иногда 5) подотряда: скрытошейные Ч. (Cryptodira), включающие 8 сем.: каймановые Ч., пресноводные Ч., сухопутные Ч., морские Ч., кожистые Ч. (Dermochelidae), мягкотелые Ч. и др., бокошейные Ч. (Pleurodira), объединяющие 2 сем.— пеломедузовые Ч. и змеиношейные Ч. Экологически Ч. подразделяют на морских и наземных (сухопутные и пресноводные). Наземные Ч. распространены на всех материках (кроме Антарктиды) и на мн. о-вах, мор. виды — в тропич. и субтропич. зонах и реже в бореальных р-нах мирового океана. Ч. обитают в жарких пустынях, тропич. лесах, на горных склонах, в озёрах, реках, болотах, на культурных землях и мор. побережьях, в океанах. В СССР — 7 видов. Большинство Ч. ведёт полуводный образ жизни. В холодное и засушливое время года могут впадать в зимнюю и летнюю спячки. Сухопутные Ч. в основном, а морские преимущественно — растительноядные; пресноводные Ч. обычно плотоядные: потребляют рыбу, земноводных, беспозвоночных. Неск. месяцев могут обходиться без пищи. Спариваются обычно на суше, где и откладывают яйца (от одного до неск. сотен). У нек-рых видов до 3 и более кладок в год. Шаровидные или эллиптич. яйца покрыты у большинства сухопутных Ч. известковой скорлупой, а у мор. и нек-рых пресноводных — ко-

жистой оболочкой. Инкубационный период у большинства видов 2—3 мес (у слоновой Ч. 6—7 мес). Половозрелость не ранее 2—3 лет. Рост у Ч. неограниченный, у половозрелых особей замедляется. Продолжительность жизни — неск. десятков (иногда до 150 лет). Отд. виды Ч.— объект промысла; используются мясо, жир, яйца, иногда роговые щитки. Существуют фермы для разведения и откармливания Ч. Численность Ч. сокращается; 38 видов и подвидов в Красной книге МСОП, 2 вида в Красной книге СССР. См. табл. 44.

ЧЕРЕПНОМОЗГОВЫ́Е НЕ́РВЫ, черепные нервы (nervi craniales), парные нервы, отходящие от передней (нижней) поверхности ствола головного мозга последовательно спереди назад через особые отверстия черепа; иннервируют преимущественно органы и ткани головы и шеи, а также грудной и брюшной полостей. У миксин — 7, у миног, рыб и земноводных — 10, у пресмыкающихся — 11, у птиц и млекопитающих (в т. ч. у человека) — 12 пар. Ч. н. I и II пары — обонятельный и зрительный нервы, в отличие от др. Ч. н.,— производные (выросты) мозга, служат проводящими путями обонятельной и зрительной систем. III, IV и VI пары — глазодвигательный, блоковый и отводящий нервы — иннервируют мышцы глаза, а также мышцы ресничного тела и радужной оболочки у млекопитающих (глазодвигательный) и мышцы мигательной перепонки у пресмыкающихся и птиц (отводящий). С областью челюстной дуги связана V пара — тройничный нерв — иннервирует тремя гл. ветвями кожу головы (кроме затылочной области), твёрдую мозговую оболочку, зубы, слизистую оболочку рта, жеват. мышцы, большие слюнные железы; VII пара — лицевой нерв — иннервирует у рыб органы боковой линии и мускулатуру подъязычной дуги, у наземных позвоночных — поверхностную мускулатуру шеи, мышцу, опускающую ниж. челюсть, у приматов — мимич. мускулатуру; содержит также секреторные волокна к слёзной и слюнным железам, чувствительные (вкусовые) — к слизистой оболочке языка. От этого нерва в процессе развития обособляется VIII пара — слуховой нерв, связывающий органы слуха, равновесия и гравитации с головным мозгом; IX пара — языкоглоточный нерв — иннервирует слизистую оболочку глотки и мышцы первой жаберной дуги, а у наземных позвоночных — глотку, её мышцы, околоушную железу, вкусовые почки языка; X пара — блуждающий нерв — разделяется на ряд ветвей, к-рые иннервируют мышцы жаберных дуг, плавательный пузырь, органы боковой линии, лёгкие, сердце, кишечник, регулирует их функции. Из задних корешков блуждающего нерва у млекопитающих обособляется XI пара — добавочный нерв — иннервирует мышцы плечевого пояса. В результате слияния ветвей спинномозговых нервов образуется XII пара — подъязычный нерв — иннервирует мышцы языка и подъязычный аппарат. Из всех Ч. н. четыре пары — смешанные (V, VII, IX, X), содержат двигательные и чувствительные волокна, три пары (I, II, VIII) — чувствительные, пять пар (III, IV, VI, XI, XII) — двигательные; нек-рые Ч. н. (III, VII, IX и X) включают волокна парасимпатич. нервной системы. Ч. н., как и *спинномозговые нервы*, относят к *периферической нервной системе*.

ЧЕРЕ́ШНЯ (*Cerasus avium*), дерево из рода вишня. Выс. 25—30 м. Произрастает в Зап. Азии, Зап. Европе, в СССР — на Кавказе, Украине, в Молдавии. Возделывается в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария ради рано созревающих плодов — сочных костянок. Долголетнее (живёт 100 и более, в культуре — до 50 лет), перекрёстноопыляемое растение, имеет много сортов.

ЧЕРЕШО́К листа (petiolus), узкая стеблевидная часть листа между листовой пластинкой и узлом побега. В сечении округлый, полукруглый или сплюснутый. Длина Ч. сильно варьирует (в 2—3 раза длиннее пластинки листа, напр. у осины, клёна остролистного; очень короткие, напр. у берёзы белой, видов ивы). Если Ч. отсутствует, лист наз. сидячим (у многих однодольных, напр. злаков, осок; из двудольных — у многих гвоздичных, сложноцветных). Вследствие неравномерного роста может менять положение листовой пластинки (при изменении освещённости, влажности и т. д.; см. *Тропизмы*, *Настии*). У нек-рых акаций Ч. видоизменён в филлокладий. Ч. имеет важное диагностич. значение в систематике. См. рис. при ст. *Лист*.

ЧЁРНАЯ КОСА́ТКА, малая косатка (*Pseudorca crassidens*), морское млекопитающее подсем. дельфинов. Единств. вид рода. Дл. до 5,7 м. Окраска чёрная. Голова маленькая, спереди тупая. Грудные плавники узкие, заострённые, короткие ($^1/_{10}$ длины тела). Зубов по 16—22 вверху и внизу. Распространена широко в тёплых и умеренных поясах Мирового ок., в водах СССР — близ Курильских о-вов. Питается головоногими моллюсками и рыбой. Нередко большими стадами (до неск. сотен голов) обсыхает на берегу. Содержат в океанариумах. В Красной книге СССР. См. рис. 17 в табл. 39.

ЧЁРНЕТИ, название нек-рых видов (иногда всех) нырковых уток рода *Aythya*. Хохлатая Ч. (*A. fuligula*), морская Ч. (*A. marila*), красноголовая, или рыжеголовая, Ч. (*A. ferina*) и др. См. рис. 7 при ст. *Утиные*.

ЧЕРНИ́КА (*Vaccinium myrtillus*), растение сем. вересковых. Кустарничек выс. 15—40 см с остроgranистыми веточками. Листья эллиптические, по краю мелкопильчато-зубчатые, на зиму опадающие. Цветки одиночные, кувшинчато-шаровидные, зеленовато-розоватые, поникающие. Плод — ягода, чёрная, с сизым налётом и красноватой мякотью. Растёт в Евразии и Сев. Америке в хвойных и смешанных заболоченных лесах, характеризуя особые типы леса — черничники. В СССР обычна в тайге, тундре и альпийском поясе гор. Размножается гл. обр. с помощью корневищ; имеет микоризу. Ягоды Ч. употребляют в пищу, служат кормом для сев. оленей и птиц и как лекарств. средство. Медонос.

ЧЕРНИ́ЛЬНЫЙ МЕШО́К, чернильная железа, защитный орган большинства головоногих моллюсков. Состоит из складчатой железистой части, старые клетки к-рой, разрушаясь, секретируют чёрный пигмент меланин, и резервуара, где скапливается секрет. При опасности секрет выбрасывается через анальное отверстие наружу и создаёт в воде густое чёрное облако, в к-ром животное легко скрывается. Из содержимого Ч. м. изготовляют акварельную краску сепию, или китайскую тушь.

ЧЁРНОЕ ДЕ́РЕВО, нек-рые виды деревьев, гл. обр. тропические, чаще всего сем. эбеновых, а также акация чернодревесная (*Acacia melanoxylon*) и дальбергия чернодревесная (*Dalbergia melanoxylon*) сем. бобовых и нек-рые др. Ч. д. наз. также твёрдую древесину этих деревьев, имеющую чёрную окраску с разными оттенками. Хорошо полируется. Используется как дорогой отделочный материал. Ч. д. часто наз. древесину деревьев умеренной зоны, имеющую естеств. чёрную окраску или получающую её при обработке дубильными веществами и солями железа (искусств. Ч. д.). Чёрный цвет приобретает также древесина нек-рых деревьев после длит. пребывания в воде (морёный дуб).

ЧЕРНОКО́РЕНЬ (*Cynoglossum*), род одно-, дву- и многолетних трав сем. бурачниковых. Орешковидные части плода (эремы) усажены цепкими шипиками, благодаря чему они разносятся животными. Корни и семена содержат ядовитые алкалоиды. Ок. 60 видов, в умеренных и субтропич. поясах и в горах тропиков, гл. обр. на сухих местообитаниях. В СССР — 9 видов. Ч. лекарственный (*C. officinale*) в прошлом широко использовался как народное лекарств. средство; сок и корни пригодны как инсектицид и для борьбы с грызунами. Ч. приятный (*C. amabile*) разводят как декоративный. См. рис. 3 при ст. *Бурачниковые*.

ЧЕРНОТА́Л, чернолоз, ива пятитычинковая (*Salix pentandra*), дерево (выс. до 16 м) или кустарник из рода ива. Ветви тёмно-серые. Листья тёмно-зелёные, яйцевидно-продолговатые. Цветёт и плодоносит позднее др. видов. Распространена в Евразии, в СССР почти повсеместно на болотах, влажных лугах, в сырых лесах и кустарниках.

ЧЕРНОТЕ́ЛКИ (Tenebrionidae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. 2—50 мм. Тело преим. чёрное, иногда с ярко-металлич. отливом или с оранжевыми пятнами. Задние крылья часто отсутствуют, а надкрылья срастаются. Большинство видов выделяет вещества с резким неприятным запахом. Личинка (ложнопроволочник) удлинённая, цилиндрическая, твёрдая, часто с шипами на вершине брюшка, неск. напоминает личинок щелкунов — проволочников. Св. 15 тыс. видов, распространены широко, но преобладают в аридных р-нах, особенно в пустынях; в СССР — св. 1000 видов. Жуки и личинки обычно питаются растит. остатками, нек-рые — тканями живых растений. Ряд видов может повреждать пищ. запасы. Выделяют 2 осн. экологич. группы Ч.— лесные, связанные с гнилой древесиной и древесными грибами, и пустынно-степные ксерофилы, связанные с почвой. Известны многоядные Ч., повреждающие полевые и огородные культуры, реже лесные породы (преимущественно личинки), напр. лесная Ч. (*Upis ceramboides*), дл. 15—19 мм, в гнилой древесине берёз; полевые культуры повреждает песчаный медляк (*Opatrum sabulosum*), дл. 7—10 мм, зерновые продукты — мучные хрущаки. См. рис. 2, 6, 11 в табл. 29.

● Медведев Г. С., Жуки-чернотелки (Tenebrionidae), подсем. Opatrinae, Л., 1968 (Фауна СССР. Жесткокрылые, т. 19, в. 2. Нов. сер., № 97).

ЧЁРНЫЙ АМУ́Р (*Mylopharyngodon piceus*), пресноводная рыба сем. карповых. Единств. вид рода. Дл. до 120 см, масса до 30 кг. Тело удлинённое, чешуя крупная. Окраска почти чёрная. Обитает в реках Вост. Азии, в СССР — в басс. р. Амур (немногочислен). Половая зре-

лость в 7—9 лет. Нерест в июне — июле, во время паводка. Плодовитость ок. 1 млн. икринок. Икра пелагическая. Взрослые рыбы питаются гл. обр. брюхоногими моллюсками. Объект прудового рыбоводства в Китае и в юж. р-нах СССР.

ЧЁРНЫЙ ДРОЗД (*Turdus merula*), птица рода дроздов. Длина в среднем 28 см. Оперение у самцов чёрное, у самок — тёмно-бурое, клюв жёлтый. Распространён в Евразии и Сев.-Зап. Африке; в СССР — на В. до Юж. Урала, на Кавказе и в горах Ср. Азии. Обитает в листв. и смешанных лесах, садах, парках. Гнёзда преимущественно на земле (у корней деревьев), а также на высоких пнях, в зарослях хмеля и др. В кладке 4—7 яиц. Пение звучное и мелодичное. См. рис. 5 при ст. *Дрозды*.

ЧЁРНЫЙ ДЯТЕЛ, желна (*Dryocopus martius*), птица сем. дятловых. Самый крупный дятел фауны СССР — дл. до 50 см. Оперение чёрное; у самца верх головы красный, у самки только затылок. Распространён в лесной зоне Евразии и горах Китая. Гнездится в высокоствольных лесах. В кладке 3—6 яиц. Гнездовые дупла Ч. д. используют мн. птицы-дуплогнездники. См. рис. 5 при ст. *Дятловые*.

ЧЕСНОК (*Allium sativum*), многолетнее растение рода лук. Родина — Юж. Азия. В культуре распространён широко, в СССР — почти повсеместно. Сорта различаются окраской, числом (2—50) и величиной мелких луковиц, т. н. зубков. Размножается подземными и возд. луковицами. Ценное пищ. растение. В медицине применяют фитонцидные препараты из луковиц Ч. В культуре известен за неск. тысячелетий до н. э., возделывался в Др. Египте, Др. Греции, Др. Риме.

ЧЕСНОЧНИК, чесночный гриб (*Marasmius scorodonius*), гриб сем. трихоломовых (Tricholomataceae), порядка агариковых. Шляпка диам. 1—3 см, рыжевато-коричневая, плоско-выпуклая, затем горизонтально распростёртая, выцветающая до белой, гладкая. Пластинки приросшие, потом свободные, белые, частые, узкие. Ножка дл. 3—4 см, толщ. 0,2—0,3 см, шелковистая, хрящеватая, рыжевато-коричневая, вверху более светлая. Имеет чесночный вкус и запах, сохраняющиеся и в сушёном виде. Распространён в Сев. полушарии. Растёт в июле — сентябре по опушкам и полянам хвойных и листв. лесов, на опавших ветвях и листьях (хвое). Съедобен (используют как приправу).

ЧЕСНОЧНИЦЫ (Pelobatidae), сем. бесхвостых земноводных. Дл. до 10 см. Тело плотное, внешне похожи на жаб и лягушек, кожа гладкая или слегка бугорчатая. Грудной пояс подвижный. Рёбер нет. Зрачок вертикальный. 10—12 родов, ок. 60 видов, преим. в Зап. и Юго-Вост. Азии, а также в Европе, Сев.-Зап. Африке, Сев. и Центр. Америке. В СССР — 2 рода (3 вида): собственно Ч. (*Pelobates*) и крестовки. У собственно Ч. хорошо развиты на задних ногах большие заступообразные пяточные бугры (для рытья) и плават. перепонки между пальцами. В Европ. части и на Ю. Зап. Сибири распространена обыкновенная Ч. (*P. fuscus*), дл. до 8 см, издаёт, преимущественно весной, слабый чесночный запах. Ч. обитают в степях, на лугах, полях, огородах, в смешанных и широколиств. лесах. Ведут роющий образ жизни, скрываясь днём под землёй. Питаются беспозвоночными. На зиму зарываются в землю или прячутся в норах. Лишь в период размножения Ч. поселяются в водоёмах. Самка откладывает от 160 до 2600 яиц в двух шнурах. Подвид обыкновенной Ч.— в Красной книге МСОП; сирийская Ч. (*P. syriacus*), дл. до 7,8 см, редкий эндемик Кавказа,— в Красной книге СССР. См. рис. 12 в табл. 41.

ЧЕСОТОЧНЫЕ КЛЕЩИ, зудни (Sarcoptoidea), надсемейство клещей отр. акариформных. Дл. 0,15—0,3 мм. Самки крупнее самцов. Ок. 20 видов. Внутрикожные паразиты млекопитающих. Спариваются Ч. к. на поверхности кожи хозяина, после чего самцы погибают. Питаются тканями кожи, прогрызая в её роговом слое извилистые ходы, в к-рых самки откладывают яйца и где развиваются нимфы. Иногда заметно вредят животноводству. Чесоточный зудень (*Acaris siro*) вызывает у человека инвазионное заболевание кожи — чесотку, особенно между пальцами рук. См. рис. 6 в табл. 30А.

● Дубинин В. Б., Чесоточные клещи, их биология, вред в сельском хозяйстве, меры профилактики и борьба с ними, Л., 1954.

ЧЕТВЕРОХОЛМИЕ (corpora quadrigemina), крыша среднего мозга, состоит из переднего и заднего двухолмия. Впервые появляется у пресмыкающихся в результате преобразования двухолмия рыб и земноводных. Переднее двухолмие, в к-ром заканчивается часть волокон зрительной системы, служит центром анализа и координации зрительных сигналов и двигат. активности; заднее — переключает слуховые и частично вестибулярные сигналы на высшие уровни головного мозга. Ч. участвует в осуществлении ориентировочных рефлексов на световые и звуковые раздражители.

ЧЕТЫРЁХГЛАЗКОВЫЕ (Anablepidae), семейство пресноводных рыб отр. карпозубообразных. Дл. до 30 см, обычно меньше. Совокупительный орган (гоноподий) у самцов в виде трубчатого сосочка, покрытого чещуёй. Оплодотворение внутреннее. 1 род — *Anableps*, 2 вида. Живут у поверхности воды в лагунах Центральной и на С. Юж. Америки. Глаза приподняты над головой и разделены эпителиальной перегородкой (отсюда назв.), верх. часть их приспособлена к надводному видению. Питаются мелкими беспозвоночными, в т. ч. возд. насекомыми. Рождают 1—5 мальков. См. рис. 3 при ст. *Карпозубообразные*.

ЧЕТЫРЁХЛУЧЕВЫЕ ГУБКИ (Tetractinomorpha, или Tetraxonida), отряд обыкновенных губок. Тело шаровидное, яйцевидное, бокаловидное, подушковидное, выс. обычно до 0,5 м. Скелет образован кремневыми, обычно четырёхлучевыми (отсюда назв.) или их производными — одноосными иглами, расположенными в теле радиально. Колониальные, реже одиночные формы. Обитают преим. до глуб. 400 м. Св. 500 видов, распространены широко. В морях СССР — св. 60 видов. К Ч. г. относятся сверлящие губки.

● Колтун В. М., Четырехлучевые губки северных и дальневосточных морей СССР (Отряд Tetraxonida) М.— Л., 1966 (Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР, [т.] 90).

ЧЕТЫРЁХЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ, ругозы (Tetracorallia, или Rugosa), подкласс вымерших коралловых полипов, живших от позднего кембрия до конца перми. Одиночные (имели роговидную, цилиндрич. или призматич. форму) или колониальные полипы с наруж. известковым скелетом. Обитали в мелководных зонах морей, прирастая к подводным предметам, или свободно лежали на дне; в отличие от совр. шестилучевых кораллов, рифов не образовывали. Важны для стратификации палеозоя.

ЧЕТЫРЁХРОГАЯ АНТИЛОПА (*Tetracerus quadricornis*), млекопитающее сем. полорогих. Единств. вид рода. Дл. тела 90—110 см, высота в холке 55—65 см. Единственное из полорогих, самцы к-рого обычно имеют 2 пары рогов: задние прямые (дл. ок. 10 см) и передние конусовидные (дл. 3—4 см); самки безрогие. В зап. части п-ова Индостан, к С. до Непала, в разрежённых лесах или зарослях кустарника. Детёнышей 1—3. Ареал и численность сокращаются. См. рис. 5 при ст. *Полорогие*.

ЧЕХЛОНОСКИ (Coleophoridae), семейство ночных молевидных бабочек. Крылья в размахе 7—40 мм, обычно 10—20, очень узкие, с длинной бахромкой. Св. 1000 видов, гл. обр. в Средиземноморье и пустынях Палеарктики. Гусеницы, минирующие листья, живут в переносных чехликах (отсюда назв.) из шелковины или кусочков листьев; строение чехлика — систематич. признак. Нек-рые Ч. живут в стеблях и плодах (иногда без чехлика) или образуют галлы. В СССР ряд видов, напр. лиственничная Ч. (*Coleophora laricella*), повреждает древесные породы. Чехлоносками наз. также бабочек сем. *мешочниц*.

ЧЕХОНЬ (*Pelecus cultratus*), рыба сем. карповых. Дл. до 50 см, масса обычно 500—600 г, иногда до 2 кг, тело удлинённое, сжатое с боков. На брюхе киль. Боковая линия извилистая. В басс. Балтийского, Чёрного, Каспийского, Азовского и Аральского морей, а также в озёрах, водохранилищах, как в пресных, так и в солоноватых водах. Полупроходные и жилые формы. Зимует в реках. Пелагич. стайная рыба. Половая зрелость в 3—5 лет. Нерест в мае — июне. Плодовитость ок. 30—45 тыс. икринок. Питается беспозвоночными и мелкой рыбой. Важный объект промысла.

ЧЕЧЕВИЦА (*Lens*), род однолетних травянистых растений сем. бобовых. Ок. 10 видов, в Зап. Азии, Средиземноморье и на Ю. Европы. В СССР — 3 вида, на Ю. Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии. В культуре один вид — Ч. пищевая, или обыкновенная (*L. culinaris*), самоопыляющееся растение длинного дня; в диком виде неизвестна. Вероятный центр происхождения — горные р-ны Юго-Зап. Азии. Одно из древнейших культурных растений (с неолита). Возделывается во всех земледельч. р-нах (наиб. площади в Индии), кроме Австралии и Сев. Америки. Пищевое (семена) и кормовое (стебли) растение. В России известна с 14 в.

Чечевица пищевая: *а* — плод, *б* — семя.

ЧЕЧЕВИ́ЦЫ (*Carpodacus*), род птиц сем. вьюрковых. Дл. 15—20 см. В окраске самцов преобладают красные тона, самки сероватые. 21 вид, большинство в горах Центр. Азии, 3 вида на С.-З. Сев. Америки, один — в Европе. В СССР 5 видов: широко распространена обыкновенная Ч. (*C. erythrinus*), в Вост. Сибири — сибирская Ч. (*C. roseus*), в горах Ср. Азии и Юж. Казахстана — арчовые Ч. (*C. rhodochlamys* и *C. grandis*) и большая Ч. (*C. rubicilla*); последняя гнездится и на Кавказе. Обитают в зарослях кустарников и по опушкам леса. Обыкновенная Ч. совершает дальние перелёты, остальные зимой спускаются с гор в долины. См. рис. 8 при ст. *Вьюрковые*.

ЧЕЧЕВИ́ЧКИ (lenticellae), участки перидермы с рыхло расположенными клетками, через к-рые у растения осуществляется газообмен. К зиме они закрываются тонким замыкающим слоем; весной он разрывается при возобновлении деятельности феллогена. По мере утолщения ветвей Ч. растягиваются (у берёзы имеют вид чёрточек, у осины — ромбов).

ЧЕЧЁТКИ (*Acanthis*), род птиц сем. вьюрковых. Дл. 12—13 см. 2 вида, оба распространены кругополярно: чечётка (*A. flammea*) — в лесотундре и в хвойных лесах, тундряная, или пепельная, Ч. (*A. hornemanni*) — в кустарниковой тундре. Зимой кочуют стаями. Питаются семенами, преим. берёзы, и мелкими насекомыми. См. рис. 3 при ст. *Вьюрковые*.

ЧЕШУЕКРЫ́ЛЫЕ, бабочки (Lepidoptera), отряд насекомых с полным превращением. Возник предположительно в начале мезозоя, достоверные ископаемые известны с мела. Осн. семейства сформировались к началу палеогена, родовой состав олигоценовой фауны близок к современному. Подавляющему большинству Ч. свойственны высокоспециализир. сосущий аппарат (хоботок) и окрашенный чешуйчатый покров перепончатых крыльев (яркая окраска, особенно «переливающаяся», зависит от преломления световых лучей бесцветными чешуйками; чёрные, жёлтые и др. пятна определяются пигментами птеринами). Усики разных размеров и формы. Крылья в размахе от 3,2 мм (у моли-малютки *Nepticula filipendulae*) до 300 мм (у совки *Thysania agrippina*). Яйца разл. формы, к-рая часто специфична и имеет систематич. значение. Личинка Ч.— *гусеница*. Куколки покрытые (обычно в коконе), редко (у наиб. примитивных Ч.) свободные (открытые). Общепринятой системы Ч. нет. Традиционное разделение Ч. на 2 подотряда — равнокрылые (Jugata, или Homoneura) и разнокрылые (Frenata, или Heteroneura) несовершенно, т. к. примитивные Ч. распадаются на неск. резко обособленных групп. Одну из таких групп — зубатых молей (Micropterygidae) с грызущим ротовым аппаратом — обычно противопоставляют всем остальным Ч. как подотряд челюстных Ч. (Laciniata). Разнокрылые (подавляющее большинство Ч.) делятся на множество соподчинённых таксонов (инфраотряды, группы и секции семейств, надсемейства). Объём и границы ряда семейств также не вполне ясны. Минимально принимают немногим более 100 сем. Ч., максимально — ок. 200. Ок. 140 тыс. видов. Фауна Ч. особенно богата (как по разнообразию форм, так и по числу видов) в тропиках. В СССР — ок. 15 тыс. видов. Наиб. распространены и обильны видами сем. совок, пядениц, листовёрток, надсем. огнёвок, группа молей.

Большинство Ч. ведёт сумеречный или ночной образ жизни, нек-рые — дневной. Имаго питаются нектаром, соками растительного, реже — животного происхождения, часто вообще не питаются (афагия), что связано с редукцией хоботка. Зубатые моли, обладающие жвалами, используют в пищу пыльцу растений. Продолжительность жизни имаго — от неск. суток или даже часов (непитающиеся формы) до неск. месяцев (у Ч., зимующих во взрослой стадии). Гусеницы обычно фитофаги, встречаются сапрофаги, кератофаги, хищники и даже паразиты (в тропиках). Известны водные формы (из надсем. огнёвок) с трахейными жабрами. Годичные циклы развития Ч. разнообразны; многие виды дают одно поколение в год (моновольтинные), другие — два и более (би- и поливольтинные), а развивающиеся в древесине имеют 2—3-летнюю генерацию. Зимуют (см. *Диапауза*) обычно гусеницы и куколки, иногда яйца или имаго, реже зимовка не приурочена к определённой стадии. У нек-рых, особенно пустынных видов, диапауза летняя. Многие Ч.— опылители растений (часто специфичные). Тутовый, айлантовый и китайский дубовый шелкопряды используются в шелководстве. Гусеницы мн. видов Ч. наносят ущерб сел. и лесному х-ву, а также продовольств. запасам, изделиям из шерсти и меха. На территории СССР культурными и ценными дикорастущими растениями питается св. 1000 видов Ч. Многие Ч. служат хозяевами паразитов, контролирующих численность видов, наносящих ущерб с.-х. культурам. Численность мн. видов Ч. (особенно дневных) сокращается в результате разрушения местообитаний, применения пестицидов, удобрений и др. 104 вида Ч. в Красной книге СССР. См. табл. 26, 27.

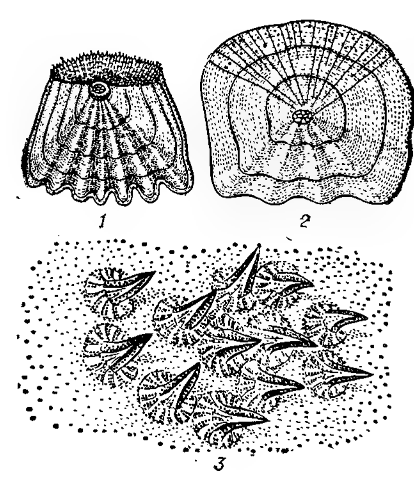
● Определитель насекомых Европейской части СССР, т. 4 — Чешуекрылые, ч. 1—2, Л., 1978—81; Lewis H., Butterflies of the world, L., 1974; Watson A., Whalley P., The dictionary of butterflies and moths in color, L., 1983.

ЧЕШУЕНО́ГИ (Pygopodidae), семейство ящериц. Дл. от 12 до 75 см. Тело змеевидное. Веки срослись в прозрачную оболочку. Передние конечности отсутствуют, задние — редуцированы. Хвост длинный, ломкий. 8 родов, 29 видов, в Австралии и на прилежащих о-вах, включая Тасманию; 1 вид — в Нов. Гвинее. Живут обычно в высокой траве, ведут наземный образ жизни, есть роющие виды. См. рис. 5 в табл. 42.

ЧЕШУ́ЙКИ (squamae), микроскопич. уплощённые выросты кутикулы на теле нек-рых беспозвоночных (нематоды, гастротрихи, членистоногие); у нек-рых перепончатокрылых и чешуекрылых образуют сплошной защитный покров. Особенно характерны для клещей и насекомых — различных первичнобескрылых, комаров, жуков-долгоносиков, но наиб. развиты у бабочек, на крыльях к-рых образуют пыльцу. Ч. возникли из щетинок посредством их расширения и уплощения. Разнообразны по форме, располагаются правильными рядами, черепицеобразно налегая друг на друга. Благодаря оптич. свойствам Ч., как правило, обусловливают окраску тела. Покров из Ч. может быть незначительным, прозрачным (напр., у стеклянниц). Самцы нек-рых бабочек (нимфалиды, голубянки, крушинница) имеют скопления особых ароматич. Ч., или андроконий, способствующих встрече особей разл. полов.

ЧЕШУ́ЙЧАТЫЕ (Squamata), отряд пресмыкающихся. Тело покрыто разл. по форме роговыми чешуями и щитками, под к-рыми могут располагаться костные пластинки (остеодермы). Кости височной области черепа в той или иной степени редуцированы. Квадратная кость верх. челюсти в большинстве случаев подвижно соединена с черепной коробкой. Клоака в виде поперечной щели. Копулятивные органы самцов парные. Яйца большинства Ч. (ящериц и змей) имеют мягкую пергаментообразную оболочку и не имеют под ней белковой оболочки (как у др. пресмыкающихся). 3 подотряда: ящерицы, амфисбены и змеи; св. 6600 видов. Распространены на всех континентах (кроме Антарктиды).

ЧЕШУЯ́ (squama), жёсткие метамерные пластинки кожного скелета позвоночных — рыб, пресмыкающихся, птиц и нек-рых млекопитающих, выполняющие защитную функцию. Форма и строение Ч. у животных разных систематич. групп



Чешуя костных и хрящевых рыб: *1* — ктеноидная (окунь); *2* — циклоидная (карповая рыба); *3* — плакоидная (гигантская акула).

различны. Ч. ископаемых бесчелюстных и рыб— мезодермального происхождения, образована костной тканью (дентин, кость); располагается на теле животного правильными диагональными рядами по ходу коллагеновых волокон кожи и, кроме защитной, выполняет опорно-двигательную функцию. В филогенезе низших позвоночных (круглоротые, рыбы, земноводные) исходна плакоидная Ч. хрящевых рыб, из к-рой возникли другие, более сложные Ч. костных рыб — ганоидная, в т. ч. космоидная, и костная, включающая циклоидную и ктеноидную. Все виды Ч. рыб характеризуются циклич. ростом с образованием годичных колец, позволяющих определять возраст и темп роста рыбы. Среди земноводных костные Ч., гомологичные Ч. кистепёрых рыб, известны у нек-рых стегоцефалов и совр. безногих земноводных (червяги, рыбозмеи). Роговая Ч. пресмыкающихся, птиц и нек-рых млекопитающих образуется ороговением наруж. слоя эпидермиса. Роговые Ч. обычно сменяются путём периодич. линьки или шелушения. У пресмыкающихся роговая Ч. иногда срастается со вторичными кожными окостенениями и покрывает всё тело (крокодилы, черепахи), у птиц — только ноги, у млекопитающих (сумчатые, грызуны, насекомоядные и нек-рые др.) располагается гл. обр. на хвосте. Перья птиц —

производные роговых Ч. В филогенезе млекопитающих покров из роговых Ч. заменился волосяным. Вторичное развитие мощных Ч. на теле наблюдается у броненосцев (подстилаются костными Ч.) и панголинов.

ЧИБИС, пигалица (*Vanellus vanellus*), птица сем. ржанковых. Дл. ок. 30 см. Крылья широкие округлые. На голове длинный узкий хохолок. Распространён в Евразии, в СССР — от зап. границ до Приморья, но в Сибири лишь в юж. части; перелётная птица. Гнездится (часто колониями) на травяных лугах и болотах, полях и пастбищах. В кладке обычно 4 яйца. Голос — назойливое и заунывное «чьи-вы, чьи-вы...». В нек-рых местностях яйца Ч. используют в пищу. См. рис. 1 при ст. *Ржанковые*.

ЧИЖ (*Spinus spinus*), птица сем. вьюрковых. Дл. в среднем 12 см. Оперение жёлто зелёное с пестринами. Распространён на С. Евразии, в СССР — в хвойных лесах (отсутствует в Центр. Сибири), а также в лесах Крыма, Кавказа и в степных борах Казахстана. Зимой кочует; при обильном урожае берёзовых и ольховых семян дальних кочёвок не предпринимает. Кормится также мелкими насекомыми, напр. тлями. Песня довольно разнообразная. Ч. часто содержат в клетках. См. рис. 2 при ст. *Вьюрковые*.

ЧИЙ (*Achnatherum*), род растений сем. злаков. Многолетние травы с узкими, часто вдоль свёрнутыми листьями, обычно образующие густые дерновины. Колоски с одним анемофильным цветком, собраны в метёлку. Ок. 20 видов, в теплоумеренном и субтропич. поясах обоих полушарий. В СССР 6—7 видов, на каменистых склонах гор, осыпях, лесных полянах, в степях и полупустынях. Ч. блестящий (*A. splendens*) на Ю. Сибири, в Казахстане, Ср. Азии нередко образует большие группы — чиевники. Зимнее кормовое растение. Выращивают как декор. газонное растение. Нередко Ч. включают в род ковыль.

ЧИЛИБУХА, рвотный орех (*Strychnos nux-vomica*), небольшое дерево (выс. до 15 м) рода стрихнос. Плод с 2—8 очень твёрдыми семенами (отсюда

Чилибуха: *а* — цветущая ветвь; *б* — плод; *в* — он же в разрезе; *г* — семена.

назв. «орех»). Растёт в тропич. лесах Азии и Сев. Австралии; культивируется в тропиках Африки. Содержит (гл. обр. в семенах), как и ещё неск. близких к нему видов, ядовитые алкалоиды — стрихнин, бруцин и др., применяемые в медицине и в ветеринарии.

ЧИНА (*Lathyrus*), род одно- и многолетних травянистых растений сем. бобовых. Св. 100 видов в Евразии, на С.-З. Африки; в СССР — ок. 60, в лесах, зарослях кустарников, на лугах, реже в степях. В культуре 8 видов, в СССР — 2. Ч. посевную (*L. sativus*) родом из Средиземноморья выращивают на зерно, зелёный корм и сено. Ч. луговая, или душистый горошек (*L. pratensis*),— декор. растение. Одно из древнейших культурных растений, значение к-рого как пищевого невелико. Ч. клубеньковую (*L. tuberosus*), произрастающую в Европе, М. Азии, на С. Африки, выращивают в Европе ради клубней и листьев, идущих в пищу. Реликтовый вид Ч. венецианская (*L. venetus*), на Ю. Европ. части,— в Красной книге СССР. См. рис. 5 в табл. 20.

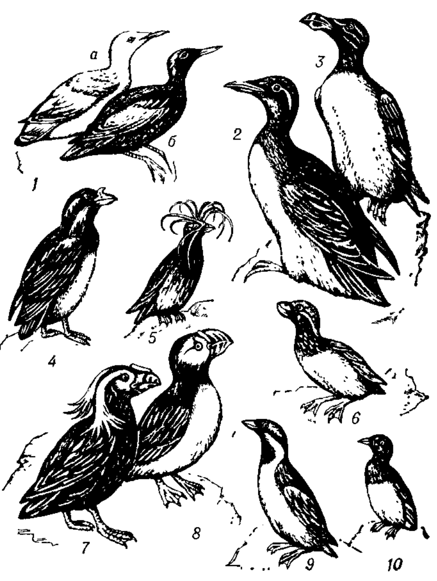
ЧИР, щокур (*Coregonus nasus*), озёрно-речная рыба рода сигов. Рот нижний. Рыло горбатое. Дл. до 80 см, масса обычно 2—4 кг, иногда до 16 кг. Обитает в реках басс. Сев. Ледовитого ок. от Печоры до Анадыря и в Сев. Америке. Половая зрелость на 6—7-м году жизни. Нерест в октябре — ноябре, в реках. Нагуливается в озёрах. Плодовитость до 135 тыс. икринок. Икра в диам. до 4 мм. Бентофаг. Живёт до 15 лет. Ценный объект промысла. См. рис. 4 в табл. 37А.

ЧИРКИ, группа мелких видов (ок. 20) из рода речных уток. Распространены широко, кроме полярных областей. В СССР 4 вида: широко распространены Ч.-свистунок, или грязовик (*Anas crecca*), и Ч.-трескунок (*A. querquedula*); в Вост. Сибири обычен Ч.-клоктун (*A. formosa*); в Ср. Азии и Закавказье — узконосый, или мраморный, Ч. (*A. angustirostris*). Держатся преим. на мелких пресных озёрах. Нек-рые Ч.— объект охоты. 6 видов в Красной книге МСОП; мраморный Ч.— в Красной книге СССР.

ЧИСТАЯ ЛИНИЯ, генотипически однородное потомство, получаемое исходно от одной самоопыляющейся или самооплодотворяющейся особи с помощью отбора и дальнейшего самоопыления (самооплодотворения). Термин введён в 1903 В. Иогансеном. Поскольку самоопыление (самооплодотворение) является инбридингом самой высокой степени, Ч. л. представляет собой группу организмов гомозиготных по большинству генов. Работы Иогансена по наследованию признаков в Ч. л. привели к важному выводу о неэффективности отбора в пределах Ч. л., т. е. о том, что исходный материал для селекции должен быть генотипически гетерогенным. Тот факт, что потомки различающихся по фенотипу особей из одной Ч. л. характеризуются одинаковой степенью фенотипич. изменчивости, привёл к формированию понятия о «норме реакции», т. е. о возможном размахе изменчивости признаков, вызываемом внеш. условиями, у организмов одинакового генотипа. Иногда Ч. л. наз. линии, полученные с помощью инбридинга меньшей степени (т. н. инбредные линии, напр. «Ч. л.» лабораторных мышей), что нельзя признать правомерным.

ЧИСТЕЦ (*Stachys*), род трав или полукустарничков сем. губоцветных. Св. 200 (по др. данным, до 300) видов, в умеренном и субтропич. поясах обоих полушарий и в горах тропиков; в СССР — ок. 50 видов. Ч. лекарственный (*S. officinalis*), Ч. лесной (*S. sylvatica*) и др.—лекарственные; неск. видов культивируют как декор. растения. Многие Ч.— медоносы. Утолщённые корневища нек рых видов, в т. ч. многолетнего Ч. Зибольда (*S. sieboldii*), часто наз. японским или китайским артишоком, а также хороги, распространённого в культуре в Китае, Японии и др. странах, употребляются в пищу. Узкоэндемичный (возможно исчезнувший) вид Ч. талышский (*S. talyschensis*) — в Красной книге СССР.

ЧИСТИКОВЫЕ (Alcidae), семейство ржанкообразных. Типичные мор. птицы. Обособились от чайковых в результате приспособления к водному образу жизни. В окраске оперения выражена сезонность. Мелкие и ср. величины птицы. Крылья узкие, острые, короткие; хвост короткий.



Чистиковые: *1* — чистик (*Cepphus grylle*), *а* — зимой, *б* — летом; *2* — тонкоклювая кайра (*Uria aalge*); *3* — гагарка (*Alca torda*); *4* — длинноклювый тупик; *5* — большая конюга (*Aethia cristatella*); *6* — белобрюшка; *7* — топорик (*Lunda cirrhata*); *8* — тупик (*Fratercula arctica*); *9* — стáрик (*Synthliboramphus antiquus*); *10* — люрик (*Plautus alle*).

Задний палец редуцирован, передние — соединены плавательной перепонкой. 13 родов, 22 вида. В СССР 18 видов из 11 родов; чистики (*Cepphus*) с двумя видами, кайры, люрики (единств. вид), конюги, гагарки (единств. вид), тупики, топорки, или топорики (единств. вид), белобрюшки (единств. вид *Cyclorhynchus psittacula*), длинноклювые тупики (единств. вид — *Cerorhinca monocerata*), стáрики (*Synthliboramphus*) и др. Гнездятся преим. колониями по скалистым мор. побережьям Сев. полушария, в р-нах, примыкающих к Полярному кругу. В кладке 1—2 яйца. Птенцы вылупляются зрячими и хорошо опушёнными; у мн. видов остаются в гнезде, пока не дорастут почти до размеров взрослых и не смогут летать. Вне периода размножения держатся в море. Прекрасно плавают и ныряют. Корм (мелкую рыбу, беспозвоночных) добывают только в воде.

ЧИСТОТЕЛ (*Chelidonium*), род растений сем. маковых. Единств. вид — Ч. большой (*C. majus*), многолетняя трава с ярко оранжевым млечным соком. Листья глубоко перисторассельные. Цветки жёлтые, в зонтиковидных соцветиях, опыляются насекомыми (возможно самоопыление). Цветёт всё лето. Плод — стручковидная коробочка; семена с маслянистыми придатками, распространяются муравьями. Растёт Ч. в умеренном поясе Евразии и как заносное на С.-В. Сев. Америки. В СССР встречается почти везде (кроме сев. р нов и Ср. Азии) по сырым оврагам, кустарникам, выруб-

кам, листв. лесам, часто в парках, садах, огородах, на мусорных местах. Ядовит (содержит ок. 20 алкалоидов, близких к опийным). Лекарств. растение. См. рис. 3 при ст. *Маковые*.

ЧЛЕНИСТОНО́ГИЕ (Arthropoda), тип беспозвоночных. Предками Ч. считают примитивных мор. кольчатых червей, но вопрос о монофилитич. или полифилитич. происхождении Ч. не решён. Древнейшие среди Ч.— трилобиты — известны с нижнего кембрия. Переход морских Ч. к жизни на суше (скорпионы) осуществлялся, очевидно, в ордовике — силуре через обитавших в солоноватых и пресных водах эвриптерид. Для Ч. характерно билатерально симметричное сегментированное тело и членистые конечности (отсюда назв.); плотная хитинизированная (в отличие от кольчатых червей) кутикула, к к-рой изнутри прикрепляются пучки мышц, несёт функцию наруж. скелета. Сегментация гетерономная, т. е. сегменты разных частей тела имеют разное строение. Обычно различают головной, грудной и брюшной отделы, к-рые иногда в разных комбинациях сливаются между собой. Голова всегда образована головной лопастью и 4 первыми сегментами тела. Число сегментов груди и брюшка сильно варьирует. Первично каждый сегмент тела имел пару полых членистых конечностей, к-рые преобразовались в ротовые части, ходильные ноги, органы плавания, жабры, присоски, паутинные бородавки или утрачены. Дыхание жаберное, трахейное или лёгочное. Первично трубчатый пищеварит. тракт состоит из эктодермальных передней и задней кишок и энтодермальной средней, а также связанных с ними слюнных и пищеварит. желёз. Органы выделения представлены видоизменёнными целомодуктами (коксальные, антеннальные и максиллярные железы) и выростами кишечника — мальпигиевыми сосудами. Нервная система состоит из головного мозга (сливщиеся ганглии) и брюшной нервной цепочки, претерпевающей разл. степень концентрации. Многие Ч. имеют хорошо развитые органы чувств, в т. ч. сложные фасеточные глаза, различные механо- и хеморецепторы, органы слуха. Подавляющее большинство Ч. раздельнополы. Размножение половое (иногда — путём партеногенеза). Развитие часто с метаморфозом. Рост возможен только путём периодич. линек со сбрасыванием старой и образованием новой кутикулы. Полость тела смешанного типа (миксоцель). Кровеносная система незамкнутая, с метамерным сердцем над кишечником. Тип Ч. делится на 4 подтипа: трилобитообразные (с ископаемым классом трилобитов), хелицеровые, жабродышащие и трахейнодышащие (с наиб. многочисл. и процветающим классом совр. животных — насекомыми). 1—1,5 млн. (а возможно св. 3 млн.) совр. и ископаемых видов водных и наземных форм. Выход Ч. на сушу — один из наиб. значит. этапов в эволюции животного мира. Ч. играют важную роль в биосфере. Благодаря своей многочисленности в большинстве экосистем и исключительному многообразию типов питания они способствуют круговороту веществ. Ч. имеют большое значение также как источники пищи, паразиты и переносчики возбудителей болезней человека и с.-х. животных, опылители растений. Нек-рые повреждают с.-х. растения.

● Гиляров М. С., Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше, М., 1970; Manton S. M., The Arthropoda. Habits, functional morphology and evolution, Oxf., 1977.

ЧОЗЕ́НИЯ (*Chosenia*), род растений семейства ивовых. Единственный вид — Ч. толокнянколистная (*C. arbutifolia*, или *C. macrolepis*). Дерево выс. до 40 м и диам. до 1,5 м, ветвится почти от основания; молодые ветви красноватые, с сизым налётом. Образует леса (чозенники) на горных заливных долинных галечниках в Китае, Корее, Японии, в СССР — в Вост. Сибири и на Д. Востоке. Цветёт неск. позже начала распускания листьев. Опыляется ветром. Размножается семенами. Растёт быстро. Древесина идёт на постройки, телеграфные столбы, топливо.

ЧО́МГА, большая поганка (*Podiceps cristatus*), птица отр. поганкообразных. Дл. 54—60 см. У самца и самки весной удлинённые перья темени и затылка образуют пышный рыжий хохол и ошейник. Распространена широко в Евразии, Африке и Австралии, в СССР — в умеренном поясе, зимой — на Чёрном, Каспийском морях и в Ср. Азии. Селится на озёрах. Образование пар сопровождается сложным брачным ритуалом. Гнёзда плавучие. В кладке 3—4 яйца.

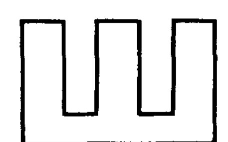
ЧУВСТВИ́ТЕЛЬНОСТЬ, способность живого организма воспринимать действие раздражителей из внеш. и внутр. среды. Ч. к свету, темп-ре, химич. веществам и др. присуща уже простейшим и обусловлена общим свойством живого вещества — раздражимостью. В ходе эволюции у животных формируются специализир. нервные образования (*рецепторы*), приспособленные для восприятия определённого вида раздражения (механорецепторы, хеморецепторы, фоторецепторы и др.). В этой связи различают температурную, вкусовую, световую и др. виды Ч. В зависимости от вида *сенсорной системы*, обеспечивающей восприятие организмом действия того или иного раздражителя, выделяют соматосенсорную Ч. (кожную и проприоцептивную — мышечно-суставную), висцеральную (Ч. внутр. органов), а также Ч. *сенсорных органов*.

Развитие и преобладающее использование того или иного вида Ч. у разл. групп животных зависит от их образа жизни, условий среды обитания и др.

«ЧУДЕ́СНАЯ ПА́ЛОЧКА» (*Serratia marcescens*), бактерия сем. энтеробактерий. Палочка с закруглёнными концами, 0,5 × 0,6—1,0 мкм, подвижна, грамотрицательна, факультативный анаэроб, гетеротроф, серологически неоднородна; многие штаммы образуют пигмент продигиозин, придающий колониям бактерий тёмно- или ярко-красный цвет с металлич. блеском. Обитает в воде, почве, на пищ. продуктах. Условно патогенна для животных и человека (возбудитель вторичных инфекций).

ЧУКУЧА́НОВЫЕ (Catostomidae), семейство пресноводных рыб отр. карпообразных. Тело высокое (у живущих в равнинных реках) или прогонистое, вальковатое (у живущих на быстром течении у дна). Дл. 40—120 см, масса до 40 кг. 12—14 родов, ок. 70 видов, гл. обр. в водах Сев. Америки; 1 вид в реках Китая и 1 вид в СССР. Обыкновенный чукучан, или конёк (*Catostomus catostomus*), населяет реки сев.-вост. части Сибири. Дл. до 55 см, масса до 1,6 кг. Созревает в 5—6 лет. Нерест в мае — июне, на быстром течении. Икра донная. Плодовитость 17,5—60 тыс. икринок. Молодь питается в осн. фитопланктоном, взрослые — зообентосом. Объект местного промысла. На Ю. СССР акклиматизированы виды рода буффало, или иктиобус (*Ictiobus*), перспективный объект прудового рыбоводства. См. рис. 30 в табл. 33.

ЧУФА́, земляной миндаль, сыть съедобная (*Cyperus esculentus*), многолетнее (в культуре однолетнее) травянистое растение рода сыть. Клубнеплод; клубни дл. 1—2 см, содержат жирное масло (до 25%), белки, сахара. На одном растении от 300 до 1000 клубней. Распространена в тропиках и субтропиках. Возделывают в странах с тёплым климатом, преим. в Средиземноморье; в СССР — в Закавказье и Поволжье (только в коллекционных посевах). Выращивалась в Др. Египте.



ШАКА́Л (*Canis aureus*), млекопитающее рода волков. Похож на волка, но меньше — дл. тела 70—85 см, хвоста 20—27 см. Окраска зимой рыжевато-серая, летом рыжая. В Юго-Вост. Европе, Юж., Ср. и Передней Азии, Сев. Америке. В СССР — на Кавказе, в Молдавии, Ср. Азии. В 19 в. известны заходы отд. особей до низовьев Дона, Волги, Урала, Эмбы. В связи с ирригацией расширяется ныне ареал в Туркмении. Обитает в прибрежных зарослях, предгорьях, реже в пустынях, обычно вблизи населённых пунктов. Живёт в норах. Пары образует на всю жизнь. Рождает 4—9 щенков. Почти всеяден — мелкие грызуны, птицы, падаль, отбросы и плоды.

ШАЛФЕ́Й (*Salvia*), род трав, полукустарников и кустарников сем. губоцветных. До 700 видов, по всему земному шару; в СССР — ок. 80 видов. Цветки Ш. лугового (*S. pratensis*) и нек-рых др. имеют сложные приспособления, гарантирующие перекрёстное опыление (протандрия и др.). Большинство видов Ш. издавна известны как лекарств. растения (лат. salvus — невредимый, здоровый). Полукустарниковый Ш. лекарственный (*S. officinalis*), растущий в Средиземноморье, культивируют во мн. странах мира, в СССР — преим. в Молдавии, на Ю. Украины и в Краснодарском кр. Многолетний Ш. мускатный (*S. sclarea*), растущий на Ю. Украины (включая Крым), на Кавказе и в Ср. Азии, возделывают во мн. странах, в т. ч. в СССР как эфирномасличное растение. 2 вида — Ш. бальджуанский (*S. baldshuanica*) и Ш. Гончарова (*S. gontscharovii*) — в

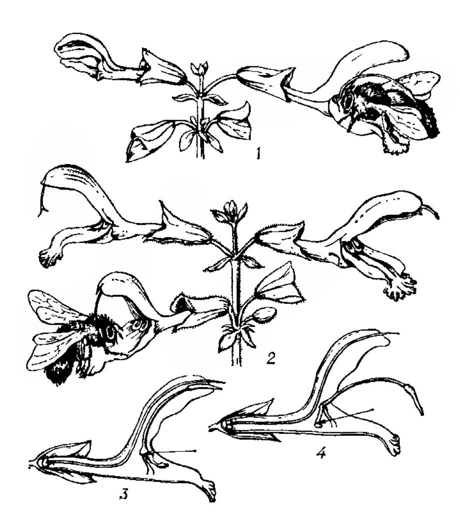


Схема опыления у шалфея: *1* — часть соцветия (в правый цветок проникает шмель, на спинку к-рого опускается пыльник с пыльцой); *2* – часть соцветия с цветками на различных ступенях развития: в правом цветке полностью развились тычинки, а лопасти рыльца ещё сомкнуты (протандрия), в двух левых, более старых цветках лопасти рыльца разошлись и рыльце опустилось вниз ко входу в цветок, шмель с пыльцой на спинке, проникая в цветок, касается рыльца и опыляет его; *3* и *4* — продольный разрез цветка (стрелка показывает направление движения шмеля к нектарнику и механизм опускания пыльника).

Красной книге СССР как редчайшие узкоэндемичные (возможно, исчезнувшие) виды Таджикистана.

ШАМПИНЬО́Н (*Agaricus*), род грибов сем. агариковых (Agaricaceae) порядка агариковых. Шляпка беловатая, реже буроватая или светло-коричневая, диам. от 3 до 25 см, полушаровидная, плотная, с гладкой поверхностью или волокнистая, чешуйчатая. Пластинки свободные; у молодых плодовых тел белые, при созревании спор — розовые, затем темнеют. Ножка ровная, плотная, реже рыхлая или полая, всегда с кольцом от покрывала. Мякоть белая. Ок. 60 видов. Растут на перегнойной почве, навозе, на пастбищных лугах, в лесах, садах; часто образуют «ведьмины кольца». Распространены широко. Ш. двуспоровый (*A. bisporus*) выращивают в пром. масштабах во мн. странах мира (в культуре ок. 300 лет). Ш. обыкновенный (*A. campester*) в Белоруссии и на Украине часто наз. печерицей. 2 вида (*A. meleagris* и *A. xanthoderma*) ядовиты.

ШАРО́ВКИ (*Sphaerium*), род пресноводных двустворчатых моллюсков сем. горошинок. Раковина (дл. 10—30 мм) овальная или шаровидная (отсюда назв.), от коричневого до оливкового цвета. Раздельнополые, но способны к факультативному партеногенезу. Яйца развиваются в особых выводковых камерах в жабрах; из материнской раковины выходят молодые Ш. Св. 100 видов, распространены повсеместно. В СССР — 9 видов, наиб. обычны речная Ш. (*S. rivicola*), роговая Ш. (*S. corneum*) и прочная Ш. (*S. solidum*). Размножаются 1—2 раза в год. Обитают в лужах, болотах, прудах, озёрах и реках, где зарываются в поверхностные слои ила и песка. Фильтраторы. Детритофаги.

ШАРПЕ́ЕВЫ ВОЛО́КНА, п р о б о д а ю щ и е   в о л о к н а (fibra perforanscementi), коллагеновые волокна, прикрепляющие надкостницу к кости. Описаны У. Шарпеем. Направлены из внутр. слоя надкостницы на разную глубину в слой наруж. генеральных пластин диафиза трубчатой кости. Разветвляясь преим. в этом слое, иногда достигают остеонного слоя, но никогда не входят в вещество пластин *остеонов*. Хорошо выявляются на гистологич. препаратах растущих костей. С возрастом Ш. в. частично или полностью обызвествляются и становятся почти невидимыми.

ШАФРА́Н, к р о к у с (*Crocus*), род клубнелуковичных растений сем. касатиковых. Стебель не развивается. Листья прикорневые, линейные (развиваются обычно в период цветения или после отцветания). Цветки правильные, одиночные (реже 2—3). Околоцветник с длинной трубкой (более 10 см), выносящей цветок над поверхностью почвы; завязь остаётся под землёй. Ш. цветут ранней весной, нек-рые — осенью. Цветки протандричны, на ночь и в пасмурную погоду закрываются; опыляются пчёлами и бабочками. Ок. 80 видов, в Европе, Средиземноморье, Зап., Ср. и Центр. Азии; в СССР — ок. 20 видов, в юж. р-нах. Растут в степях, на сухих щебнистых и мелкоземлистых склонах, среди кустарников, на горных лугах, часто у снежников. Во мн. странах, в т. ч. в СССР, культивируют Ш. посевной (*C. sativus*), высушенные рыльца к-рого под назв. шафран используют как пряность и краситель в кондитерской и пищ. пром-сти. Мн. виды декоративны. 3 вида в Красной книге СССР.

ША́ШЕЧНИЦЫ, три близких рода (*Melitaea*, *Mellicta* и *Hypodryas*) бабочек сем. нимфалид. Крылья в размахе 20—50 мм, сверху рыжие или красноватые, с поперечными рядами чёрных пятен (отсюда назв.), снизу обычно светло-жёлтые со сложным чёрным рисунком. Ок. 150 видов, в Европе, Сев. Африке, нетропич. Азии; в СССР — ок. 50 видов. Зимуют гусеницы (редко — дважды), питаются листьями, в первых возрастах живут группами. В СССР в Европ. части, на Кавказе, в Сибири, на Д. Востоке обычны *Melitaea cinxia*, *M. athalia*; в средней и степной полосах Европ. части, Юж. Сибири, на Д. Востоке — *H. maturna*. Пустынная ферганская Ш. (*M. acreina*) — узкий эндемик Ферганской долины — находится на грани исчезновения, в Красной книге СССР. См. рис. 10, 10а в табл. 26.

ШВА́ННОВСКИЕ КЛЕ́ТКИ, л е м м о ц и т ы (lemmocyti), разновидность клеток олигодендроглии, образуют оболочки отростков нейронов в периферич. нервах и ганглиях. Описаны Т. Шванном в 1838. В безмякотных нервных волокнах Ш. к. формируют тонкую шванновскую оболочку, заключающую в себе один или неск. аксонов, а в мякотных — также и многослойную миелиновую. Через Ш. к. или на стыке соседних клеток в отросток нейрона проникают метаболиты. Волнообразные движения Ш. к. могут иметь значение для обеспечения транспорта разл. веществ по отростку нейрона. См. рис. при ст. *Миелиновая оболочка*.

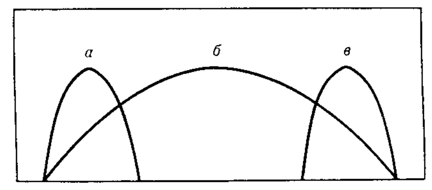
ШВЕ́ДСКИЕ МУ́ХИ (*Oscinella*), род злаковых мух. Дл. 1,5—3 мм. Ок. 30 видов, преим. в местах культивирования злаков. Личинки живут в стеблях, реже в колосках злаков и осок. От 1 до 5 поколений в год. Зимуют личинки, реже пупарии, в стерне, диких злаках. Наиб. известны овсяная Ш. м. (*O. frit*), влаголюбивая, живущая на всех культурных злаках, и ячменная Ш. м. (*O. pusilla*), засухоустойчивая, не развивается лишь на овсе.

ШЕЙХЦЕ́РИЯ (*Scheuchzeria*), единств. род растений сем. шейхцериевых порядка наядовых. Многолетние травы с восходящим корневищем и линейными листьями. Цветки обоеполые, в кистевидном соцветии, протогиничные, опыляются ветром. Плод — многолистовка, б. ч. из трёх вздутых плодиков. 1—2 вида, в холодном и умеренном поясах Сев. полушария. В СССР 1 вид — Ш. болотная (*S. palustris*), в Европ. части, Сибири и на Д. Востоке, по сильно обводнённым сфагновым болотам, заболоченным берегам водоёмов, сплавинам. Размножается семенами и корневищем. Торфообразователь.

ШЕЛКОВИ́ЦА, т у т, т у т о в о е   д е р е в о (*Morus*), род листопадных деревьев сем. тутовых. Неск. видов (по др. данным, св. 20), гл. обр. в теплоумеренных областях Азии, частично в Америке и в Африке. В СССР 1 дикорастущий вид — Ш. атласная (*M. bombycis*), на о-вах Сахалин, Кунашир и Шикотан. С древнейших времён во мн. странах культивируют Ш. белую (*M. alba*), растущую в Китае и Корее; в СССР её давно разводят в Ср. Азии, на Кавказе и в Крыму. Листья этого вида — осн. корм шелковичного червя. Ш. используется для озеленения, как источник древесины; мясистые сладкие соплодия Ш. съедобны. Ради соплодий выращивают также Ш. чёрную (*M. nigra*), наз. в Ср. Азии шах-тут.

ШЕЛКОПРЯ́ДЫ, общее назв. ряда сем. ночных бабочек (настоящие Ш.— Bombycidae, берёзовые Ш.— Endromididae, жёлтые Ш. — Lemoniidae, походные Ш.), гусеницы к-рых изготовляют для окукливания коконы из щелковины. В 19 в. назв. «Ш.» относилось ко всей группе семейств ночных бабочек, не питающихся во взрослой стадии. Нек-рые виды из неупомянутых выше семейств и ныне иногда наз. Ш., напр.: непарный Ш. (сем. волнянок), сосновый, сибирский, кольчатый Ш. (сем. коконопрядов), китайский и японский дубовые Ш. (сем. павлиноглазок). Дикий тутовый Ш. (*Bombyx mandarina*) в Красной книге СССР.

ШЕ́ЛФОРДА ПРА́ВИЛО, з а к о н   т о л е р а н т н о с т и, один из основополагающих принципов экологии, согласно к-рому присутствие или процветание по-



Кривые толерантности стенотермных (*а* и *в*) **и эвритермных** (*б*) **организмов.** По оси абсцисс — температура среды обитания, по оси ординат — активность (рост) организмов.

пуляции к.-л. организмов в данном местообитании зависит от комплекса экологич. факторов, к каждому из к рых у организма существует определ. диапазон толерантности (выносливости). Диапазон толерантности по каждому фактору ограничен его миним. и макс. значениями, в пределах к-рых только и может существовать организм («экологич.

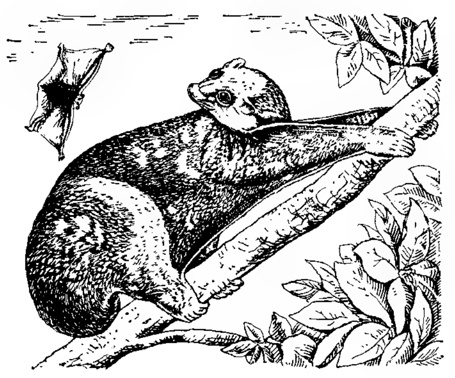
стандарт» вида). Степень благополучия популяции (или вида) в зависимости от интенсивности воздействующего на неё фактора представляют в виде т. н. кривой толерантности, имеющей обычно колоколообразную форму с максимумом, соответствующим оптимальному значению данного фактора. Ш. п. выдвинуто в 1913 В. Шелфордом на основании экспериментов по воздействию на насекомых физич. агентали разной интенсивности. Вместе с *Либиха законом* объединяется в принцип лимитирующих факторов. Лимитирующим может быть любой экологич. фактор (напр., кол-во мест, пригодных для устройства гнезда), но наиб. важным чаще оказываются темп-ра, вода, пища (для растений — наличие биогенных элементов в почве). Предложен ряд положений, дополняющих закон: диапазоны толерантности к отд. факторам и их комбинациям различны; организмы с широкими диапазонами толерантности (эврибионты) широко распространены; если уровень одного фактора выходит за пределы толерантности, сужается диапазон выносливости к др. факторам, и т. д.

ШЕЛЮГА, виды из рода ива. Чаще Ш., или красноталом, вербой красной, наз. иву остролистную (*Salix acutifolia*), дерево (выс. 10—12 м) из рода ива. Молодые ветви прутьевидные, буро- или ярко-красные. Листья ланцетные, сизые. Цветёт задолго до появления листьев. В умеренном поясе Евразии; в СССР — на приречных песках. Ш. жёлтой часто наз. иву волчниковую (*S. daphnoides*), а Ш. сибирской — иву росистую (*S. rorida*). См. также *Верба*.

ШЕМАЙ (*Chalcalburnus*), род рыб сем. карповых. Дл. до 40 см, обычно меньше, масса до 800 г. Между брюшным и анальным плавниками киль, не полностью покрытый чешуёй. Неск. видов, в водах Европы, басс. Тигра и Евфрата и в реках Ср. Азии; в СССР 1 вид — Ш. обыкновенная (*C. chalcoides*) с неск. подвидами, в басс. Каспийского, Чёрного, Азовского и Аральского морей. Каспийская и азово-черноморская Ш.— проходные, аральская Ш.— жилая. Половая зрелость в 2—5 лет. Нерест летом. Плодовитость 2,6—23,5 тыс. икринок. Питаются планктоном и личинками рыб. Ценный объект промысла. Численность сократилась в результате перелова. Разводятся в питомниках.

ШЕРСТИСТЫЕ ОБЕЗЬЯНЫ, лаготриксы (*Lagothrix*), род цепкохвостых обезьян. Дл. тела 39—58 см, хвоста 56—73 см. Телосложение плотное, передние конечности немного короче задних, большой палец кисти хорошо развит. Волосяной покров короткий, густой, серый, тёмно-бурый, черноватый, на голове — темнее, на животе — светлее. Голова сравнительно крупная, массивная; лицо безволосое, почти чёрное. 2 вида: желтохвостая шерстистая обезьяна (*L. flavicauda*) и гумбольдтова шерстистая обезьяна (*L. lagothricha*). Обитают в лесах басс. Амазонки. Образ жизни дневной, древесный, но часто спускаются на землю. На деревьях передвигаются с помощью подвешивания на передних конечностях. Держатся группами по 15—20 особей. Питаются плодами, листьями, орехами. Беременность ок. 225 сут. Рождают одного детёныша.

ШЕРСТОКРЫЛЫ, кагуаны (Dermoptera), отряд плацентарных млекопитающих. Отделились от древних насекомоядных, по-видимому, в палеоцене. Известны с верхнего палеоцена и нижнего эоцена Сев. Америки. Дл. тела 35—43 см, хвоста 22—27 см. Подошвы лап с присасывательными дисками. От шеи к передним и задним ногам и к хвосту протянута летательная перепонка. Первые два нижние резца с расширенными коронками и 5—20 продольными разрезами. На грудине небольшой киль. 4 сем., в т. ч. 1 совр., с единств. родом *Cynocephalus*, двумя видами, в Юго-Вост. Азии (включая о-ва Индонезии) и на Филиппинах. Обитатели тропич. лесов. Передвигаются по ветвям спиной вниз. Активны ночью. Способны к планирующим прыжкам (на расстояние до 60 м). Растительноядные. Один раз в год рождают 1 детёныша. Объект охоты (мясо, мех).



Филиппинский шерстокрыл (*Cynocephalus volans*).

ШЕРШНИ (*Vespa*), род ос настоящих. Объединяет наиб. крупные (дл. до 40 мм) формы этого сем. Ок. 20 видов, распространены широко, особенно в Юго-Вост. Азии (12 видов). В СССР — 5—7 видов, наиб. известны европейский, или обыкновенный, Ш. (*V. crabro*), в Европ. части и Сибири, и восточный Ш. (*V. orientalis*), в Ср. Азии. Гнёзда в дуплах деревьев, реже открыто, в местах, защищённых от дождя, или в земле. Личинок, воспитываемых в «бумажных» сотах, выкармливают «фаршем» из разл. насекомых, в т. ч. медоносных пчёл. Могут вредить пчеловодству. Укол жала Ш. для человека болезнен. См. рис. 10 в табл. 25.

ШЕСТИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ (Hexacorallia), подкласс коралловых полипов. В ископаемом состоянии известны со среднего ордовика (возможно, раньше). Крупные одиночные или мелкие колониальные полипы. Гастральная полость имеет не менее 12 попарно сближенных первичных перегородок (мезентериев), определяющих шестилучевую симметрию тела. Число щупалец обычно также равно или кратно 6. 5 отрядов: актинии, мадрепоровые кораллы, корковые кораллы, цериантарии, зоантарии.

● Наумов Д. В., Пропп М. В., Рыбаков С. Н., Мир кораллов, Л., 1985.

ШИБЛЯК (от серб.-хорв. šibljak — кустарник), кустарниковая растительность, образованная листопадными видами, способными переносить длительную летнюю засуху (держидерево, грабинник, сумах дубильный, сирень, миндаль, неск. видов дуба). Встречается в предгорьях и низкогорьях гл. обр. Вост. Средиземноморья, а также Крыма и Кавказа. Ш. является коренной формацией.

ШИГЕЛЛЫ (*Shigella*), род энтеробактерий. Грамотрицательные неподвижные неспороносные палочки, факультативные анаэробы. Обитают в кишечнике человека и высших обезьян. *Shigella dysenterica* — возбудитель дизентерии.

ШИЗОГОНИЯ, схизогония (от греч. schízo — разделяю, расщепляю и *...гония*), множественное бесполое размножение у простейших (фораминифер, споровиков) и нек-рых водорослей. При Ш. ядро материнской особи, или шизонта, делится путём быстро следующих друг за другом делений на неск. ядер, и весь шизонт распадается на соотв. число одноядерных клеток — мерозоитов. После неск. бесполых поколений наступает половой процесс. В частности, у споровиков (кокцидии, гемоспоридии) в цикле их развития мерозоиты, внедрившиеся в клетки организма хозяина, могут становиться гаметоцитами, из к-рых образуются гаметы.

ШИЛОКЛЮВКИ (*Recurvirostra*), род ржанковых. Клюв уплощённый, в вершинной части загнут вверх. Во время кормёжки Ш. погружают кончик клюва в воду или верхние слои ила и, поводя клювом, собирают рачков, моллюсков и насекомых. 4 вида, на всех материках. В СССР 1 вид — шилоклювка (*R. avosetta*). Дл. в среднем 43 см. Обитает в степной и пустынной зонах (от Дуная до Забайкалья); селится колониями на заболоченных берегах солёных озёр, встречается и по мор. побережьям. См. рис. 5 при ст. *Ржанковые*.

ШИЛОХВОСТЬ (*Anas acuta*), птица сем. утиных. Дл. ок. 70 см. У самца средние рулевые перья узкие и длинные (отсюда назв.). Распространена в Евразии и Сев. Америке; в СССР — на большей части территории, кроме Крайнего Севера, юга Европ. части и Ср. Азии. Летом во время линьки многочисленна в дельте Волги и на озёрах Казахстана и Юго-Зап. Сибири. Пища растительная и животная. Объект охоты. См. рис. 5 при ст. *Утиные*.

ШИЛЬНИК (*Subularia*), род однолетних растений сем. крестоцветных. Мелкие, обычно погружённые в воду травы с розеткой шиловидных листьев и безлистным стеблем — стрелкой. Плод — стручочек. 2 вида, в умеренном поясе Евразии и горах Вост. Африки. В СССР 1 вид — Ш. водный (*S. aquatica*), растущий по мелководьям и песчаным отмелям. Имеет 2 формы: погружённую, с более длинными листьями, и надземную. Цветёт над поверхностью воды или чаще под водой (в этом случае цветки клейстогамные). Ш. иногда наз. также полушник.

ШИМПАНЗЕ (*Pan*), род человекообразных обезьян сем. понгид. Рост до 150 см, масса 50—60 кг (карликовый Ш. значительно меньше). Телосложение немассивное, передние конечности длиннее задних. Кисть узкая с коротким первым и удлинёнными остальными пальцами, между пальцами стопы короткие кожные перепонки. Волосяной покров чёрный, негустой, лоб часто оголён. У многих кожа тела светлая. Голова небольшая, округлая, имеются лобные пазухи, лицевой отдел черепа слабо выступает вперёд. Объём мозга 350—550 см³. Уши большие, сильно оттопыренные. Зубы развиты слабее, чем у др. человекообразных обезьян. 2 вида: обыкновенный Ш. (*P. troglodytes*) с тремя подвидами — швейнфуртовский Ш. (*P. t. schweinfurthii*), Ш. чего (*P. t. troglodytes*), с «веснушками» на светлом лице, и обыкновенный Ш. (*P. t. verus*), с чёрной пигментацией вокруг глаз, напоминающей бабочкообразную маску. Для карликового Ш., или бонобо (*P. paniscus*), характерны длинные во-

лосы, особенно на голове, и красные губы. Обитают в лесах и открытых ландшафтах Экв. Африки к В. до озёр Виктория и Танганьика. Образ жизни полуназемный. По земле передвигаются, опираясь на тыльную сторону пальцев кистей. Кочуют даже при изобилии корма (иногда проходят до 50 км в день). На ночь строят сложные гнёзда. Всеядные; взрослые особи, преим. самцы, охотятся на птиц и др. мелких животных (детёныши копытных, мартышки, павианы и др.). Половой зрелости достигают к 6—10 годам. Беременность ок. 225 сут. Самка кормит детёныша молоком до 3—4 лет. Продолжительность жизни 50—60 лет. Живут стадами (по 50 и более особей), во главе с самцом-вожаком, который часто сменяется. Ш. весьма эмоциональны, общительны и любопытны. Для общения характерны звуковые сигналы (более 30), обычны жесты, мимика, позы. Часами занимаются обследованием обстановки, манипулируют предметами. Ш. широко используются как лабораторные животные. По многим биохимич. и генетич. (хромосомный набор у обоих видов Ш. 2n = 48) показателям Ш. ближе к человеку, чем другие человекообразные обезьяны (методом мол. гибридизации ДНК показано, что «расстояние» между ними не больше, чем между двумя видами одного рода у др. животных). В эксперим. условиях способны решать сложные задачи, использовать предметы в качестве орудий (обламывать боковые ветви, откалывать зубами деревянные планки и пр.), обучаться словам-жестам («словарный» запас достигает неск. десятков знаков), к-рыми Ш. вполне сознательно пользуются. Физиологи и психологи используют Ш. в качестве модели для изучения особенностей развития сознания у антропоидных предков человека, что оправдано его сходством с ископаемыми дриопитеками. Ш. хорошо изучены в естеств. условиях и в неволе, где они легко приживаются и размножаются. Численность в природе сокращается; карликовый Ш.— в Красной книге МСОП. См. рис. 7—10 в табл. 58.

● Лавик-Гудолл Дж., В тени человека, пер. с англ., М., 1974; Гиглиери М. П., Социальная экология шимпанзе, «В мире науки», 1985, № 8.

ШИНШИЛЛОВЫЕ (Chinchillidae), семейство грызунов. Дл. тела 22—66 см, хвоста 7,5—32 см, масса 0,5—7 кг. Глаза и уши большие, хвост густо покрыт волосами. 3 рода: вискаши (единств. вид), горные вискаши (*Lagidium*) и шиншиллы. В Юж. Америке (от Перу и Боливии к Ю. до 52°), на равнинах и в горах (до выс. 5000 м). У шиншилл (*Chinchilla*) дл. тела 22—38 см, хвоста 7,5—15 см, масса 0,5—1 кг. Мех густой, шелковистый, на спине — голубовато- или коричневато-серый с черноватым оттенком, на брюхе — желтовато-белый. 2 вида, в пустынных горных районах Чили и Боливии. Живут большими колониями в расщелинах скал и каменных россыпей. Наиб. активны утром и вечером. Быстро передвигаются короткими прыжками. Питаются надземными частями растений. 1—3 раза в год рождают по 1—6 детёнышей. Начиная с сер. 18 в. интенсивно истреблялись из-за ценного меха и были почти уничтожены. Благодаря охране численность восстанавливается. Шиншилл разводят на зверофермах. Делаются попытки акклиматизации в СССР (Таджикистан). 2 вида в Красной книге МСОП. См. рис. 33, 34 при ст. *Грызуны*.

ШИП (*Acipenser nudiventris*), проходная рыба рода осетров. Дл. до 2 м, редко — более, масса до 50 кг. Костных пластинок на теле между рядами жучек нет. Нижняя губа в отличие от др. осетров сплошная (не прервана посредине). Усики бахромчатые. Обитает в басс. Каспийского и Аральского морей, в Чёрном и особенно Азовском м. редок. Акклиматизирован в оз. Балхаш. В большинстве рек образует яровую и озимую формы. Нерест в марте — мае. Плодовитость от 250 тыс. до 1 млн. икринок. Питается моллюсками, др. водными беспозвоночными и мелкой рыбой. Живёт до 30 лет, иногда дольше. Образует естеств. гибриды с севрюгой, русским осетром, белугой. Ценная промысловая рыба. Численность сократилась. См. рис. 3 в табл. 37Б.

ШИПОВНИК, виды рода *роза*, содержащие в плодах большое кол-во витамина С. Иногда употребляют в качестве родового синонима.

ШИРОКИЙ ЛЕНТЕЦ (*Diphyllobothrium latum*), ленточный червь отр. Pseudophyllidea. Стробила дл. до 9 (иногда до 20) м; состоит из 3—4 тыс. члеников. Головка с 2 ботриями. В каждом членике по одному гермафродитному половому

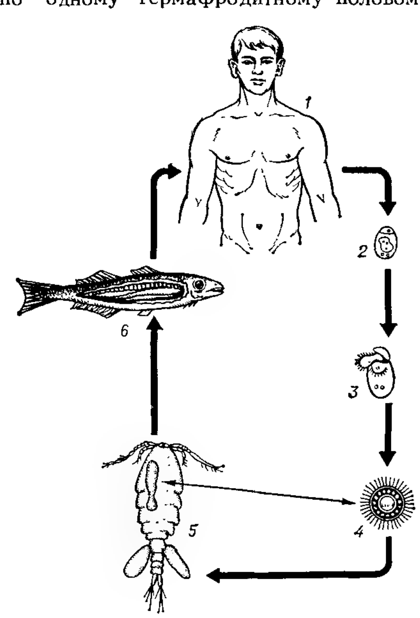


Схема жизненного цикла широкого лентеца: *1* — окончательный хозяин (человек); *2* — яйца лентеца, выходящие во внешнюю среду; *3* — выход корацидия; *4* — свободноплавающий корацидий; *5* — первый промежуточный хозяин (циклоп); *6* — второй промежуточный хозяин (рыба) с плероцеркоидом в мускулатуре.

комплексу. Петли зрелой матки образуют розетковидную фигуру. В сутки Ш.л. выделяет до 2,1 млн. яиц. Паразит хищных млекопитающих и человека. Цикл развития со свободноплавающей личинкой — корацидием и 2 промежуточными хозяевами: первый — веслоногие рачки, в полости тела к-рых развиваются процеркоиды, второй — хищные рыбы (щука, налим, окунь и др.), в мускулатуре и внутр. органах к-рых развиваются плероцеркоиды дл. 5—10 мм. Хищные млекопитающие и человек заражаются, поедая сырую, непрожаренную и непроваренную рыбу. Ш. л. вызывает опасное заболевание человека — дифиллоботриоз.

ШИРОКОНОСКА (*Anas clypeata*), птица сем. утиных. Дл. ок. 50 см. Клюв у вершины заметно расширен (отсюда назв.). Распространена в умеренном поясе Евразии и на З. Сев. Америки; в СССР — преим. в степной и лесостепной зонах, на мелких стоячих водоёмах и тихих плёсах рек. Объект охоты. См. рис. 4 при ст. *Утиные*.

ШИРОКОНОСЫЕ ОБЕЗЬЯНЫ, американские обезьяны, обезьяны Нового Света (Platyrrhina), секция человекоподобных приматов. Происходят, вероятно, от эоценовых североамериканских долгопятов. Развивались независимо от узконосых обезьян по линии приспособления исключительно к древесной жизни и высокой специализации. Имеют широкую носовую перегородку, ноздри обращены в стороны. Хвост обычно длиннее тела, у нек-рых — хватательный. Защёчные мешки и седалищные мозоли отсутствуют. 1 надсем. (Ceboidea), 2 сем.: цепкохвостые обезьяны и игрунковые обезьяны; ок. 60 видов, в лесах Центр. и Юж. Америки. 18 видов и 2 подвида в Красной книге МСОП.

ШИРОКОРОТЫ (*Eurystomus*), род сизоворонковых. Клюв короткий, у основания широкий, на конце слегка загнут. 3 вида, в тропич. Африке, на о. Мадагаскар, в Юж. и Вост. Азии, Нов. Гвинее и Австралии. В СССР 1 вид — широкорот (*E. orientalis*), на Ю. Хабаровского и в Приморском краях. Дл. тела ок. 30 см. Перелётная птица. Обитает в высокоствольных листв. лесах с полянами, особенно в поймах рек. Гнёзда в дуплах. В кладке 4—6 белых яиц. Насекомых ловит на лету, реже на деревьях или на земле. Иногда поедает пчёл близ пасек.

ШИРОКОУШКИ (*Barbastella*), род гладконосых летучих мышей. Широкие ушные раковины сращены основаниями над лбом, участок кожи между глазами и носом голый. 2 вида, в умеренном поясе и субтропиках Евразии и в Сев. Африке. В СССР — оба вида: европейская Ш. (*B. barbastella*) — на З. и Ю. Европ. части и на Кавказе, азиатская Ш. (*B. leucomelas*) — в Закавказье и Ср. Азии. См. рис. 2 при ст. *Гладконосые летучие мыши*.

ШИШКА (strobilus), собрание мегастробилов хвойных растений, каждый из к-рых представляет собой семенную чешую с семязачатками, сидящую на центр. оси в пазухе кроющей чешуи; последняя может полностью или частично срастаться с семенной. Иногда Ш. состоит только из одного мегастробила (тисс). При созревании семян Ш. становятся б. ч. деревянистыми (напр., у сосны, ели), реже мясистыми, ягодообразными (можжевельник, тисс).

Нередко Ш. наз. также микростробил (собрание микроспорофиллов) хвойных и саговниковых растений и мегастробил (собрание мегаспорофиллов) саговниковых. В этом случае микростробил наз. мужской Ш., а мегастробил и собрание мегастробилов — женской Ш.

ШМЕЛИ (*Bombus*), род обществ. пчёл сем. Apidae. Дл. до 3,5 см, тело в густых длинных волосках, образующих рыжие, чёрные или белые перевязи. Ок. 300 видов, распространены широко, кроме Африки; в СССР — 125 видов, гл. обр. в лесах и в горах. Гнёзда из воска, перемешанного с сухими стеблями трав, мхом и т. п., строят в почве, в Юж. Америке — часто на её поверхности. В умеренном поя-

се гнездо существует один сезон. Основывается весной перезимовавшей оплодотворённой самкой, её потомство — рабочие особи — продолжают строить гнездо; запасают для личинок нектар и пыльцу растений. Число особей в гнезде — от неск. десятков до 1000, в тропиках — до 2500. Ш. — осн. опылители кормовых культур (клевера красного, люцерны и др. бобовых). 14 видов Ш. в Красной книге СССР. См. рис. 21 в табл. 25.

ШМЕЛИ́-КУКУ́ШКИ (*Psythyrus*), род сем. настоящих пчёл (Apidae). Похожи на шмелей, от к-рых ведут своё происхождение, но слабее опушены и не имеют на задних ногах корзиночки из волосков для сбора пыльцы. Ок. 30 видов, гл. обр. в умеренном поясе Сев. полушария; в СССР — 16—17 видов. Гнездовые паразиты шмелей. Собств. рабочих особей не имеют, захватывают гнёзда шмелей, убивая самку-основательницу. Выводящиеся в гнезде рабочие шмели воспитывают потомство Ш.-к.

ШПА́НКИ (*Lytta*), род жуков сем. нарывников. Дл. 10—22 мм. Тело удлинённое. В СССР — ок. 10 видов. Наиб. известна в Европ. части яркозелёная шпанская, или ясеневая, мушка (*L. vesicatoria*). Жуки объедают листья деревьев, особенно ясеня и сирени, личинки развиваются в гнёздах диких пчёл. Скопление жуков легко обнаруживается по характерному резкому запаху. См. рис. 12 в табл. 29.

ШПИНА́Т (*Spinacia*), род одно- или двулетних травянистых растений сем. маревых. 3 вида, в Евразии, Сев. Америке. Родина — Передняя Азия. В культуре Ш. огородный (*S. oleracea*) — однолетнее двудомное растение выс. 25—50 см. В начале вегетации образует розетку треугольно-копьевидных или продолговато-яйцевидных листьев (на этой стадии используются в пищу), позднее — цветущий стебель. Листья содержат витамины А, В, С, богаты белком (34%, уступает лишь мясу). В России с 18 в.

ШПО́РА, роговое образование на конечностях у нек-рых животных. У птиц Ш. — роговой шип на костном выступе цевки (напр., у самцов фазановых), на пряжке крыла (напр., одна Ш. у якан и две Ш. у паламедей), на костях запястья и сгибах крыла (шпорцевые гуси). У самцов клоачных Ш. расположена в области предплюсны и имеет канал — проток ядовитой шпорцевой железы. У лошадей Ш. — остаток ороговевшей подошвенной подушечки. У шпорцевых лягушек Ш. — острый коготок на внутреннем пальце задних лап. Ш. может служить для защиты или нападения.

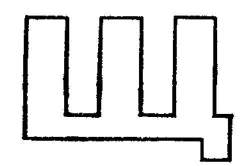
ШПО́РЦЕВЫЕ ЛЯГУ́ШКИ (*Xenopus*), род бесхвостых земноводных подсем. когтистых лягушек. Дл. до 8 см. Тело плотное, голова небольшая, уплощённая, под глазами щупальца. На верх. челюсти — зубы. Между длинными пальцами (3 из к-рых с когтями; отсюда назв.) задних конечностей — широкая плават. перепонка. 12 видов, в Юж. Африке. Обитают в воде, в связи с чем на теле сохраняются органы боковой линии. Питаются мелкими беспозвоночными, заталкивая их в рот тонкими свободными пальцами передних конечностей. Наиб. известна гладкая Ш. л. (*X. laevis*), используемая в биол. и мед. исследованиях. Один из видов Ш. л. — *X. gilli* — в Красной книге МСОП.

ШПРО́ТЫ (*Sprattus*), род рыб сем. сельдёвых. Дл. до 17—18 см. Тело покрыто легко опадающей чешуёй. Брюшные килевые чешуйки хорошо развиты. 4 вида, в умеренных и субтропич. водах у берегов Европы, Юж. Америки, Юж. Австралии и Нов. Зеландии. В водах СССР 2 подвида европейского Ш. (*S. sprattus*) — балтийский Ш., или килька (*S. s. balticus*), и черноморский (*S. s. phalericus*). Планктофаги. Живут до 5—6 лет. Половая зрелость в возрасте 1 года (черноморский Ш.), или 2—3 лет (балтийский Ш.). Плодовитость до 2,5 тыс. икринок, икра пелагическая. Важный объект промысла. Ш. иногда наз. кильками.

ШТА́ММ (нем. Stamm, букв. — ствол, основа; семья, племя), чистая культура микроорганизма, выделенного из определ. источника или полученного в результате мутаций. Разные штаммы одного и того же микроорганизма могут различаться по ряду свойств, напр. вирулентности, чувствительности к антибиотикам и др. Ш. микроорганизмов, применяемые в пром-сти для микробиол. синтеза белков (в т. ч. ферментов), антибиотиков, витаминов, органич. к-т и др. веществ, значительно продуктивнее (в результате селекции) диких Ш.

ШТО́КРО́ЗА, алцея (*Alcea*), род растений сем. мальвовых. Высокие многолетние или двулетние травы. Листья цельные или пальчатолопастные. Цветки крупные, разл. окраски, в колосовидной кисти. Подчашие б. ч. из 6 листочков. Плод — дробный, распадающийся при созревании на односемянные доли, разделённые ложной перегородкой на 2 части. Ок. 60 видов, от Средиземноморья до Ср. и Центр. Азии. В СССР — 35 видов, гл. обр. на Кавказе и Ср. Азии, а также на юге Европ. части и Алтае. Растут по степям, каменистым склонам, опушкам, как сорные в посевах и на залежах. Мн. виды медоносы. Ш. розовая (*A. rosea*), иногда наз. мальвой, — декор. растение садов и парков (лепестки от чёрно-красных до белых). Чёрно-красные лепестки используются для подкрашивания вин, ликёров, окраски тканей. Из стеблей получают грубое волокно.

ШЭД, американская шэд (*Alosa sapidissima*), рыба рода алоз. Дл. до 60—75 см, масса до 5—6,5 кг. Обитает у атлантич. побережья Сев. Америки. Акклиматизирована у зап. берегов США, где теперь обитает от Калифорнии до Аляски; иногда появляется у берегов Вост. Камчатки. Живёт до 11 лет. Созревает на 4—5-м году. Плодовитость 100—650 тыс. икринок. На нерест идёт в реки, иногда поднимаясь вверх по течению на 500—700 км. В юж. частях ареала после нереста рыбы погибают, в северных — после нагула в море в течение года нерестятся повторно. Молодь питается беспозвоночными, затем мелкой рыбой. Основа пищи Ш. в море — зоопланктон. Ценный объект промысла. Численность уменьшается из-за нарушения условий размножения и загрязнения вод. В сев. части Мексиканского зал. обитает южная Ш. (*A. ohioensis*), дл. до 50 см. Промысловое значение её невелико.



ЩАВЕ́ЛЕВАЯ КИСЛОТА́, HOOCCOOH, дикарбоновая к-та. В свободном состоянии и в виде солей—оксалатов — широко распространена во мн. растениях (кислица, щавель, шпинат, молодило), часто образуя в клетках характерные кристаллы-друзы; оксалаты обнаружены также в тканях животных. В значит. кол-вах Щ. к. накапливается в культурах мн. плесневых грибов (напр., из родов *Aspergillus*, *Mucor*, *Penicillium*), образуясь из самых разнообразных веществ: углеводов, глицерина, солей уксусной и нек-рых др. органич. к-т. Пути биосинтеза Щ. к. многообразны: последоват. окисление уксусной к-ты в гликолевую, глиоксилевую, а затем щавелевую к-ту; гидролитич. распад щавелевоуксусной к-ты и др. Образование Щ. к., вероятно, тесно связано с реакциями *трикарбоновых кислот цикла*.

ЩАВЕЛЕВОУ́КСУСНАЯ КИСЛОТА́, $HOOCCOCH_2COOH$, дикарбоновая кетокислота. Соли Щ. к. — оксалоацетаты — промежуточные продукты обмена веществ (цикла трикарбоновых к-т), связывающие превращения углеводов и аминокислот; образуются при окислении аспарагиновой к-ты и аспарагина, карбоксилировании пирувата. При переаминировании оксалоацетатов с α-аминокислотами образуется аспарагиновая к-та, декарбоксилировании — пируват.

ЩАВЕ́ЛЬ (*Rumex*), род многолетних и однолетних трав сем. гречишных. Листья в прикорневой розетке. Цветки мелкие, обоеполые или однополые (растения двудомные), ветроопыляемые, в метельчатом соцветии. Плод орешковидный, трёхгранный. 150—200 видов, почти по всему земному шару, преим. в умеренных поясах. В СССР — ок. 70 видов. Щ. кислый, или обыкновенный (*R. acetosa*), растёт по лугам, культивируется как листовой овощ. Мн. виды Щ. — сорняки на полях, лугах, у жилья: щавелёк (*R. acetosella*), Щ. курчавый (*R. crispus*), Щ. густой, или конский (*R. confertus*), к-рый используют в медицине и ветеринарии.

ЩЕГО́Л (*Carduelis carduelis*), птица сем. вьюрковых. Дл. в среднем 12 см. Крылья чёрные с жёлтой полосой, у основания клюва красное кольцо, темя чёрное или серое. Распространён в Евразии, Сев.-Зап. Африке; в СССР — к С. до Карелии, на В. до Прибайкалья. Селится в листв. рощах, на вырубках и в садах. Гнёзда на кустах и деревьях. Питается семенами, в частности репейника и чертополоха, извлекая их клювом как пинцетом; птенцов кормит насекомыми. Песня — звонкие трели (более 20 вариан-

тов). Щ. часто содержат в клетках. См. рис. 4 при ст. *Вьюрковые*.

ЩЕЛЕЗУ́БОВЫЕ (Solenodontidae), примитивное сем. насекомоядных. Известны с верхнего и среднего олигоцена. Конечности пятипалые, передние — стопоходящие, задние — пальцеходящие. Под мышками и в пахах — железы, выделяющие секрет с резким запахом. Подчелюстная слюнная железа (продуцирующая ядовитую слюну) открывается протоком у основания второго ниж. резца, на передней поверхности к-рого имеется борозда (отсюда назв.). Дл. тела 28—32 см, хвоста 17,5—25,5 см. 1 род, 2 вида: гаитянский щелезуб (*Solenodon paradoxus*) и кубинский щелезуб (*S. cubanus*), на о-вах Гаити и Куба. Обитатели лесов и кустарниковых зарослей. Раз в год рождают обычно 3 детёнышей. Кубинский щелезуб до 1975 не встречался в течение 20 лет и считался исчезнувшим видом. Оба вида в Красной книге МСОП.

ЩЕЛКУНЫ́ (Elateridae), семейство жуков подотр. разноядных. Дл. от 2 до 50 мм, чаще 7—10 мм. Тело удлинённое, заострённое к концу, ноги короткие, переднегрудь подвижно сочленена с надкрыльями. С помощью прыгательного аппарата переворачиваются со спины — переднегрудь несёт зубец, входящий в ямку среднегруди и функционирующий, как пружина: то упирается в край среднегруди, то соскальзывает в углубление, создавая толчок. Упавший на спину жук с характерным щелчком (отсюда назв.) может неск. раз подпрыгивать вверх до 30—40 см, пока не упадёт на брюшко. Ок. 10 тыс. видов, распространены широко; в СССР — св. 500 видов. Жуки обитают на растениях, под корой и в лесной подстилке; обычно растительноядные. Личинки — проволочники. Многие повреждают с.-х. культуры, особенно широкий Щ. (*Selatosomus latus*), чёрный Щ. (*Athous niger*), дл. 10—14 мм, полосатый Щ. (*Agriotes lineatus*), дл. 7—11 мм, и др. В тропиках Америки встречаются крупные, ярко светящиеся виды — кукухо (род *Pyrophorus*). См. рис. 40, 41, 49 в табл. 28.

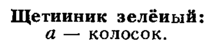
● Гурьева Е. Л., Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсемейство Elaterinae, Л., 1979 (Фауна СССР. Жесткокрылые, т. 12, в. 4).

ЩЕТИ́НКИ, хеты, неподвижные или подвижные, сплошные или полые, защитные или чувствит. выросты кутикулы у беспозвоночных. Щ. могут быть волосо-, палочко-, крючковидными, перистыми и др. формы; образуются хетобластами на дне фолликула или щетинконосного мешка. Щ. располагаются на брюшной стороне и вокруг заднего конца тела (эхиуриды), на параподиях т. н. ацикулы (полихеты), в зобе (нек-рые мшанки), по бокам рта (щетинкочелюстные), на краях мантии (плеченогие), в области пояска и на заднем отделе тела (погонофоры). Щ. членистоногих нередко постоянны в числе и по расположению (хетотаксия), что используется как систематич. признак. Щ. служат для опоры при рытье норок и ползании, для защиты тела и крыльев, захвата добычи, для осязания и восприятия звуков. Видоизменённые Щ. — чешуйки.

ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫ́Е (Chaetognatha), тип беспозвоночных животных. Филогения неясна. По характеру возникновения вторичного рта и способу закладки мезодермы Щ. иногда причисляют к вторичноротым. Тело стреловидное, стекловидно-прозрачное, дл. от 5 мм до 10 см. Подразделено на головной, туловищный и хвостовой отделы; окаймлено боковыми (парными) и хвостовыми плавниками. Кожный эпителий многослойный, под ним расположен слой продольных поперечнополосатых мышц. На голове — рот, органы чувств и 2 боковые группы серповидных хватательных щетинок (отсюда назв.). Вторичная полость тела (целом) образуется как 2 пары энтероцельных мешков; целом хвоста обособляется позднее. Кишечник прямой, с брюшным анусом. Кровеносной, дыхат. и выделит. систем нет. Гермафродиты. Нервная система из надглоточного и подглоточного узлов, образующих мозг, и сильно развитого туловищного сплетения. Размножение только половое. 1 класс — Щ., или морские стрелки (Chaetognatha). Ок. 50 видов. Быстрые, подвижные мор. хищники; нападают на мелких животных. Большая часть Щ. — планктонные животные; есть донные виды (род *Spadella*).

Щетинкочелюстное *Sagitta*, схема строения: *1* — хитиноидные крючки-щетинки; *2* — мозг; *3* — брюшной ганглий; *4* — кишка; *5* — яичник; *6* — семенник; *7* — хвостовой плавник.

ЩЕТИ́ННИК (*Setaria*), род растений сем. злаков. Многолетние или однолетние травы с плоскими листовыми пластинками. Соцветие — цилиндрич. или лопастная колосовидная метёлка. Колоски двуцветковые, окружённые длинными щетинками (отсюда назв.). Св. 120 видов, в тропич., субтропич., редко в умеренных областях земного шара; в СССР — 7 видов, преим. на юге. Широко распространены Щ. сизый (*S. glauca*) и Щ. зелёный (*S. viridis*), в огородах, у дорог, на приречных песках, галечниках, в борах; злостные сорняки разл. культур. К роду Щ. принадлежит Щ. итальянский, или итальянское просо (*S. italica*), многочисл. культивары к-рого разделяются на 2 группы — могар (convar. *moharia*) и чумиза, или гоми (convar. *maxima*); известны в культуре с 3 в. до н. э. как пищ. и кормовые растения. Многие Щ. — тропич. сорняки.



Щетинник зелёный: *а* — колосок.

ЩЕТИНОХВО́СТКИ (Thysanura), отряд эктогнатных насекомых. Дл. до 2 см. Первичнобескрылые. Тело веретеновидное, покрыто чешуйками. Усики длинные, нитевидные. Глаза фасеточные. Ротовой аппарат грызущий, не втянутый в головную капсулу (эктогнатизм), ноги бегательные. На конце брюшка — пара многочлениковых церков и хвостовая нить. Развитие типа протометаболии (см. *Метаморфоз*). Св. 400 видов, в тропиках и субтропиках, синантропные виды встречаются в более холодных областях. В СССР 9 видов, в т. ч. обитающие в помещениях чешуйница обыкновенная, или сахарная (*Lepisma saccharina*), и термобия домашняя (*Thermobia domestica*). Сапрофаги, фитофаги, хищники. Иногда повреждают книги, выедая крахмальный клейстер.

ЩЁТОЧНАЯ КАЁМКА, совокупность микроворсинок апикальных отделов клеток эпителия всасывающего типа. Хорошо выражена в извитых канальцах нефронов, тонком кишечнике.

ЩИТКИ́ (scutellae), уплотнённые и утолщённые участки кутикулы у беспозвоночных и роговые пластинки в коже (видоизменённый чешуйный покров) у пресмыкающихся и птиц. Хитиновые Щ. у мн. киноринхов и коловраток образуют защитный панцирь. Членистоногим свойственны опорно-скелетные и защитные Щ. — склериты. Многочисл. Щ., иногда не имеющие отношения к сегментации, развиты у мн. паукообразных (нек-рые клещи и пауки). У черепах Щ. обычно прикрывают сверху костные пластинки, образующие спинной (карапакс) и брюшной (пластрон) щиты панциря. У большинства птиц (кроме сов и нек-рых зимородков) Щ. обычно покрывают плюсну и пальцы, а иногда и часть голени. Характер расположения, форма и число Щ. на голове у пресмыкающихся и на плюсне у птиц — систематич. признаки. Щитком наз. также семядоля у злаков.

ЩИ́ТНИ (Notostraca), подотряд листоногих раков. Известны с верхнего карбона. Плоский крышеобразный карапакс — щит (отсюда назв.) оставляет свободным лишь часть брюшка. Антеннулы и антенны очень маленькие. Функцию чувствит. органов несут и жгутообразные внутр. лопасти 1-й и 2-й пар грудных ног. Грудь состоит из мн. сегментов (иногда до 40), на первых 11 — по паре, а на последующих — от 2 до 6 пар ног; общее число грудных ног больше, чем у любого др. ракообразного. 9 видов, повсеместно во временных водоёмах (весенних лужах, заполненных водой колеях просёлочных дорог и т. п.) и озёрах. В СССР обычны весенний Щ. (*Lepidurus apus*), дл. до 12 мм, и обыкновенный Щ. (*Triops cancriformis*), дл. до 7,5 см. Питаются детритом, растениями, нападают на головастиков и мальков. При захвате пищи используют жевательные отростки ног (способ питания, свойственный трилобитам). В ср. широтах и на С. размножаются преим. партеногенетически. Яйца Щ. легко переносят высыхание, промерзание. См. рис. 2 при ст. *Ракообразные*.

ЩИ́ТНИКИ (Pentatomoidea), надсемейство клопов. Дл. 2—40 (чаще 7—15) мм. Щиток большой (отсюда назв.), прикрывает брюшко на $^1/_3$ или целиком. Семейства: Pentatomidae, Scutelleridae, Cydnidae, Acanthosomatidae и др. Ок. 4000 видов, распространены широко; в СССР — ок. 350 видов. Большинство Щ. питается соком растений, преим. генеративных органов, нек-рые — хищники. Зимуют обычно взрослые. К Щ. относятся виды, сильно повреждающие культурные злаки (вредная черепашка, остроголовые Щ. рода *Aelia*), овощные культуры (крестоцветные клопы), и ряд многоядных, в т. ч. ягодный клоп (*Dolycoris baccarum*). См. рис. 14—16 в табл. 30Б.

ЩИТОВИ́ДНАЯ ЖЕЛЕЗА́ (glandula thyreoidea), непарная (реже парная — у земноводных и птиц) железа внутр. секреции позвоночных; вырабатывает и секретирует в кровь тиронины, или тиреоидные гормоны. Впервые как самостоят. орган дифференцируется у рыб. У млекопитающих Щ. ж. расположена в средней области шеи под гортанью и имеет форму щита или подковы; у человека Щ. ж. (масса ок. 15—30 г) состоит из 2 долей, соединённых перешейком. Осн. морфологич. и функц. единицы Щ. ж. — фолликулы. Эпителиальные, или т. н. фолликулярные, клетки фолликулов обладают выраженной способностью поглощать иод из кровотока (минутный объём кровотока Щ. ж. в 3—7 раз превышает массу Щ. ж.) и синтезировать в составе специфич. белка тиреоглобулина иодсодержащие гормоны тироксин и трииодтиронин, освобождение к-рых происходит при внутриклеточном протеолизе тиреоглобулина. Эти гормоны участвуют в регуляции процессов роста, развития, дифференцировки тканей. Они повышают интенсивность обмена веществ, особенно осн. обмена, усиливая окислит. процессы и теплопродукцию в тканях (животные с гипофункцией Щ. ж. плохо переносят охлаждение), поддерживают на оптимальном уровне энергетич. и биосинтетич. процессы в организме опосредованно через регуляцию тканевого дыхания. У всех позвоночных гормоны Щ. ж. влияют на строение покровов и их производных — стимулируют размножение клеток в базальном слое эпидермиса, а у земноводных, пресмыкающихся и птиц способствуют линьке. В особых клетках Щ. ж. млекопитающих (С-клетках, или парафолликулярных клетках) вырабатывается гормон кальцитонин, регулирующий обмен кальция и фосфора в организме. У ряда видов животных клетки, синтезирующие кальцитонин, расположены отдельно от щитовидной железы (см. *Ультимобранхиальные тельца*). Щ. ж. находится во взаимодействии с др. железами внутр. секреции (гипофизом, надпочечниками, половыми и поджелудочной). Функция Щ. ж. регулируется ЦНС; вырабатываемый гипоталамусом гормон тиролиберин стимулирует секрецию гипофизом тиротропина, к-рый. в свою очередь, стимулирует развитие и функции Щ. ж. Изменение функции Щ. ж. может быть связано как с нарушением синтеза или задержкой выделения тиронинов, так и с усиленной их продукцией.

ЩИТО́ВКИ, группа семейств насекомых подотр. кокцидовых. Имеют многочисл. восковые железы. Спинной щиток из 1—2 личиночных шкурок, пропитанных восковым секретом; у нек-рых (ложнощитовки) спинная поверхность покрыта пластинчатым восковым налётом, у других (подушечницы) она сильнее склеротизирована, чем брюшная. Св. 2000 видов, преим. в тропиках и субтропиках; в СССР — ок. 250 видов. Число поколений в год от 1 до 4. Самки и личинки присасываются к растениям. Сегментация тела у них утрачена, ноги и усики редуцированы, ротовой аппарат расположен между ногами первой пары. Питаются соками растений на ветвях, стволах, корнях, реже на плодах и листьях. Самцы крылатые, подвижные, не питаются. Многие Щ., в т. ч. калифорнийская (*Diaspidiotus perniciosus*),— вредители плодовых и декор. культур.

ЩИТО́ВНИК (*Dryopteris*), род папоротников сем. асплениевых (Aspleniaceae). Наземные, б. ч. лесные папоротники с толстыми короткими корневищами, на к-рых собраны пучком крупные перистые или многократноперистые листья. Сорусы округлые, расположены на разветвлениях жилок ниж. поверхности листьев. Ок. 150 видов, распространены широко, гл. обр. в умеренных областях Сев. полушария (ок. 100 видов — в Гималаях и Вост. Азии), в тропиках — б. ч. в горах. В СССР — ок. 25 видов, почти повсеместно. Мн. виды — лекарств. растения; широко известен Щ. мужской, или *папоротник мужской*. Иногда род Щ. относят к сем. аспидиевых (Aspidiaceae).

ЩИТО́К (corymbus), простое ботрическое соцветие, у к-рого ниж. цветоножки длиннее верхних и цветки располагаются в одной плоскости. Возникло из кисти. Щ. характерен для культурной груши. См. рис. 2 в табл. 18.

ЩИТОМО́РДНИКИ (*Agkistrodon*), род змей сем. ямкоголовых. Дл. до 1,6 м. Окраска пёстрая. На передневерх. стороне головы нек-рые щитки увеличены (отсюда назв.). Погремушки на хвосте нет. 14 видов, из к-рых 10 — в Азии, остальные — в Сев. и Центр. Америке. В СССР распространены Щ. обыкновенный, или палласов (*A. halys*), в низовьях Волги, Ср. Азии и на В. до р. Зея, Щ. восточный (*A. blomhoffi*), на Д. Востоке, до слияния рек Аргунь и Шилка, а также Щ. каменистый (*A. saxatilis*). Живут Щ. гл. обр. в сухих местах, нек-рые тесно связаны с водой. Активность зависит от темп-ры воздуха (напр., весной активны днём). Питаются лягушками, грызунами, ящерицами, беспозвоночными. Яйцеживородящие, приносят от 2 до 12 детёнышей. Укус Щ. болезнен. В нек-рых странах употребляют в пищу. Яд используют в медицине. См. рис. 17 в табл. 43.

ЩИТОНО́СКИ (Cassidinae), подсемейство жуков сем. листоедов. Дл. 4—20 мм. Тело овальное, сильно уплощённое с распластанными краями наподобие щита, покрывающего насекомое сверху (отсюда назв.). Окраска яркая, часто с металлич. отливом. Ок. 3500 видов, распространены широко, особенно обильны в тропиках; в СССР — ок. 70 видов. Личинки и куколки имеют характерные перистые отростки, покрывают своё тело сухими экскрементами. Все стадии Щ. развиваются на листьях. Нек-рые виды Щ. могут повреждать с.-х. культуры. Наиб. обычна свекловичная Щ. (*Cassida nebulosa*), дл. 6—7 мм, повреждающая свёклу. См. рис. 16 в табл. 29.

ЩУ́КОВЫЕ (Esocidae), семейство рыб отр. лососеобразных. Дл. до 1,5 м, масса до 35 кг (обычно меньше). Рыло удлинённое, сплющено сверху вниз. Нижнечелюстные зубы кинжаловидные. 1 род — щуки (*Esox*), 5 видов. Обыкновенная щука (*E. lucius*) живёт в пресных водах Евразии и Америки, амурская щука (*E. reicherti*) — в бассейне Амура и на Сахалине; 3 вида — в водоёмах вост. части Сев. Америки. Обитают в слабопроточных водоёмах с богатой растительностью, держатся в зарослях. Хищники-засадчики. Половая зрелость на 3-м году. Нерест с марта по май, на мелководье. Плодовитость 17,5—215 тыс. икринок (диам. до 3 мм). Молодь рано начинает хищничать. Объект промысла, разведения и спорт. лова.

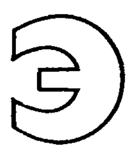
ЩУ́ПАЛЬЦА (tentaculi), подвижные выросты тела у кишечнополостных, моллюсков, многощетинковых червей, мшанок, плеченогих, погонофор, крыложаберных и др. беспозвоночных. Располагаются обычно на переднем конце тела и выполняют функцию захватывания пищи, иногда дыхания и рецепции. Щ. кишечнополостных богаты стрекательными клетками.

ЩУ́ПАЛЬЦЕВЫЕ (Tentaculata), лофофоровые (Lophophorata), подаксонии (Podaxonia), прозопигии (Prosopygia), тип морских и пресноводных беспозвоночных. Щ. обычно причисляли к первичноротым, но правильнее рассматривать их как самостоят. ветвь целомических животных. Сидячие формы. Характерна билатеральная симметрия тела, вторичная полость тела (целом) расчленена на 2 или 3 (?) сегмента. Хорошо развит аппарат околоротовых щупалец (расположен на подковообразном щупальценосце — лофофоре). Кишечник петлеобразный, со спинным анусом, лежащим близ рта. Есть 1—2 пары метанефридиев и кровеносная система. Половые железы образуются в туловищном целоме. Планктонная личинка напоминает трохофору. 3 класса: форониды, мшанки и плеченогие (брахиоподы).

ЩУ́ПИКИ (palpi), членистые придатки челюстей (мандибул, максилл), снабжённые разл. органами чувств (тактильными, хеморецепторами), у членистоногих (исключая паукообразных). Хорошо развиты и полно представлены у ракообразных. У многоножек и насекомых Щ. на мандибулах отсутствуют. У мн. насекомых, особенно имеющих ротовой аппарат сосущего типа, Щ. редуцированы.

ЩУР (*Pinicola enucleator*), птица сем. вьюрковых. Дл. в среднем 20 см. У самца голова и грудь малиновые, спина сероватая; у самки грудь зеленоватая. Распространён в сев. части лесной зоны Евразии и Америки; в СССР — от Карелии до Курильских о-вов (к В. от Енисея — преим. в горах, в зарослях кедрового стланика). Зимой при неурожае кормов совершает дальние кочёвки. Питается семенами, почками, ягодами, иногда насекомыми. В кладке 4—5 яиц. См. рис. 7 при ст. *Вьюрковые*.

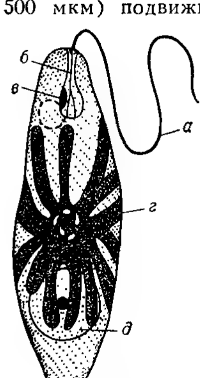
ЩУ́РКОВЫЕ (Meropidae), семейство ракшеобразных. Дл. 15—35 см. Крылья длинные, острые, полёт быстрый, манёвренный. Ноги короткие, ходят Щ. с трудом. 7 родов с 24 видами, в умеренных и тропич. поясах Евразии, Африки и Австралии. В СССР — 2 вида: золотистая щурка (*Merops apiaster*), от Молдавии на В. до Алтая, зелёная щурка (*M. superciliosus*), в Прикаспии и Ср. Азии. Обитают на открытых пространствах. Гнездятся колониально, в норах. Питаются насекомыми, к-рых ловят на лету, как ласточки, либо же взлетая с ветки или обрыва. В кладке 2—9 белых яиц. Истребляя пчёл, вредят пчеловодству.



ЭБЕ́НОВЫЕ, порядок (Ebenales) и семейство (Ebenaceae) двудольных растений. Порядок Э. происходит, вероятно, от предков порядка чайных. Деревья и кустарники б. ч. с очередными цельными листьями без прилистников. Цветки правильные, обоеполые, в соцветиях или одиночные. Гинецей паракарпный. Семена с эндоспермом. 5 сем.: стираксовые (Styracaceae), эбеновые, сапотовые и др. Сем. Э. включает небольшие деревья, иногда кустарники. Цветки б. ч. однополые (растения обычно двудомные), 3—7-членные; чашечка часто увеличенная при плодах. Плод, как правило,— сочная ягода. Ок. 500 видов (из 3 родов), в тропич., субтропич. и отчасти умеренных поясах. В СССР 1 вид самого крупного рода Э.— хурма. Многие Э. дают ценную древесину (т. н. эбеновое дерево), нек-рые — съедобные плоды.

ЭВА́НТОВАЯ ТЕО́РИЯ происхождения цветка (от греч. éu — хорошо, полностью и ánthos — цветок), стробилярная теория, одна из гипотез о происхождении и сущности цветка. Развили её Н. Арбер и Д. Паркин в 1907 под влиянием открытия беннеттитовых. Согласно Э. т., цветок — особый репродуктивный побег, первично обоеполый, возникший в результате преобразования гипотетич. энтомогамного стробила древних голосеменных — проантостробила. На удлинённой конической оси последнего спирально располагались покроволистики, микроспорофиллы сложного строения, напоминающие спороносные вайи совр. папоротников, и мегаспорофиллы, соотв. органам нек-рых саговников. Модификация проантостробила привела к образованию антостробила — примитивного цветка. Наиб. отчётливо сходство со стробилом заметно в цветках нек-рых многоплодниковых (магнолиевые, нимфейные), у к-рых тычинки и плодолистики ясно обнаруживают листовую природу. Положения Э. т. поддерживаются мн. совр. ботаниками. Ср. *Псевдантовая теория* и *Теломная теория*.

ЭВГЛЕ́НОВЫЕ ВО́ДОРОСЛИ (Euglenophyta), отдел водорослей. Одноклеточные микроскопические (дл. от 4 до 500 мкм) подвижные организмы, реже прикреплённые и колониальные. Не имеют наст. оболочки; защитную роль выполняет наруж. слой экгоплазмы — перипласт. Нек-рые (трахеломонас — *Trachelomonas*) заключены в плотный «домик», пропитанный солями железа и марганца. На переднем конце клетки углубление (глотка), из к-рого выходят 1—2 жгутика. Имеются глазок и пульсирующие вакуоли. Хлоропласты содержат хлорофиллы *а* и *в*. Способны к миксотрофному питанию. Существуют бесцветные виды, питающиеся осмо- и фаготрофно (поэтому нек-рые зоологи относят Э. в. к простейшим). Запасное вещество — парамилон. Размножение делением. Половой процесс достоверно неизвестен. Нек-рые при неблагоприятных условиях образуют цисты. 1—6 порядков. Ок. 40 родов, 900 видов, из них 250 бесцветных. В СССР — 33 рода, 430 видов. Обитают в осн. в небольших пресных, преим. эвтрофных, водоёмах. Нек-рые служат индикаторами степени загрязнения вод. Многие участвуют в самоочищении водоёмов. Род эвглена (*Euglena*) — объект лабораторных исследований. Происхождение (возможно, от предков, общих с зелёными водорослями) и филогенетич. связи Э. в. неясны. См. также *Фитомастигины*.

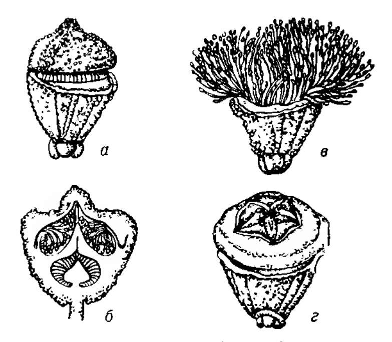


Эвглена зелёная (*Euglena viridis*): *а* — жгут; *б* — глотка; *в* — глазок; *г* — хлоропласт; *д* — ядро с ядрышком.

● Флора споровых растений СССР, т. 8—9, М.— Л., 1966—76.

ЭВЕ́РНИЯ (*Evernia*), род лишайников сем. уснеевых (Usneaceae). Таллом кустистый, серовато- и желтовато-зелёный или бледно-соломенный, дл. от 5 до 30 см, с мягкими, угловато-округлыми или плоскими, лентовидными, дихотомически ветвящимися лопастями, часто с соредиями и изидиями; апотеции леканоровые, развиваются редко. Ок. 15 видов, в Сев. и Юж. полушариях; в СССР — 7 видов, большинство в лесной зоне и горных лесах, изредка в тундре. Растут на деревьях, почве, гнилой древесине. Содержат усниновую и др. к-ты, ароматич. вещества. Э. сливовая (*E. prunastri*) — сырьё для фармацевтич. и парфюмерной пром-сти. См. рис. 11 в табл. 10.

ЭВКАЛИ́ПТ (*Eucalyptus*), род растений сем. миртовых. Б. ч. вечнозелёные деревья (нек-рые виды выс. до 100 м) с разнообразной корой — гладкой, волокнистой, чешуйчатой, складчатой и др. (важный видовой признак) или кустарники. Листья обычно пахучие (содержат эфирные масла), диморфные: ювенильные — супротивные, взрослые — очередные, расположенные ребром к свету, благодаря чему не затеняют почву. Цветки в соцветиях или одиночные, с нектарниками, опыляются пчёлами, осами, птицами и рукокрылыми. Венчик и чашечка в виде крышечек, опадающих при распускании цветка (сначала наружная, затем внутренняя). Плод — коробочка. Ок. 500 видов, почти все в Австралии и Тасмании (лишь 2—3 вида в Юго-Вост. Азии). Э.— характерные деревья австралийской флоры, участвуют во всех типах австрал. лесов — от влажных до сухих. Мн. виды характеризуются быстрым ростом и большой массой ценной древесины; кора содержит дубильные вещества, листья — эфирное (эвкалиптовое) масло, применяемое в медицине. Благодаря быстрому росту Э. широко культивируют в субтропиках и тропиках. В СССР в культуре св. 30 видов, гл. обр. на Черномор. побережье Кавказа. Э. разводят также для закрепления почв, в мелиоративных целях (в т. ч. для борьбы с малярией) и как декоративные.



Эвкалипт *Eucalyptus sideroxylon*: *а* — цветочная почка; *б* — её продольный разрез (в верхней части видны лепестки и чашелистики, образующие два слоя крышечки — наружный и внутр.); *в* - цветок; *г* — плод.

ЭВКО́ММИЕВЫЕ, порядок (Eucommiales) и семейство (Eucommiaceae) двудольных растений. Положение Э. в системе неопределённо, однако, по-видимому, Э. имеют общее с крапивными происхождение от гамамелисовых. В единств. сем. этого порядка 1 род — эвкоммия, или эйкоммия (*Eucommia*), с 1 видом —эвкоммия вязолистная, или китайское гуттаперчевое дерево (*E. ulmoides*). Преим. двудомные листопадные деревья выс. 10—20 м (или кустарники), родом из Китая, где встречаются гл. обр. в подлеске горных субтропич. лесов. Все части растения, кроме древесины и семян, пронизаны млечниками, заполненными гуттой (получение её постепенно заменяется искусственной). Лекарств. и декор. растение. В СССР иногда в культуре.

ЭВОКА́ЦИЯ (от лат. evocatio — вызывание, призыв), пробуждение потенций компетентной зародышевой ткани к дифференцировке при воздействии на неё морфогенетич. факторов — эвокаторов (или индукторов). Термин «Э.» употребляется редко, чаще пользуются термином *индукция*.

ЭВОЛЮЦИО́ННОЕ УЧЕ́НИЕ, теория эволюции, наука о причинах, движущих силах, механизмах и общих закономерностях эволюции живых организмов. Э. у. служит теоретич. основой биологии и обобщает результаты, полученные частными биол. науками. Первый этап развития Э. у. связан с деятельностью античных философов (Гераклит, Эмпедокл, Демокрит, Лукреций и др.), к-рые высказывали идеи об изменяемости окружающего мира, в т. ч. об историч. преобразованиях организмов. Для этого этапа был характерен умозрительный подход к изучению природы. Дальнейшее развитие Э. у. в рамках этого подхода продолжали передовые философы и естествоиспытатели 17 — нач. 19 вв., сторонники трансформизма (Р. Гук, Э. Дарвин, Д. Дидро, Ж. Бюффон, Э. Жоффруа Сент-Илер, И. В. Гёте и К. Ф. Рулье). Трансформисты не создали целостной системы взглядов, аргументирующих идею эволюции, однако на этом этапе яснее стал круг осн. проблем Э. у.: сущность и причины эволюции организмов, причины целесообразного устройства и многообразия форм организмов,

сходств и различий между разными видами, а также причины прогрессивной эволюции и одновременного существования групп, достигших разной высоты организации, причины вымирания отд. видов и групп. Осознание этих проблем и рост науч. знаний подготовили нов. историч. этап Э. у.—формирование первых концепций эволюции. Создателем первой из них был Ж. Б. Ламарк. Его концепция (1809), получившая затем назв. ламаркизма, носила в целом ещё умозрительный характер (основывалась на ряде постулатов), а объяснение прогрессивной и приспособительной эволюции изначальными свойствами организмов было телеологично и метафизично. Создание Ч. Дарвином эволюц. теории (1859) поставило Э. у. на науч. основу. Дарвин открыл движущие силы эволюции организмов — борьбу за существование и вытекающий из неё естественный отбор, впервые дал науч. материалистич. решение осн. проблем Э. у. Одновременно с распространением дарвинизма возникла и реакция на него — сторонники идеалистич. и телеологич. концепций во 2-й пол. 19 в. воскресили (часто в видоизменённом виде) отд. положения ламаркизма (см. *Неоламаркизм*). Однако дарвинизм, получая со временем новые подтверждения и доказательства, приобрёл практически всеобщее признание.

В последарвиновский период, осн. содержанием к-рого стал анализ механизмов и закономерностей эволюции, в разработку Э. у. внесли вклад мн. учёные: В. О. Ковалевский, А. Вейсман, Т. Морган, А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен, Н. И. Вавилов, Т. Добжанский, С. С. Четвериков, Р. Фишер, Дж. Б. С. Холдейн, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Э. Майр, Дж. Хаксли, Дж. Симпсон и мн. др. С позиций современного Э. у. важнейшими факторами эволюции являются мутации и естественный отбор. Совокупность этих факторов необходима и достаточна для осуществления эволюц. процесса. Отбор непосредственно воздействует на фенотипы организмов; в результате отбираются не отд. признаки и аллели, а целые генотипы, обладающие определ. нормой реакции. Элементарными единицами эволюции являются популяции. В генетич. отношении эволюция сводится к направленным изменениям генофондов популяций (микроэволюция). В зависимости от характера изменений внеш. условий на популяции могут действовать разные формы отбора — движущий, дизруптивный и стабилизирующий (см. соотв. статьи). Отбор действует на всех стадиях онтогенеза особей данного вида; филогенез представляет собой генетич. ряд онтогенезов. Макроэволюция — результат интеграции микроэволюц. процессов в широкой историч. перспективе. В макроэволюции проявляются общие закономерности и направления филогенеза. Направления эволюц. преобразований конкретных групп организмов определяются, помимо естеств. отбора, также системами эволюц. ограничений и запретов, накладываемых особенностями организации данного вида (его генетич. системы, онтогенеза и фенотипа). Комплекс представлений о микро- и макроэволюции, сложившихся в 30-х гг. 20 в., наз. с и н т е т и ч е с к о й т е о р и е й э в о л ю ц и и. Совр. Э. у. (как наука об эволюции) включает также разделы, связанные с историей развития эволюц. взглядов, разл. новые эволюц. гипотезы и концепции (в т. ч. и не признающие естеств. отбор в качестве гл. эволюц. фактора). Ныне Э. у. находится на пороге нового этапа своего развития, гл. задача к-рого — познание механизмов эволюц. процессов, что позволит предсказывать конкретные возможности эволюц. преобразований организмов и на этой основе управлять эволюц. процессом. См. также ст. *Дарвинизм*, *Естественный отбор*, *Ламаркизм*, *Прогресс* и лит. при них.

● Ф и л и п ч е н к о Ю. А., Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений в XIX в., 3 изд., М., 1977; Т и м о ф е е в - Р е с о в с к и й Н. В., В о р о н ц о в Н. Н., Я б л о к о в А. В., Краткий очерк теории эволюции, 2 изд., М., 1977; С м и р н о в И. Н., Материалистическая диалектика и современная теория эволюции, М., 1978; И о р д а н с к и й Н. Н., Основы теории эволюции, М., 1979; Г р а н т В. М., Эволюция организмов, пер. с англ., М., 1980; Эволюция, пер. с англ., М., 1981; Я б л о к о в А. В., Ю с у ф о в А. Г., Эволюционное учение, 2 изд., М., 1981; Развитие эволюционной теории в СССР. (1917—1970-е гг.), Л., 1983; Ш м а л ь г а у з е н И. И., Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. тр., М., 1983; С т е б б и н с Д. Л., А й а л а Ф. Х., Эволюция дарвинизма, «В мире науки», 1985, № 9; К е й л о у П., Принципы эволюции, пер. с англ., М., 1986; H u x l e y J., Evolution. The modern synthesis, 3 ed., L., 1974.

ЭВОЛЮЦИЯ (от лат. evolutio — развёртывание), необратимый процесс историч. изменения живого. Из многочисл. ненаправленных мутаций как элементарного эволюц. материала *естественный отбор* формирует такие комбинации признаков и свойств, к-рые ведут к возникновению адаптации организмов к условиям внешней среды. Первично эволюц. изменения проявляются на уровне популяций (см. *Микроэволюция*) в виде направленного изменения их генотипич. состава. Помимо мутационного процесса и естеств. отбора элементарными факторами Э. являются колебания численности особей в популяциях и изоляция популяций (см. *Дрейф генов*), а также, возможно, мейотический драйв (нарушение случайности в соотношении частот при расщеплении гетерозигот). Эволюц. преобразования популяций ведут к обособлению новых видов (кладогенез, см. *Видообразование*) или изменению вида в целом (анагенез, филетич. Э.). Причины, движущие силы, механизмы, *темпы эволюции* и её общие закономерности изучает эволюц. биология (см. *Эволюционное учение*). Иногда термин «Э.» употребляют и как синоним термина «филогенез». Слово «Э.» впервые было использовано в биологии Ш. Боннэ в эмбриологич. работе в 1762.

ЭВРИ... (от греч. eurýs — широкий), часть сложных слов, указывающая на обширность, широкое распространение, разнообразие (напр., *эврифагия*, *эврибионты*).

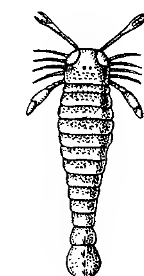
ЭВРИА́ЛА (*Euryale*), род водных однолетних растений сем. кувшинковых. Единств. вид — Э. устрашающая (*E. ferox*). Растёт в Юго-Вост. Азии; в СССР — на Д. Востоке, в озёрах по долинам рек Уссури и Илистая. Листья длинночерешковые, округло-овальные, диам. до 1,3 м, плотные, кожистые, сверху ярко-зелёные, снизу красно-фиолетовые. Растение покрыто острыми шипами (отсюда эпитет «устрашающая»). Цветёт во 2-й половине лета — осенью. Лепестки многочисленные, сине-фиолетовые, постепенно переходящие в тычинки. Цветки самоопыляющиеся (клейстогамные); в утренние часы всплывают на поверхность, а затем уходят под воду, где и происходит созревание плодов (масса до 200 г), в к-рых развивается ок. 100 семян; съедобные. Э.— третичный реликт, в СССР — на границе ареала, под угрозой исчезновения; в Красной книге СССР. См. рис. 2 в табл. 14.

ЭВРИБА́ТНЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от *эври...* и греч. báthos — глубина), водные животные с широким диапазоном вертикального распространения. Среди донных Э. ж. особенно многочисленны полихеты, напр. *Kesun abyssorum* известен с глуб. от 200 м до 8,5 км, а *Amphicteis gunneri*— от 12 м до 7,5 км. Подобные примеры есть среди др. групп, напр. погонофора *Siboglinum caulleryi* обитает от сублиторали до глуб. 8 км. К Э. ж. относятся также пелагич. животные, совершающие широкие вертик. миграции, напр. массовый в Тихом ок. веслоногий рачок *Calanus cristatus* мигрирует в течение жизни от поверхности до глуб. 4 км. Эврибатность облегчает расселение, поэтому мн. Э. ж. широко распространены (иногда даже космополиты). Ср. *Стенобатные животные*.

ЭВРИБИО́НТЫ (от *эври...* и *бионт*), животные или растения, способные существовать при широких изменениях факторов окружающей среды. Так, мн. наземные животные, обитающие в условиях континентального климата, способны выдерживать значит. колебания темп-ры (эвритермные животные), влажности, солнечной радиации и др. факторов. Обитатели литорали подвергаются воздействию регулярного осушения, колебаний темп-ры, а нередко и солёности воды. Эврибионтность может определяться либо высокой устойчивостью к колебаниям факторов среды, либо наличием морфофизиол. механизмов, активно поддерживающих постоянство (гомеостаз) внутр. среды организма при колебании внеш. условий. Так, пойкилотермные животные способны выживать при значит. колебаниях темп-ры, но активны лишь в сравнительно узком диапазоне темп-р. Э. свойственны обычно более широкие ареалы, чем *стенобионтам*.

ЭВРИГАЛИ́ННЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ (от *эври...* и греч. hálinos — солёный), водные или почвенные животные, способные существовать при широких диапазонах солёности среды. К Э. ж. относятся мн. обитатели мор. литорали (солёность ок. 35‰), эстуариев рек, солоноватоводных (5—35‰) и ультрасолёных (ультрагалинных) (50—250‰) водоёмов, а также проходные рыбы, нерестящиеся в пресной воде (солёность менее 5‰). Наиб. удивительный пример Э. ж.— рачок *Artemia salina*, способный существовать при солёности от 20 до 250‰ и даже переносить полное временное опреснение. Способность существовать в водах с разл. солёностью обеспечивается у Э. ж. механизмами *осморегуляции*, к-рые поддерживают относительно постоянную концентрацию осмотически активных веществ в жидкостях внутр. среды. Ср. *Стеногалинные животные*.

ЭВРИПТЕРИ́ДЫ, р а к о с к о р п и о н ы, г и г а н т о с т р а к и (Eurypterida), отряд вымерших водных членистоногих



Ракоскорпион рода *Pterygotus* из силура Сев. Америки.

подтипа хелицеровых класса меростомовых (Merostomata). Жили с ордовика по пермь. Дл. обычно 10—20 см, нек-рых, напр. *Pterygotus*,— до 1,8 м. Тело было разделено на передний и задний (с тельсоном в виде шипа или двух лопастей) отделы. Имели простые и сложные глаза, 6 пар конечностей, из к-рых первая (клешневидные хелицеры)— колющая или хватательная. Ок. 30 родов. Обитали в солоноватых и пресных водах. Хищники. Вероятно, Э. в силуре дали начало предкам скорпионов, к-рые из водной среды перешли к обитанию на суше.

ЭВРИТЕ́РМНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ (от *эври...* и греч. thérmē — тепло), организмы, способные существовать при больших колебаниях темп-ры среды. Часто Э. о. имеют широкое геогр. распространение, в т. ч. заселяют области с существ. сезонными и суточными колебаниями темп-ры. Способствующие этому адаптации могут основываться либо на принципе толерантности, либо на активных физиол. (а у животных и поведенческих) механизмах *терморегуляции*. В первом случае адаптация, свойственная гл. обр. пойкилотермным животным, охватывает преим. клеточно-тканевой уровень и выражается в особенностях химич. состава протоплазмы, теплоустойчивости ферментов, положении оптимума их активности на температурной шкале, а также в широком изменении внутр. темп-ры тела в соответствии с темп-рой окружающей среды. Так, у мн. насекомых в условиях низких темп-р (ряд видов муравьёв, насекомые-ксилофаги, обитающие в стволах деревьев, и др.) увеличивается концентрация растворимых веществ в протоплазме клеток и полостных жидкостях, благодаря чему снижается точка замерзания жидкостей тела. Снижение содержания влаги в тканях повышает выживаемость как при низких, так и при высоких темп-рах; обезвоженные семена, споры, цисты простейших и нек-рых др. животных в течение длит. времени могут переносить экстремальные темп-ры. Во втором случае организм поддерживает тепловой гомеостаз внутр. среды, благодаря чему биохимич. реакции в организме протекают в оптимальных температурных условиях. Такой тип приспособления свойствен гомойотермным животным, многие из к-рых эвритермны.

ЭВРИТО́ПНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ (от *эври...* и греч. tópos — место), растения и животные, способные существовать в разнообразных условиях среды и обладающие широким диапазоном экологич. выносливости. Ареалы их обычно очень обширны. Напр., сосна обыкновенная растёт на песчаных, суглинистых почвах, меловых обнажениях, сфагновых болотах, за полярным кругом и местами в степной зоне. Обыкновенный хомяк и обыкновенная полёвка обитают в степях, на полях и лугах, на лесных опушках и т. д. Ср. *Стенотопные организмы*.

ЭВРИФАГИ́Я (от *эври...* и *...фагия*), в с е я д н о с т ь, п а н т о ф а г и я, питание животных (эврифагов) самой разнообразной растительной и животной пищей; крайняя степень *полифагии*. Присуща мн. видам животных, напр. кабану, бурому медведю, серой крысе, ворону; из беспозвоночных — синантропным видам тараканов, мн. офиурам и др. Э. даёт преимущество животным для существования в разнообразных условиях и позволяет расширять ареал. Некоторые эврифаги, особенно синантропы, стали видами-космополитами. Ср. *Стенофагия*.

ЭВТРОФИ́РОВАНИЕ ВОДОЁМОВ, э в т р о ф и к а ц и я, повышение уровня первичной продукции вод благодаря увеличению в них концентрации биогенных элементов, гл. обр. азота и фосфора. Интенсивное развитие растений приводит к накоплению органич. вещества, к-рое, вследствие неполной минерализации, накапливается в водоёме. Переход водоёмов от олиготрофного состояния через мезотрофное к эвтрофному связан с накоплением в них донных отложений и уменьшением водной толщи, в к-рой при прежней скорости поступления биогенных элементов возрастает их концентрация. Различают естеств. и антропогенное Э. в. Естеств. Э. в. длится тысячелетиями, антропогенное наступает гораздо быстрее, особенно в водоёмах с замедл. стоком— озёрах, водохранилищах, прудах и внутр. морях (обычно в прибрежной зоне). Поступление биогенных элементов, особенно в континентальные водоёмы, происходит в результате смывания с полей удобрений, а также с пром. и коммунальными стоками. Биогенные элементы поступают и с атм. осадками, из почв (в результате их эрозии, распашки, сведения лесов) и т. д. Осн. эвтрофирующим элементом для мор. водоёмов служит азот, для пресноводных — фосфор (иногда азот). Повышение до определ. уровня первичной продукции при Э. в. создаёт основу для развития более богатой кормовой базы рыб и др. гидробионтов и способствует увеличению их численности; затем, однако, качество воды может ухудшиться: возникает её «цветение», зарастает прибрежная зона, уменьшаются прозрачность и содержание кислорода. Высокая степень эвтрофирования приводит к заморам рыб и др. гидробионтов. Э. в. обратимо. Наиб. радикальные меры борьбы с Э. в.: преграждение доступа биогенных элементов в водоём и очистка стоков (см. *Биологическая очистка*), агротехнич. и лесохоз. мероприятия, уменьшающие вынос биогенных элементов с площади водосбора. Для увеличения содержания растворённого кислорода водоёмы аэрируют искусств. путём или удаляют бедные кислородом глубинные воды.

ЭВТРО́ФНЫЕ ВОДОЁМЫ (от греч. eutrophía — хорошее питание), озёра и другие водоёмы с высоким уровнем первичной продукции. В море это обычно прибрежные воды, зоны апвеллинга и воды фронтов течений, богатые биогенными элементами. К эвтрофным, а часто и к высокоэвтрофным относят зоны эстуариев и лиманов, где концентрация биогенных элементов особенно высока. Первичная продукция таких вод составляет до 5 гС/м² в сутки. Из континентальных водоёмов часто эвтрофны неглубокие озёра, водохранилища и пруды с развитой прибрежной растительностью, в к-рых часть образующегося органич. вещества накапливается в донных отложениях и, окисляясь, вызывает недостаток кислорода в придонных слоях воды и заморы. Фитопланктон развит хорошо и количественно богат. Макс. первичная продукция планктона 0,7—2,0 (для высокоэвтрофных — до 4,0) гС/м² в сутки. В Э. в. часто возникает «цветение» воды, вызываемое массовым развитием синезелёных и др. водорослей. В зообентосе характерны личинки хирономусов, из рыб — карповые.

ЭВТРО́ФЫ, э в т р о ф н ы е р а с т е н и я, растения, требовательные к плодородию почвы, хорошо растущие на почвах, богатых гумусом и элементами минерального питания. Таковы, напр., широколиств. древесные породы (дуб черешчатый, граб, ясень), кустарники (жимолость татарская, тёрн и др.), травы широколиств. лесов (сныть, ветреница, медуница), а также растения черноземных степей, тучных лугов, низинных (эвтрофных) болот и почти все культурные растения. Ср. *Олиготрофы*, *Мезотрофы*.

ЭГИЛО́ПС (*Aegilops*), род однолетних травянистых растений сем. злаков; ближайший сородич пшеницы. Стебли обычно прямостоячие. Соцветие — колос, при созревании зерна опадающий целиком или разламывающийся на членики. Колоски 2—5-цветковые, сидящие на оси колоса по одному. Ок. 25 видов, в Евразии; в СССР — 11 видов, на Ю. Европ. части, на Кавказе и в Ср. Азии. Растут в степях и полупустынях на сухих каменистых и мелкоземистых склонах, песках и галечниках, у дорог, реже как сорняки в посевах разл. культур. Э. цилиндрический (*A. cylindrica*) хорошо поедается скотом, иногда используется на сено. 3 из 10 диплоидных видов Э. при естеств. гибридизации с 2 также диплоидными дикорастущими видами пшеницы дали наиб. высокоурожайные тетраплоидные и гексаплоидные виды пшеницы, в т. ч. важнейшие продовольств. культуры — пшеницы мягкие и твёрдые. Э.— носители ряда ценных в хоз. отношении признаков, могут быть использованы для улучшения культивируемых пшениц путём искусств. гибридизации с ними.

ЭДЕЛЬВЕ́ЙС (*Leontopodium*), род многолетних трав сем. сложноцветных. Соцветия — корзинки, скученные в клубочки или сложные полузонтики, иногда одиночные. Ок. 30 (по др. данным, до 50) видов, в горных р-нах Евразии (кроме Кавказа и Передней Азии); в СССР — 6—8 видов на Д. Востоке и в Вост. Сибири, 2 — в Ср. Азии, 1— в Карпатах. Растут гл. обр. в горно-степном и высокогорном поясах, некоторые — на выс. до 5000 м. Э. альпийский (*L. alpinum*) со снежно-белыми, сверху густо войлочно-опушёнными прицветными листьями, образующими правильную многолучевую «звезду», находится на грани исчезновения (отд. экз. сохранились в труднодоступных местах); в Красной книге СССР. Этот и нек-рые др. виды иногда разводят на альп. горках. Растущий в Крыму эндемичный вид — ясколка Биберштейна (*Cerastium biebersteinii*) из сем. гвоздичных — иногда наз. крымским Э. См. рис. 7 в табл. 19.

ЭДИСХИ́ДОВЫЕ (Oedischioidea), надсемейство ископаемых прямокрылых насекомых. Известны от верхнего карбона до нижнего мела. Дали начало совр. кузнечиковым, сверчкообразным и сверчковым.

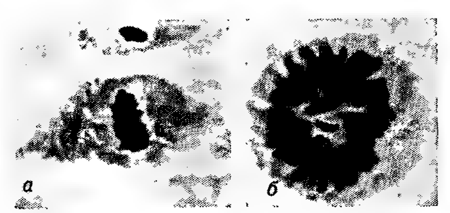
ЭДИФИКА́ТОРЫ (от лат. aedificator — строитель), преобладающие в фитоценозах виды растений с сильно выраженной средообразующей способностью. Э. определяют в осн. свойства фитоценозов (состав, структуру, фитосреду, продукцию). Напр., Э. юж. степи — ковыль, типчак, низинного болота — осоки, леса — ель, дуб. См. также *Фитоценотипы*.

ЭЙМЕ́РИИ (*Eimeria*), род простейших подкласса кокцидий. Св. 1000 видов. Внутриклеточные паразиты кишечника преим. позвоночных. Гомоксенные и узкоспецифичные (моноксенные) виды. Распространяются алиментарно с помощью ооцист, спорулирующих во внеш. среде, кроме ооцист видов, паразитирую-

щих у рыб. Вызывают заболевания (кокцидиозы-эймериозы) рогатого скота, свиней, птиц, рыб и мн. др. животных. См. рис. при ст. *Кокцидии*.

ЭЙРЕ́НИСЫ (*Eirenis*), род змей сем. ужовых. Дл. до 60 см. Тупо закруглённая голова слабо отграничена от туловища. Чешуя гладкая. 12 видов, в Юго-Зап. и Ср. Азии, Сев.-Вост. Африке; в СССР — 5 видов, на Кавказе и в Ср. Азии (Юж. Туркмения). Сравнительно малоподвижны, ведут скрытный образ жизни. Чаще используют лабиринты ходов в галечниковых отложениях или под камнями. Охотятся в сумерках и ночью. Питаются гл. обр. насекомыми. Яйцекладущие. Самка ошейникового Э. (*E. collaris*) откладывает от 4 до 8 яиц.

ЭКВАТОРИА́ЛЬНАЯ ПЛАСТИ́НКА (от лат. aequator — уравнитель), фигура, образованная хромосомами делящейся клетки в экваториальной плоскости веретена деления на стадии метафазы. Различают



Делящаяся клетка культуры ткани амниона человека на стадии метафазы: *а* — фигура собственно экваториальной пластинки (вид в плоскости экватора); *б* — фигура «материнской звезды» (вид со стороны полюса).

2 осн. типа Э. п.: в клетках большинства животных хромосомы располагаются по окружности веретена так, что их центромеры обращены внутрь клетки, а плечи — кнаружи (фигура «материнской звезды»); в клетках растений хромосомы обычно лежат как вокруг, так и внутри веретена без особого порядка, плечи и центромеры хромосом при этом не ориентированы (собственно Э. п.). Встречается и смешанный тип Э. п., когда крупные хромосомы образуют «материнскую звезду», а мелкие — располагаются внутри веретена.

ЭКВАЦИО́ННОЕ ДЕЛЕ́НИЕ (от лат. aequatio — уравнивание), широко употреблявшееся ранее назв. одного из двух делений *мейоза*. В действительности Э. д. осуществляется у одной части *бивалентов* при первом делении, а у другой — при втором делении мейоза.

ЭКДИЗО́НЫ, стероидные гормоны большинства членистоногих (насекомых, ракообразных и др.); стимулируют линьку куколок и метаморфоз. Обнаружены α- и β-Э. У насекомых α-Э. синтезируется

α-экдизон: R=H, R′=OH
экдистерон: R=R′=OH

преим. в проторакальных, кольцевой и вентральных железах из холестерина, поступающего с пищей, у нек-рых — в эноцитах, яичниках и перикардиальных клетках, у ракообразных — в Y-органе. В жировом теле, кишечнике, покровах и нек-рых др. органах α Э. превращается в β-Э., или *экдистерон*. Предполагается, что α-Э. преим. стимулирует отслоение старой кутикулы и перестройку гиподермы, β-Э.— отложение новой кутикулы. Э. стимулируют линочный процесс, индуцируя транскрипцию в клетках линочных желёз, участвуют в регуляции яйцепродукции у взрослого насекомого, а также адаптации членистоногих к меняющимся условиям обитания. В гемолимфе Э. находятся в свободном состоянии или связаны с белком-носителем. Осн. пути инактивации Э.— экскреция их в неизменном виде или превращение в 3-дегидропроизводные, сульфоэфиры и гликозиды с дальнейшей экскрецией катаболитов через мальпигиевы сосуды. Э. и их производные, найденные у насекомых, вместе с родств. соединениями, выделенными из нек рых животных и из растений (т. н. фитоэкдизонами), образуют группу экдистероидов. Антагонистами Э. являются ювенильные гормоны насекомых. Секреция Э. из проторакальных желёз в гемолимфу происходит под действием ещё одного пептидного гормона (экдизотропина), вырабатываемого нейросекреторными клетками мозга.

● Ахрем А. А., Левина И. С., Титов Ю. А., Экдизоны — стероидные гормоны насекомых, Минск, 1973.

ЭКЗИ́НА (англ. exine, extine, от лат. extimus— крайний, внешний), наруж. слой спородермы. Несёт защитную функцию. Благодаря осн. компоненту — спорополленину, Э. обладает необычайной устойчивостью к воздействию внеш. среды (сохраняется миллионы лет в геол. отложениях). В Э. два осн. слоя — наружный (эктэкзина) и внутренний (эндэкзина). *Эктэкзина* обычно скульптурирована и имеет внутр. структуру: столбиковую (наиб. характерна для пыльцы цветковых), гранулярную (у части цветковых и голосеменных), ячеистую (у хвойных) и гомогенную (очень редко, у примитивных родов). *Эндэкзина* у цветковых гранулярная, гомогенная, у голосеменных ламеллятная. На исследовании структуры Э. основан метод спорово-пыльцевого анализа, применяемого в систематике, палеоботанике, стратиграфии. См. рис. при ст. *Пыльцевое зерно*.

ЭКЗОБИОЛО́ГИЯ (от греч. éxō — вне и *биология*), одно из направлений космической биологии; занимается поисками живой материи и органических веществ в космосе и на др. планетах. Осн. цель Э. состоит в получении прямых или косвенных данных о существовании жизни в космосе. Основанием для этого служат находки предшественников сложных органич. молекул (синильной кислоты, формальдегида и др.), к-рые обнаружены в космич. пространстве спектроскопич. методами (всего найдено до 20 органич. соединений). Методы Э. различны и рассчитаны не только на обнаружение инопланетных проявлений жизни, но и на получение нек-рых характеристик возможных внеземных организмов. Для предположения о существовании жизни во внеземных условиях, напр. на др. планетах Солнечной системы, важно выяснить способность выживания организмов при экспериментальном воспроизведении этих условий. Мн. микроорганизмы могут существовать при близких к абс. нулю и высоких (до 80—95°) темп-рах; их споры выдерживают глубокий вакуум и длит. высушивание. Они переносят гораздо большие дозы ионизирующего излучения, чем в космич. пространстве. Внеземные организмы, вероятно, должны обладать более высокой приспособляемостью к жизни в среде, содержащей малое кол-во воды. Анаэробные условия не служат препятствием для развития жизни, поэтому теоретически можно предположить существование в космосе самых разл. по свойствам микроорганизмов, к-рые могли адаптироваться к необычным условиям, вырабатывая разл. защитные приспособления.

Эксперименты, осуществлённые в СССР и США, не дали доказательств существования жизни на Марсе, нет жизни на Венере и Меркурии, маловероятна она и на планетах-гигантах, а также их спутниках. В Солнечной системе жизнь есть, вероятно, лишь на Земле. Согласно одним представлениям, жизнь вне Земли возможна только на водно-углеродной основе, свойственной нашей планете. Др. точка зрения не исключает и кремниево-аммиачной основы, однако, человечество пока не владеет методами обнаружения внеземных форм жизни.

● Фесенкова Л. В., Методологические аспекты исследований жизни в космосе, М., 1976; Рубенчик Л. И., Поиск микроорганизмов в космосе, К., 1979; Лозина-Лозинский Л. К., Заар Э. И., К истории возникновения экзобиологии, «Историко-биологические исследования», 1980, № 8.

ЭКЗОГАСТРУЛЯ́ЦИЯ (от греч. éxō — вне, снаружи и *гаструляция*), нарушение процесса гаструляции у зародышей многоклеточных животных, заключающееся в изменении обычного направления морфогенетич. движений. Происходит при неблагоприятных условиях развития; в

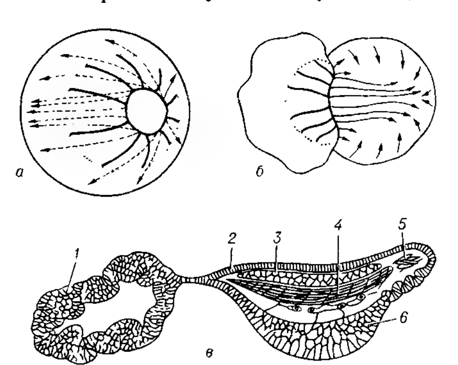


Схема направлений морфогенетических движений при гаструляции (*а*) и экзогаструляции (*б*) у зародыша лягушки: сплошные линии — движение клеток по поверхности, пунктирные — внутри зародыша; *в* — дифференцировка экзогаструлировавшего зародыша: *1* — атипичный эпидермис; *2* — эпителий кишечника; *3* — хорда; *4* — сомиты; *5* — мезодерма головы; *6* — энтодерма.

эксперименте Э. может быть вызвана, напр., удалением яйцевых оболочек, изменением pH среды. У хордовых при Э. материал хордомезодермы и энтодермы, к-рый в норме попадает внутрь зародыша (рис., *а*), растёт наружу и почти на всём протяжении оказывается разобщённым с эктодермой (рис., *б*). В результате у зародыша (рис., *в*) в эктодерме не дифференцируется нервная ткань, а формируется лишь атипичный эпидермис, тогда как материал хордомезодермы и энтодермы, детерминированный на предыдущих стадиях развития, претерпевает дифференцировку. Явление Э. чётко демонстрирует необходимость контакта между хордомезодермой и эктодермой в период гаструляции у хордовых для детерминации зачатка ЦНС, а также значение координированности морфогенетич. движений для нормального хода гаструляции.

ЭКЗОДЕ́РМА (от греч. éxō — вне, снаружи и *дерма*), один или неск. слоёв плотно сомкнутых клеток первичной коры корня. Формируется под ризодермой и выполняет защитную функцию после отмирания и отшелушивания последней. Оболочки клеток Э. опробковевают, возможна их лигнификация. В отличие от пробки клетки Э. долго остаются живыми, полагают, что оболочки их сохраняют проницаемость. Среди опробковевших клеток возможно формирование специализир. пропускных клеток, через к-рые происходит избирательное передвижение веществ.

ЭКЗО́Н [от англ. ex(pressi)on — выражение, выразительность], участок гена (ДНК) эукариот, несущий генетич. информацию, кодирующую синтез продукта гена (белка). Соответствующие Э. участки ДНК, в отличие от интронов, полностью представлены в молекуле информац. РНК, кодирующей первичную структуру белка. По мнению нек-рых исследователей Э. соответствуют доменам (структурно автономным областям) в белке и являются первичными генетич. единицами, перекомбинация к-рых приводит к возникновению в ходе эволюции новых генов и соответственно новых белков. Э. чередуются в структуре гена с др. фрагментами — *интронами*. См. также *Ген*.

ЭККРИ́НОВЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от греч. ék — из, от и krínō — отделяю), вид потовых желёз. Производные эпидермиса. Локализуются на ступнях и ладонях приматов и на безволосых подушечках лап мн. млекопитающих; у человека и нек-рых др. приматов распространены также по поверхности тела. У человека Э. ж.— преобладающий вид потовых желёз (на поверхности тела примерно 3 млн., в среднем от 140 до 330 желёз на 1 см²). В отличие от *апокриновых желёз* начинают функционировать в раннем возрасте. Э. ж. поверхности тела участвуют в терморегуляции.

ЭКОБИОМО́РФА (от греч. óikos — жилище, местопребывание, bíos — жизнь и morphḗ — вид, форма), определённый тип приспособит. структуры растений и связанных с ней физиол. особенностей, характеризующий группу растений, обычно обитающих в сходных условиях среды. Термин предложен Е. М. Лавренко (1965) вместо термина «жизненная форма» (биоморфа); при отнесении растений к той или иной Э. учитываются (в отличие от жизненной формы) не только морфологич., но и физиол. признаки.

ЭКОЛОГИ́ЧЕСКАЯ ВАЛЕ́НТНОСТЬ, степень приспособляемости вида к изменениям условий среды. Количественно она выражается диапазоном изменений среды, в пределах к-рого данный вид сохраняет нормальную жизнедеятельность. Э. в. может рассматриваться как в отношении реакции вида на отд. фактор среды, так и на комплекс факторов. Виды, переносящие значит. изменения определ. фактора, обозначаются термином с приставкой «эври» (эвритермные — по отношению к влиянию темп-ры, эвригалинные — к солёности и т. п.); виды, приспособленные к небольшим изменениям данного фактора,— с приставкой «стено» (стенотермные, стеногалинные). Виды, обладающие широкой Э. в. по отношению к комплексу факторов, наз. эврибионтами в противоположность стенобионтам, обладающим малой индивидуальной приспособляемостью. Поскольку эврибионтность даёт возможность заселения разнообразных мест обитания, а стенобионтность резко суживает круг пригодных для вида стаций, эти две группы часто наз. эври- и стенотопными. См. также *Экологическая ниша*.

ЭКОЛОГИ́ЧЕСКАЯ ЗОНА́ЛЬНОСТЬ ВОДОЁМОВ, существование в водоёмах разл. зон жизни, населённых разными организмами и их сообществами. Э. з. в. обусловлена сменой условий существования организмов от поверхности в глубину водоёма и от прибрежья к его открытым частям. В основе Э. з. в. лежат изменения разл. факторов внеш. среды (темп-ра, освещённость, гидростатич. давление, газовый режим, рельеф дна, удалённость от берегов, трофич. условия и др.), обусловливающие возможность выделения таких зон.

Экологическая зональность морских водоёмов. Для населённого организмами дна океанов и морей принято назв. бенталь, для толщи воды — пелагиаль. Общепринятой во всех странах схемы вертикальной Э. з. в. нет. В СССР обычно используют схему, показанную на рис. 1. В бентали выделяют: супралитораль — зону заплеска и штормовых выбросов; литораль — приливо-отливную зону; сублитораль — зону шельфа, или материковой отмели (до 200—500 м); батиаль — зону континентального склона (от 200—500 до 3000 м); абиссаль — зону океанического ложа (3—6 км); ультраабиссаль — зону наибольших океанических глубин (6—11 км). Кроме этих зон предложено выделять псевдобатиаль и псевдоабиссаль с глубинами, соотв. батиальным и абиссальным, но изолированными от остального океана более мелководными порогами; эти зоны населены проникающими с меньших глубин местными видами; океанич. батиальных и абиссальных видов нет. Талассобатиаль — склоны океанич. островов, подводных гор и хребтов, изолированных от батиальных глубин, окружающих материки; соответственно этому фауна батиали и талассобатиали может различаться.

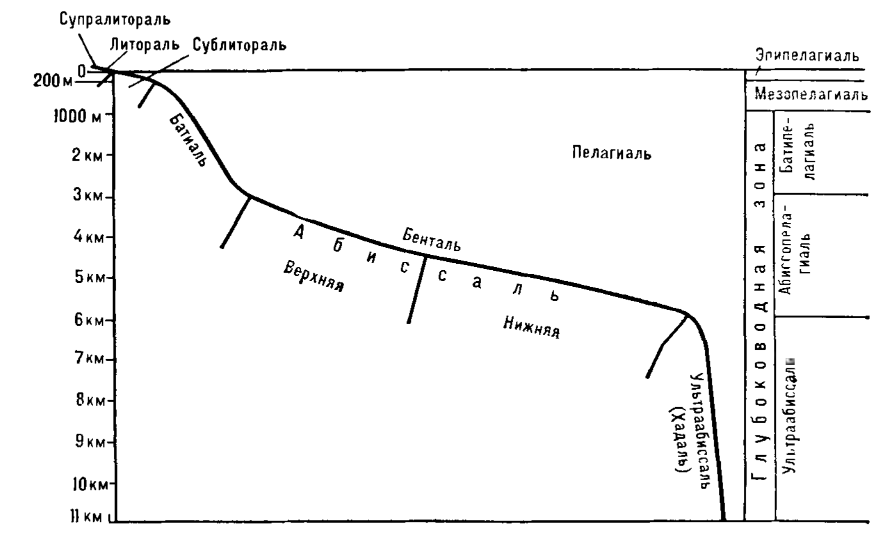


Рис. 1. Вертикальная экологическая зональность океана.

В пелагиали вертикальная Э. з. в. выражена менее чётко вследствие перемешивания вод и существования вертикальных миграций пелагич. организмов, охватывающих сотни, иногда тысячи м по глубине. Выделяют зоны: эпипелагиаль (0—200 м), мезопелагиаль (200—1000 м) и глубоководную (более 1000 м), в к-рой различают подзоны — батипелагиаль (верхняя), абиссопелагиаль (средняя) и ультраабиссаль (нижняя). В верхнем горизонте эпипелагиали развивается обильный фитопланктон, создающий первичную продукцию и используемый в пищу зоопланктоном, к-рым питаются более крупные животные. Фауна всех более глубинных зон пелагиали и бентали существует за счёт органич. веществ, поступающих из эпипелагиали непосредственно или через пищ. цепи. Исключение составляют обильные поселения животных («оазисы жизни») на глуб. 2,5—3 км, вблизи выходов подземных термальных вод (гидротерм). Источник питания таких животных — первичная продукция, создаваемая хемоавтотрофными бактериями, обильно развивающимися в водах гидротерм. Было предложено выделять такие поселения в особую зону — абиссогидротермаль. В зависимости от характера рельефа дна и связанных с ним различий в типах донных осадков и содержания в них органич. веществ выделяют вертикальные трофич. зоны с разным соотношением в населяющих их биоценозах животных с соотв. типами питания (фильтраторы, грунтоеды, хищники и др.). Сходное чередование трофических зон может проявляться на разных глубинах дна океана.

По горизонтали для донной фауны различают прибрежные, богатые жизнью эвтрофные области и бедные жизнью олиготрофные области, расположенные в удалённых от берегов центр. районах океанов, а также и переходные между ними.

Экологическая зональность пресных водоёмов. Особенно чётко зональность проявляется в озёрах умеренных широт (рис. 2). В водной массе (пелагиали) как среде обитания организмов (летом и зимой) по вертикали может быть выделено 3 слоя: эпи-, мета- и гиполимнион. Воды поверхностного слоя — эпилимниона (до глуб. 5—8 м) летом хорошо прогреваются (20 °С) и интенсивно перемешиваются под воздействием ветра и конвекционных токов. В связи с высокой освещённостью и

присутствием в воде минеральных солей в массе развиваются водоросли, в первую очередь диатомовые, зелёные и синезелёные (автотрофы — продуценты). Обилие водорослей (как первичной пищи) и благоприятные условия для дыхания обусловливают высокую концентрацию бактерий, простейших, коловраток и низш. ракообразных (в осн. ветвистоусых и веслоногих) — гетеротрофов (первичных и вторичных консументов). Биол. процессы трансформации вещества и энергии осуществляются пастбищными трофич. цепями. Осенью поверхностные воды, охлаждаясь и становясь более плотными, начинают погружаться, и температурная разность слоёв выравнивается. При дальнейшем охлаждении воды эпилимниона становятся холоднее вод гиполимниона (наступает зимний застой). Весной происходит обратный процесс, заканчивающийся периодом летнего застоя. В тропич. и приполярных озёрах перемешивание воды происходит только 1 раз в год. М е т а л и м н и о н характеризуется резким перепадом темп-р, т. к. представляет собой переходную область между различно нагретыми водами эпи- и гиполимниона. В г и п о л и м н и о н е (обычно глубже 14—20 м) воды бедны кислородом, темп-ра летом не превышает 5—10 °С. Автотрофные организмы отсутствуют. Население бедно и однообразно из-за недостатка первичной пищи и кислорода. Биол. процесс трансформации вещества и энергии осуществляется детритными трофич. цепями.

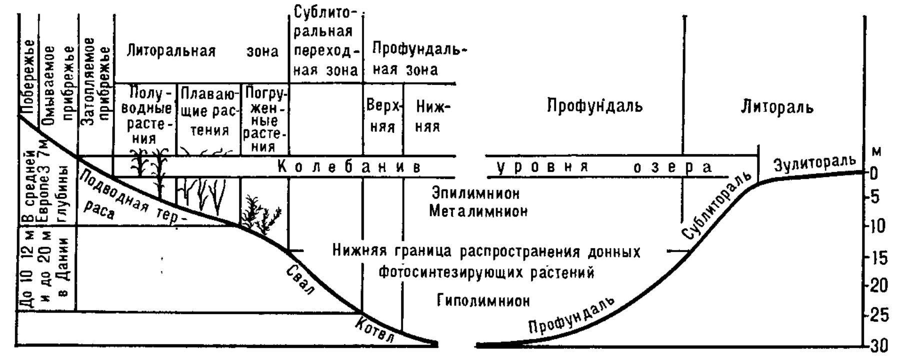


Рис. 2. Вертикальная экологическая зональность озера.

Дно озёр (бенталь) подразделяется на 2 зоны: более глубоководную — п р о ф у н д а л ь, примерно соответствующую части ложа, заполненной водами гиполимниона, и прибрежную зону — л и т о р а л ь, обычно простирающуюся вглубь до границы произрастания макрофитов (до глуб. 5—7 м). Население литорали, где газовый и температурный режим благоприятнее, чем в профундали, разнообразнее и количественно богаче по сравнению с глубоководным.

В реках в силу высокой перемешиваемости воды вертикальная Э. з. в. не выражена. По поперечному профилю реки различают прибрежную зону — р и п а л ь и открытую — м е д и а л ь. В открытой зоне скорости течения выше, население количественно беднее, чем в прибрежной. Для рипали характерны заросли водных макрофитов. По продольному профилю реки выделяются зоны плёсов и перекатов, их население обычно разнообразнее, но беднее количественно. В водохранилищах Э. з. в глубинных приплотинных участках имеет озёрный характер, с продвижением к верховьям всё большую выраженность приобретает зональность, свойственная рекам.

● Биология океана, т. 1—2, М., 1977.

ЭКОЛОГИ́ЧЕСКАЯ НИ́ША, совокупность всех факторов среды, в пределах к-рых возможно существование вида в природе. Понятие Э. н. обычно применяется при исследовании взаимоотношений экологически близких видов, относящихся к одному трофич. уровню. Термин «Э. н.» предложен Дж. Гриннеллом (1917) для характеристики пространств. распределения видов (т. е. Э. н. определялась как понятие, близкое к *местообитанию*). Позднее Ч. Элтон (1927) определил Э. н. как положение вида в сообществе, подчеркнув особую важность трофич. связей. Ещё в кон. 19 — нач. 20 вв. мн. исследователи замечали, что два вида, экологически близкие и занимающие сходное положение в сообществе, не могут устойчиво сосуществовать на одной территории. Это эмпирич. обобщение нашло подтверждение в математич. модели конкуренции двух видов за одну пищу (В. Вольтерра) и эксперим. работах Г. Ф. Гаузе (см. *Гаузе принцип*).

Совр. концепция Э. н. сформировалась на основе модели Э. н., предложенной Дж. Хатчинсоном (1957, 1965). Согласно этой модели, Э. н. можно представить как часть воображаемого многомерного пространства (гиперобъёма), отд. измерения к-рого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования вида. Расхождение Э. н. разных видов путём дивергенции происходит б. ч. за счёт приуроченности к разным местообитаниям, разной пище и разному времени использования одного и того же местообитания. Разработаны методы оценки ширины Э. н. и степени перекрывания Э. н. разных видов.

● G i l l e r P. S., Community structure and the niche, N. Y., 1984.

ЭКОЛОГИ́ЧЕСКОЕ РАВНОВЕ́СИЕ в п р и р о д е, относительная устойчивость видового состава живых организмов, их численности, продуктивности, распределения в пространстве, а также сезонных изменений, биотич. круговорота веществ и др. биол. процессов в любых природных сообществах.

В основе Э. р. экосистем лежит постоянство биотич. круговорота веществ, к-рый в каждой конкретной экосистеме имеет свои особенности, связанные с видовым составом и численностью организмов, их типом метаболизма. Решающее значение при этом имеют соотношение автотрофов (продуцентов) и гетеротрофов (консументов и редуцентов), а также специфич. адаптации организмов друг к другу и к среде обитания. Совокупность этих факторов, сложившаяся в процессе эволюции, обеспечивает устойчивость экосистем, или их гомеостаз. За меру стабильности экосистем часто принимают их видовое разнообразие — чем оно выше, тем надёжнее поддерживается Э. р.

При колебаниях условий среды, выходящих за пределы, обычные для данной экосистемы, возникают нарушения Э. р., приводящие к снижению численности одних и резкому увеличению др. видов. Вместе с тем, природные сообщества организмов способны противостоять разл. повреждающим воздействиям и при восстановлении нормальных условий возвращаться в состояние, близкое к первичному, т. е. обладают определённой устойчивостью. Плотность того или иного вида при неблагоприятных условиях снижается, но в оптимальных условиях возрастают плодовитость, скорость роста и развития и плотность вида восстанавливается. Существование Э. р. не означает отсутствия закономерных изменений во времени — оно тесно взаимосвязано с процессами становления и развития данной экосистемы. Часто под нарушением Э. р. понимают не только изменения разл. биотич. факторов, но и значит. колебания газового состава атмосферы, гидрологич. режима, глобальное загрязнение окружающей среды и т. д., т. е. все существ. сдвиги в природных процессах. Без знания сложных и взаимосвязанных механизмов Э. р. невозможно рациональное природопользование, прогнозирование любой хоз. деятельности и сохранение природной среды в пригодном для жизни состоянии. Актуальность сохранения Э. р. возросла во 2-й пол. 20 в. с появлением таких средств воздействия на экосистемы, к-рые могут привести к их необратимому нарушению.

ЭКОЛО́ГИЯ (от греч. óikos — жилище, местопребывание и *...логия*), биол. наука, изучающая организацию и функционирование надорганизменных систем разл. уровней: популяций, биоценозов (сообществ), биогеоценозов (экосистем) и биосферы. Э. определяют также как науку о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой. Осн. принципы строения и функционирования разл. надорганизменных систем изучает общая Э., в к-рой можно выделить ряд разделов. Так, в задачи популяционной Э. входит исследование общих закономерностей динамики численности и структуры популяций, а также взаимодействий (конкуренция, хищничество) между популяциями разл. видов. Э. сообществ (биоценология) изучает закономерности организации сообществ (биоценозов), их структуру и функционирование, проявляющееся прежде всего как биотич. круговорот веществ и трансформация энергии в цепях питания. Исследование экосистем и биогеоценозов также входит в задачи общей Э., но иногда биогеоценологию считают (особенно в СССР) самостоят. наукой. Частная Э. изучает весь комплекс взаимоотношений со средой организмов к.-л. конкретной таксономич. группы (напр., Э. млекопитающих, Э. зайца-беляка). Иногда частную Э. понимают как исследование к.-л. конкретных экосистем или сообществ (напр., Э. с.-х. экосистем — агроэкология, Э. растит. сообществ — фитоценология). Частью Э. является и гидробиология, изучающая Э. водных организмов и экосистем. Э. делят также на аутэкологию, изучающую действие разл. фак-

торов среды на отд. виды, и синэкологию, изучающую взаимоотношения организмов, а также разл. их совокупности.

Термин «Э.» предложен в 1866 г. Э. Геккелем для обозначения «общей науки об отношениях организмов к окружающей среде». Предыстория Э. восходит к трудам мн. натуралистов и географов 18—19 вв. Для развития Э. в России большое значение имели работы К. Ф. Рулье (1852) и Н. А. Северцова (1855). В кон. 19 — нач. 20 вв. исследователи обращали гл. внимание на то, как отд. факторы, преим. климатические, влияют на распространение и динамику организмов. В это же время формируется представление о сообществах (биоценозах) как о нек-рых целостных совокупностях взаимосвязанных организмов. Быстро развивалась Э. в 20—30-е гг. 20 в., когда были сформулированы осн. задачи изучения популяций и сообществ (Ч. Элтон), предложены математич. модели роста численности популяций и их взаимодействий (В. Вольтерра, А. Лотка), проведены лабораторные опыты по проверке этих моделей (Г. Ф. Гаузе). В гидробиологии началось в это время строгое количеств. изучение превращений вещества и энергии живыми организмами, причём водоёмы трактовались как целостные системы. Представление о комплексах организмов, взаимосвязанных между собой и с окружающей неживой средой, нашло своё отражение и в появлении таких понятий как «экосистема» (А. Тенсли, 1935) и «биогеоценоз» (В. Н. Сукачёв, 1940). К 50-м гг. формируется общая Э. Осн. внимание исследователей переносится на изучение взаимодействия организмов и структуры образуемых ими систем. Развивается физиол. и эволюц. Э. (С. С. Шварц). В 70-х гг. 20 в. формируется Э. человека, или социальная Э., изучающая закономерности взаимодействия человеческого общества и окружающей среды. Всё большее распространение в Э. получают количеств. методы исследования, чаще используются эксперименты (не только лабораторные, но и в природе) и математич. модели.

Во 2-й пол. 20 в. в связи с резкими неблагоприятными последствиями воздействия человека на биосферу (т. н. «экологическим кризисом»), необходимостью проведения широкомасштабных природоохранных мероприятий резко возрастает практич. значение Э., происходит «экологизация» мн. естеств. наук, устанавливается связь Э. с философией и социологией. Экологич. подход становится необходимым при решении производств., науч.-технич., демографич. и др. задач. См. также *Охрана природы.*

● Шварц С. С., Эволюционная экология животных, Свердловск, [1969]; Наумов Н. П., Экология животных, 2 изд., М., 1963; Одум Ю., Основы экологии, пер. с англ., М., 1975; его же, Экология, пер. с англ., т. 1—2, М., 1986; Лархер В., Экология растений, пер. с нем., М., 1978; Риклефс Р., Основы общей экологии, пер. с англ., М., 1979; Пианка Э., Эволюционная экология, пер. с англ., М., 1981; Социальные аспекты экологических проблем, М., 1982; Андерсон Дж. М., Экология и науки об окружающей среде. Биосфера, экосистемы, человек, пер. с англ., Л., 1985; A new ecology, N. Y., 1984.

ЭКОСИСТЕ́МА (от греч. óikos — жилище, местопребывание и sýstema — сочетание, объединение), экологическая система, совокупность совместно обитающих организмов и условий их существования, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом и образующих систему взаимообусловленных биотич. и абиотич. явлений и процессов. Термин «Э.» предложен А. Тенсли (1935), к-рый считал, что Э., «с точки зрения эколога, представляют собой осн. природные единицы на поверхности земли», в к-рые входит «не только комплекс организмов, но и весь комплекс физич. факторов, образующих то, что мы называем средой биома,— факторы местообитания в самом широком смысле». Он подчёркивал, что для Э. характерен «разного рода обмен веществ не только между организмами, но и между органическим и неорганическим».

Понятие «Э.» приложимо к объектам разной сложности и размеров. Можно выделить Э. пруда или озера в целом и в то же время различать Э. прибрежных зарослей водных растений или донной области. Массив леса — Э., в пределах к-рой находятся Э. почв разного типа, Э. гниющего пня и т. д. Чаще под Э. понимают совокупность организмов и неживых компонентов среды их обитания, при взаимодействии к-рых происходит б. или м. полный биотич. круговорот (с участием продуцентов, консументов и редуцентов). Термин «Э.» приложим и к искусств. Э. (с.-х. угодья, сады, парки, сооружения биол. очистки сточных вод и пр.). Э. могут быть высокоустойчивыми, сохраняющими свои характерные особенности на протяжении длит. времени, или кратковременными (напр., Э. эфемерных водоёмов). Независимо от степени сложности Э. характеризуется видовым составом, численностью входящих в неё организмов, биомассой, соотношением отд. трофич. групп, интенсивностью процессов продуцирования и деструкции органич. вещества. Пространств. разграниченность Э. может быть выражена б. или м. отчётливо, а в отношении протекающих в них процессов круговорота они могут быть в большей или меньшей степени автономными. Существование Э. возможно лишь при притоке из окружающей среды не только энергии, но и большего или меньшего кол-ва вещества. Все реальные Э. (в совокупности слагающие биосферу Земли) принадлежат к открытым системам.

С сер. 20 в. (в значит. степени в связи с остротой вставших перед человечеством экологич. проблем) широко развернулись исследования по количеств. оценке функц. особенностей Э. Для понимания структуры, продуктивности и устойчивости Э. важно изучение трофич. связей (см. *Трофическая цепь, Трофический уровень*), через к-рые в Э. осуществляются процессы биол. трансформации вещества и энергии. Количеств. определение интенсивности и эффективности этих процессов совр. методами, в частности с помощью математич. моделирования Э.,— необходимая основа решения актуальных вопросов рационального использования биол. ресурсов природы и сохранения среды обитания человека. Термин *биогеоценоз* часто употребляется в том смысле, к-рый придаётся термину «Э.».

● Дювиньо П., Танг М., Биосфера и место в ней человека (Экологические системы и биосфера), пер. с франц., 2 изд., М., 1973; Экологические системы, пер. с англ., М., 1981.

ЭКОТИ́П (от греч. óikos — жилище, местопребывание и тип), совокупность особей любого вида растений, приспособленная к условиям места обитания и обладающая наследуемыми признаками, обусловленными экологически. Признаки, определяющие характер Э., сохраняются при перенесении растений в иные экологич. условия, особи разных Э. свободно скрещиваются. Э. рассматривают как сочетание близких биотипов растений, переходящих друг в друга. Среди Э. различают климатипы, возникающие под влиянием климатич. факторов, эдафотипы — под влиянием почвенных условий, и ценотипы, напр. Э. нек-рых трав в разл. местообитаниях — на лугу, в лесу и т. д.

ЭКСПРЕССИ́ВНОСТЬ (от лат. expressio — выражение), степень фенотипич. проявления одного и того же аллеля определённого гена у разных особей. Термин «Э.» введён Н. В. Тимофеевым-Ресовским в 1927. При отсутствии изменчивости признака, контролируемого данным аллелем, говорят о постоянной Э., в противном случае — об изменчивой (вариабельной) Э. Аллели разл. генов могут характеризоваться разл. степенью Э., напр. аллели системы групп крови АВО у человека практически имеют постоянную Э., а аллели, определяющие окраску глаз,— изменчивую Э. Классич. пример изменчивой Э.— проявление рецессивной мутации, уменьшающей число фасеток глаза у дрозофилы (у разных гомозиготных по этой мутации мух наблюдают разл. число фасеток вплоть до полного их отсутствия). В основе явления изменчивой Э. лежат разл. причины: влияние условий внеш. среды (см. *Модификации*) и генотипич. среды (при одинаковых условиях внеш. среды аллель может проявляться по-разному, в зависимости от сочетания с аллелями др. генов). Э.— один из осн. показателей фенотипич. изменчивости проявления генов, широко применяемый в феногенетике, мед. генетике, селекции. Количественно степень Э. измеряют, используя статистич. показатели. В случаях крайне изменчивой Э. (вплоть до отсутствия проявления признака у нек-рых особей) используют дополнит. характеристику проявления генов — *пенетрантность.*

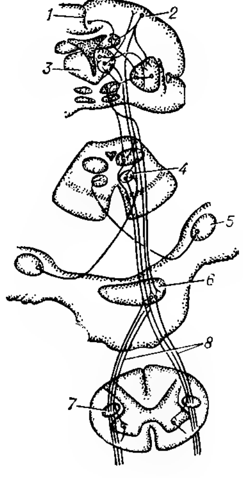
ЭКСТЕРОЦЕ́ПТОРЫ, экстерорецепторы (от лат. exter — наружный, внешний и *рецепторы*), высокоспециализир. чувствит. образования, воспринимающие раздражения, действующие на организм из внеш. среды. Э. располагаются на поверхности тела животного и человека. В зависимости от вида воспринимаемого раздражения различают *механорецепторы* кожи (тактильные), *хеморецепторы* (органы вкуса и обоняния), терморецепторы кожи, *фоторецепторы*, рецепторы органов слуха и равновесия. У дельфинов, летучих мышей и ночных бабочек обнаружены рецепторы, чувствит. к ультразвуку, у нек-рых рыб — к электрич. полям. См. также *Сенсорные органы.*

ЭКСТРА... (от лат. extra — сверх, вне), часть сложных слов, означающая: сверх, вне (напр., *экстраполяция*).

ЭКСТРАЗОНА́ЛЬНАЯ РАСТИ́ТЕЛЬНОСТЬ (от *экстра...* и греч. zōnē — пояс), естеств. растительность, находящаяся за пределами образуемой ею растит. зоны, вне своего осн. ареала. Встречается в виде отд. островов, изолиров. массивов в экологически наиб. благоприятных для себя местообитаниях. К Э. р. относят байрачные дубовые леса в степной зоне, участки широколиств. лесов в юж. тайге, о-ва луговых степей и остепнённых лугов в подзоне широколиств. лесов. Иногда Э. р. является реликтом зональной, сократившей свой ареал, напр. островные леса в тундровой зоне.

ЭКСТРАПИРАМИ́ДНАЯ СИСТЕ́МА (от *экстра...* и греч. pyramís — пирами-

да), совокупность структур мозга, включающая значит. часть коры головного мозга, базальные ганглии, ретикулярную формацию ствола, красное ядро, ядра вестибулярного комплекса и мозжечок; участвует в координации движений, поддержании позы и мышечного тонуса, в проявлении эмоций. Эволюционно более древняя система моторного контроля, к-рая развита не только у млекопитающих, но и у пресмыкающихся и птиц. Э. с. и *пирамидная система* осуществляют деятельность в тесном функц. единстве и снабжены большим числом морфологич. связей. Филогенетически древние пути Э. с.— ретикуло- и вестибулоспинальные — у приматов и человека участвуют в иннервации проксимальных отделов скелетной мускулатуры, а более молодой рубро-спинальный тракт (вместе с кортико-спинальным) — в тонкой координации движений дистальных отделов конечностей. Пирамидные и рубро-спинальные сигналы могут конвергировать к одним и тем же вставочным нейронам (переключателям) и поступать к мотонейронам в интегрированной форме. Нек-рые учёные, объединяя Э. с. с пирамидной, выделяют молодые латеральные (кортико- и рубро-спинальные пути) и древние медиальные (вестибуло- и ретикуло-спинальные пути) нисходящие системы по принципу расположения их проводящих трактов в белом веществе спинного мозга. Латеральные нисходящие системы находятся друг с другом в синергич. отношениях, а медиальные — в антагонистических, активируя в осн. мотонейроны противоположного функц. назначения. Вероятно, такой антагонизм — существенный фактор в поддержании определённого положения конечностей и туловища. Полагают, что выполнение быстрых «баллистических» движений регулируется мозжечком, а медленных плавных — базальными ганглиями переднего мозга.



Экстрапирамидная система человека и её основные связи: 1 — поясная кора; 2 — моторная кора; 3 — таламус; 4 — средний мозг; 5 — мозжечок; 6 — продолговатый мозг; 7 — спинной мозг; 8 — экстрапирамидный путь.

● Костюк П. Г., Структура и функция нисходящих систем спинного мозга, Л., 1973; Шаповалов А. И., Нейроны и синапсы супраспинальных моторных систем, Л., 1975.

ЭКСТРАПОЛЯ́ЦИЯ у животных (от *экстра...* и лат. polio — выправляю, изменяю), способность правильно предугадать ход к.-л. события на основе ознакомления с предыдущими этапами развития данного события; один из способов опережающего отражения действительности. Осуществление Э. связано со способностью животных устанавливать простейшие связи между явлениями во внеш. среде и, оперируя ими, составлять программу адаптивного поведения. Напр., благодаря Э. животные могут определить направление движения объекта (из сопоставления с неподвижными точками пространства) и правильно программировать его дальнейшее движение после исчезновения из поля зрения. Способность животных к Э. траектории движущихся и не безразличных для них объектов (хищник, добыча и т. д.) — залог и гарантия благополучного существования. Предполагается возможность и гораздо более сложных типов Э. Существует гипотеза, что при навигации птицы способны реконструировать полную траекторию движения Солнца после того, как засечено движение светила на малом участке этой траектории. Аналогичный тип Э. может существовать у пчёл и, вероятно, у др. животных. В отличие от условнорефлекторного поведения Э.— генетически детерминированная, врождённая способность животного, характеризующаяся значит. межвидовыми различиями, обусловленными общей нейронной организацией мозга. Способность к Э. часто рассматривается как проявление элементарной рассудочной деятельности.

● Крушинский Л. В., Биологические основы рассудочной деятельности, 2 изд., М., 1986.

ЭКТО... (от греч. ektós — вне, снаружи), часть сложных слов, означающая: внешний, наружный, напр. *эктодерма*.

ЭКТОГЕНЕ́З (от *экто...* и *...генез*), идеалистич. концепция в эволюц. учении, представляющая процесс эволюции как непосредств. результат воздействия изменений внеш. условий на организмы. Эктогенетики приписывают организмам изначальную способность целесообразно реагировать на эти воздействия. Приобретённые таким путём адаптации организмов якобы наследуются след. поколением (т. н. адекватная соматич. индукция). При этом сторонники Э. не учитывают, что изменения фенотипов организмов, возникающие в течение их жизни как реакции на изменения внеш. условий («модификации»), не являются новоприобретениями для данного вида. Они определяются нормой реакции их генотипов и сами по себе не наследуются. Эктогенетиками были эволюционисты додарвиновского периода. В учении Ламарка Э. механически объединён с противоположной идеалистич. концепцией — *автогенезом*. Неоламаркисты принимают обычно одну из этих концепций. См. также *Неоламаркизм*.

ЭКТОГНА́ТНЫЕ, наружночелюстные (Ectognatha), подкласс насекомых. Характеризуются наружным расположением ротовых органов (эктогнатизм). Включают щетинохвосток и крылатых насекомых. Во мн. совр. классификациях только Э. составляют класс насекомых в надклассе шестиногих (Hexapoda). Ср. *Энтогнатные*.

ЭКТОДЕ́РМА (от *экто...* и *дерма*), 1) Э., или эктобласт,— наруж. зародышевый листок у многоклеточных животных. В процессе онтогенеза из Э. образуются нервная система и органы чувств, спинномозговые и симпатич. ганглии, висцеральный скелет, пигментные клетки, часть соединительнотканных клеток кожи, покровы и их производные (кожные железы, волосы, перья, чешуя, когти и др.), передний и задний отделы пищеварит. системы и наруж. жабры, а также протонефридии. Разные производные Э. у позвоночных образуются в результате индукционного влияния (см. *Индукция*) на них материала хордомезодермы и её производных, а также одних эктодермальных закладок на другие. См. также *Зародышевые листки*. 2) Наруж. слой стенки тела у кишечнополостных.

ЭКТОТЕ́РМНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ (от *экто...* и греч. thérmē — тепло), животные, жизнедеятельность к-рых зависит от внеш. источников тепла. К Э. о. относятся все растения и пойкилотермные животные. Ср. *Эндотермные организмы*. См. также *Терморегуляция*.

ЭЛАЙОПЛА́СТЫ (от греч. élaion — масло и plastós — вылепленный), пластиды (из группы лейкопластов) растит. клетки, содержащие масла.

ЭЛАСМОТЕ́РИИ (*Elasmotherium*), род вымерших носорогов. 3—4 вида. Известны из плейстоцена Евразии. Дл. тела до 4,5 м, выс. в холке ок. 2 м. На лбу большой рог. Конечности трёхпалые. Э. жили, вероятно, в речных долинах и по берегам озёр, в степных р-нах; питались сравнительно жёсткой растительностью. Были широко распространены на Ю. Сибири и Европ. части СССР, где многочисленны их остатки.

ЭЛАСТИ́Н (от греч. elastós — гибкий, тягучий), фибриллярный белок из группы склеропротеинов; осн. компонент эластич. волокон соединит. ткани, придающий ей упругость. Обнаружен в тканях большинства позвоночных. Особенно богаты Э. шейные связки, а также стенка аорты, содержащая 40—60% Э. на сухую массу. Во мн. тканях Э. встречается с коллагеном, с к-рым его объединяет ряд общих свойств. Э. нерастворим в воде, разбавл. растворах солей, щелочей и к-т. По растяжимости Э. близок к каучуку. По-видимому, высокая эластичность Э. обусловлена большим кол-вом аминокислотных остатков с неполярными боковыми группами в полипептидной цепи (до 93%; у позвоночных прослеживается увеличение гидрофобности Э. от низш. форм к высшим). Э. устойчивее к действию протеолитич. ферментов, чем коллаген. Гидролиз Э. осуществляется специфич. ферментом — эластазой, к-рая выделяется с панкреатич. соком у мн. млекопитающих, цыплят и нек-рых рыб в виде профермента проэластазы. Предполагают, что в поджелудочной железе хищных позвоночных она содержится в гораздо большем кол-ве, чем у травоядных.

ЭЛАСТИ́ЧЕСКИЕ ВОЛО́КНА (fibrae elastici), разновидность волокон соединит. ткани позвоночных. Состоят из белка эластина и гликопротеидных микрофибрилл, определяющих форму Э. в. и направление их формирования. Длинные, толщ. не более 3 мкм, однородные прочные эластичные и устойчивые к кипячению нити, переплетаются и ветвятся в виде тонкой сети, сильно преломляют свет. Э. в. сосредоточены гл. обр. в стенках кровеносных сосудов, эластич. хряще, рыхлой соединит. ткани. Выполняют опорно-механич. функцию.

ЭЛЕВСИ́НА (*Eleusine*), род растений сем. злаков. Однолетние растения с линейными листьями. Колоски с 3—8 обоеполыми цветками, расположены двумя рядами на одной стороне колосовидных веточек. Ок. 10 видов, в тропич. и субтропич. поясах обоих полушарий. В СССР 2 заносных и 1 изредка культивируемый вид — Э. коракан, или дагусса (*E. coracana*), — важное пищ. и кормовое растение тропич. Африки и Юж. Азии.

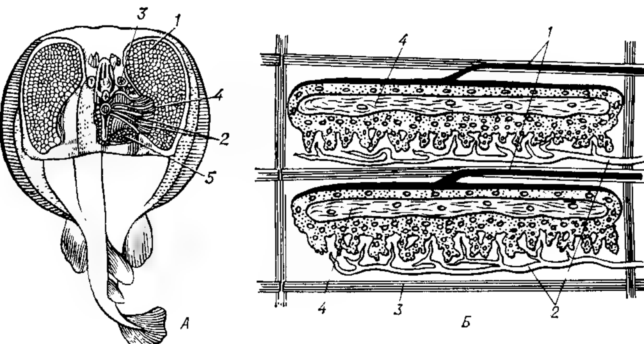
ЭЛЕКТРИ́ЧЕСКИЕ О́РГАНЫ (organa electricus), парные образования у рыб,

способные генерировать электрич. разряды. Электрич. поля образуются вокруг тела любой рыбы, но они обычно очень слабы. Спец. Э. о. большой мощности развились конвергентно у неск. групп рыб — клюворылообразных, нек-рых окунеобразных (звездочёты), угрей, скатов, сомов и др. Э. о. были широко представлены у ископаемых рыб и бесчелюстных; известны у более 300 видов совр. рыб. Расположение Э. о. у разных рыб различно. Каждый Э. о. состоит из многочисленных, собранных в столбики электрич. пластинок (ЭП) — видоизменённых мышечных, нервных или железистых клеток, в мембране к-рых в результате химич. реакций осуществляется разделение электрич. зарядов. Ниж. часть пластинки (и всего органа) электрически отрицательна, верхняя — положительна. Число ЭП и столбиков Э. о. может быть значительно. Так, у электрич. ската ок. 500 расположенных в виде пчелиных сот столбиков по 400 ЭП в каждом. ЭП в каждом столбике соединены последовательно, а электрич. столбики — параллельно. Т. о., Э. о. действуют по принципу электрохимич. генератора, способного работать непрерывно, пока осуществляется подвод реагентов и отвод продуктов химич. реакций. Э. о. иннервируются ветвями блуждающего, лицевого и языкоглоточного нервов. Разность потенциалов, развиваемая на концах Э. о., может достигать 300 В у скатов и 650 В у электрич. угрей, а мощность разряда в импульсе (частота генерации импульсов от 1 до 300 в сек) — от 1 до 6 кВт (электрич. скаты). Генерируемые электрич. разряды служат для защиты, нападения, внутривидовой сигнализации, для ориентации и поиска добычи в мутной воде. Предполагают, что электрорецепторами, улавливающими изменения электрич. поля, служат расположенные на голове соединительнотканные лоренциевы капсулы, открывающиеся тонким каналом на поверхности кожи, и рецепторы канала боковой линии. Рыбы, обладающие Э. о., переносят без вреда напряжения, смертельные для др. рыб.

● Лаздин А. В., Протасов В. Р., Электричество в жизни рыб, М., 1977.

ЭЛЕКТРИ́ЧЕСКИЕ СОМЫ́ (Malapteruridae), семейство пресноводных рыб отр. сомообразных. Дл. до 65 см (по др. данным, до 1 м). 3 пары усиков. Спинного плавника нет, жировой хорошо развит. Грудные плавники без колючек. На туловище под кожей расположены парные электрич. органы, сходящиеся по средней линии спины и брюха (как полагают, разряд до 360 В, масса их ок. 25% массы тела). 1 вид — Э. с. (*Malapterurus electricus*), в водах Зап. Африки и р. Нил. Окраска пёстрая. Глаза светятся в темноте. До сих пор не установлено, используют ли Э. с. электрич. органы для добычи пищи. Малоподвижны. Всеядны. Объект местного промысла.

ЭЛЕКТРИ́ЧЕСКИЕ УГРИ́ (Electrophoridae), семейство пресноводных рыб отр. карпообразных. Тело удлинённое, голое, дл. обычно 1—1,5 м, масса до 40 кг. Спинного и брюшных плавников нет. Анальное отверстие на горле. Локомоция при помощи ундулирующих движений огромного анального плавника. Вдоль боков расположены электрич. органы (дают разряд до 650 В), к-рые используются Э. у. для защиты от врагов и парализации добычи, а также для локации. 1 вид — Э. у. (*Electrophorus electricus*), в реках сев.-вост. части Юж. Америки и в притоках сред. и ниж. течения Амазонки. Размножение не изучено. Питается мелкой рыбой. Может заглатывать воздух с поверхности и способен длит. время находиться вне воды. Объект местного промысла, иногда его содержат в крупных аквариумах. См. рис. 31 в табл. 33.



Электрические органы электрического ската. *А* — вскрытый скат: *1* — электрический орган, *2* — головные нервы, *3* — брызгальце, *4* — жаберные щели, *5* — мышца. *Б* — электрические пластинки (увеличено): *1* — кровеносные сосуды, *2* — нервы, *3* — студенистая оболочка, *4* — центральный слой.

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛО́ГИЯ, раздел физиологии, исследующий электрич. явления (биоэлектрич. потенциалы) в клетках, тканях, органах, а также механизмы действия на организм электрич. тока. Первые науч. сведения о «животном электричестве» были получены в кон. 18 в. Л. Гальвани. В 19 в. основы Э. были заложены классич. работами Э. Дюбуа-Реймона (связь между электрич. током и нервным импульсом, мол. теория биопотенциалов и др.). Дальнейшее развитие Э., тесно связанной с нейрофизиологией, было продолжено исследованиями Ю. Бернштейна, А. Ф. Самойлова, Н. Е. Введенского, В. Эйнтховена, Дж. Эрлангера и др. Осн. проблемы Э. — изучение физико-химич. механизмов образования электрич. потенциалов на биол. мембранах, их изменения и роль в физиол. процессах. В исследоват. работе и клинич. практике широко применяются осн. электрофизиол. методы изучения биоэлектрич. потенциалов сердца — электрокардиография, мозга — электроэнцефалография, сетчатки — электроретинография, кожи — электродермография и др.

● Коган А. Б., Электрофизиология, М., 1969; см. также лит. при ст. *Нейрофизиология, Нервная система.*

ЭЛЕУТЕРОКО́КК (*Eleutherococcus*), род растений сем. аралиевых. Кустарники выс. 2—3 м, ветви густо усажены тонкими шипами. Цветки мелкие, собранные в шаровидные зонтики. 15 видов, в Вост. Азии (от Гималаев до Японии); в СССР 1 вид — Э. колючий, или дикий перец (*E. senticosus*), на юге Д. Востока, в подлеске смешанных и хвойных горных лесов. Цветки однополые, тычиночные — фиолетовые, пестичные — бледно-жёлтые. Цветёт в июле — августе. Размножается корневищами, реже семенами. Лекарств. (по действию близок к женьшеню) растение. См. рис. *2* при ст. *Аралиевые.*

ЭЛИМИНА́ЦИЯ (от лат. elimino — выношу за порог, удаляю), гибель организмов вследствие разл. абиотич. и биотич. факторов внеш. среды. Э. выражается величиной, обратной *выживаемости.* Предлагались разл. классификации форм Э. в связи с изучением естеств. отбора и направлений эволюц. процесса (И. И. Шмальгаузен, 1939). Обычно различают Э. общую (неизбирательную) и избирательную. О б щ а я Э. — воздействие на популяцию факторов среды крайней интенсивности, превосходящей экологич. пластичность вида, в результате чего происходит массовая гибель особей безотносительно к их индивидуальным свойствам. И з б и р а т е л ь н а я Э. — гибель части особей популяции, менее приспособленной к факторам окружающей среды, в результате борьбы за существование. Такая Э. является показателем интенсивности действия естеств. отбора. См. также *Смертность.*

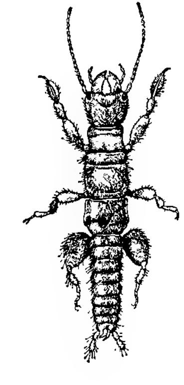
ЭЛИ́МУС, п ы р е й н и к (*Elymus*), род многолетних трав сем. злаков. Соцветие — двурядный, реже многорядный колос; колоски с 2—7 (9) обоеполыми цветками. Ок. 100 видов, во внетропич. поясах обоих полушарий (исключая Юж. Африку), отчасти в горах тропиков. В СССР — 36 видов, на лугах, в лесах, на каменистых склонах, галечниках и скалах. Ценные кормовые растения. Э. шероховатостебельный (*E. trachycaulus*), родом из Сев. Америки, культивируют в СССР под назв. «бескорневищный пырей». Э. собачий (*E. caninus*) — обычное лесное растение.

ЭЛИ́ТРЫ (elytrae), н а д к р ы л ь я, уплотнённые передние крылья насекомых, прикрывающие сложенные в покое на спине задние крылья. У жуков Э. сильно склеротизированы, почти без следов жилкования; у таракановых, прямокрылых и др. — кожистые, с явным или заметным жилкованием либо без него (короткие Э. уховёрток). У клопов склеротизировано только основание Э., вершина их перепончатая. При сильной склеротизации Э. утрачивают функцию активных органов полёта (становясь лишь несущими плоскостями, напр. у майского жука) или вовсе не участвуют в нём (у бронзовок). У мн. жуков — обитателей степей и пустынь — задние крылья редуцированы, а Э. срастаются, образуя над брюшком сплошную «крышу».

ЭЛОДЕ́Я (*Elodea*), род растений сем. водокрасовых. Погружённые в воду травы, б. ч. с мутовчатыми листьями. 18 видов, в умеренном и тропич. поясах Америки. Э. канадская (*E. canadensis*) в сер. 19 в. была занесена в Европу, где быстро и широко расселилась (отсюда назв. «водяная чума»), проникла в Азию и Австралию. В СССР — в Европ. части, распространилась в Вост. Сибирь, в т. ч. появилась в оз. Байкал. Двудомное растение. Опыление при помощи воды (гидрофилия). Растёт в водоёмах со стоячей и медленно текущей водой. Интенсивно размножается обрывками побегов, к-рые разносятся судами, птицами, течением. Нередко образует заросли, препятствующие судоходству и рыболовству. Зелёная масса может использоваться на корм и как зелёное удобрение. Нек-рые виды Э. разводят в аквариумах.

ЭМА́ЛЬ (франц. émail, от франкск. smeltan — плавить), з у б н а я, специализир. эпителиальная ткань, покрывающая коронку зуба. Вырабатывается спец. клетками — адамантобластами. Наиб. твёрдая ткань в животном организме, защищает зубы от износа и повреждений. После разрушения не восстанавливается. В составе Э. почти 97% неорганич. солей, гл. обр. фосфат и карбонат кальция (имеет структуру апатита). Зубы нек-рых рыб и немногих млекопитающих (напр., броненосцев) лишены Э.

Э́МБИИ (Embioptera), отряд насекомых. Дл. 1,5—22 мм. Крылья обычно развиты только у самцов, у нек-рых видов и самки и самцы бескрылые. Ротовой аппарат грызущий. Усики длиннее головы. На передних ногах прядильные железы. На конце брюшка двучлениковые церки. Превращение неполное — личинки похожи на взрослых. Ок. 200 видов, преим. в тропиках и субтропиках, гл. обр. в лесах. Живут семьями в трубчатых разветвлённых гнёздах, сплетённых из паутины, под корой, камнями, в почве. Растительноядные, нек-рые могут вредить растениям, иногда хищничают. В СССР — 2 вида: средиземноморская реликтовая Э. (*Haploembia solieri*), на Юж. берегу Крыма, на Кавказе (в Красной книге СССР), и туркестанская Э. (*Embia tartara*), на Ю. Ср. Азии.



Реликтовая эмбия.

ЭМБРИОАДАПТА́ЦИЯ (от *эмбрион* и *адаптация*), приспособление зародыша или личинки к условиям их существования, не проявляющееся в особенностях строения взрослого организма. Термин «Э.» предложен Б. С. Матвеевым (1937) для замены термина *ценогенез* в связи с нечёткостью его употребления. Ныне термины «Э.» и «ценогенез» используются как синонимы.

ЭМБРИОБЛА́СТ (от греч. émbryon — зародыш и *...бласт*), совокупность внутр. бластомеров дробящегося яйца млекопитающих — морулы. От наруж. бластомеров, образующих трофобласт, клетки Э. отличаются более крупными размерами и наличием в их цитоплазме РНК и щелочной фосфотазы. При образовании бластоцисты из клеток Э. развивается *зародышевый узелок*. У приматов часть клеток Э. выселяется в полость бластоцисты и образует внезародышевую мезодерму.

ЭМБРИОЛО́ГИЯ (от *эмбрион* и *...логия*), в узком смысле — наука о зародышевом развитии, в широком — наука об индивидуальном развитии организмов (онтогенезе). Э. ж и в о т н ы х и ч е л о в е к а изучает предзародышевое развитие (оогенез и сперматогенез), оплодотворение, зародышевое развитие, личиночный и постэмбриональный (или постнатальный) периоды индивидуального развития. Эмбриол. исследования в Индии, Китае, Египте, Греции известны до 5 в. до н. э. Гиппократ (с последователями) и Аристотель изучали развитие зародышей мн. животных, особенно кур, а также человека. Существенный сдвиг в развитии Э. наступил в сер. 17 в. с появлением работы У. Гарвея «Исследования о зарождении животных» (1651). Большое значение для развития Э. имела работа К. Ф. Вольфа «Теория зарождения» (1759), идеи к-рой были развиты в работах Х. И. Пандера (представление о зародышевых листках), К. М. Бэра (открытие и описание яйца человека и млекопитающих, детальное описание осн. этапов эмбриогенеза ряда позвоночных, выяснение последующей судьбы зародышевых листков и т. д.) и др. Фундамент эволюц. сравнит. Э., основанной на теории Ч. Дарвина и обосновывающей, в свою очередь, родство животных разных таксонов, заложили А. О. Ковалевский и И. И. Мечников. Эксперим. Э. (первоначально — механика развития) своим развитием обязана работам В. Ру, Х. Дриша, Х. Шпемана, Д. П. Филатова. В истории Э. долгое время длилась борьба между сторонниками *эпигенеза* (У. Гарвей, К. Ф. Вольф, Х. Дриш и др.) и *преформизма* (М. Мальпиги, А. Левенгук, Ш. Бонне и др.). В зависимости от задач и методов исследования различают о б щ у ю, с р а в н и т е л ь н у ю, э к с п е р и м е н т а л ь н у ю, п о п у л я ц и о н н у ю и э к о л о г и ч е с к у ю Э. На данных сравнит. Э. в значит. степени строится естеств. система животных, особенно в высших её разделах. Эксперим. Э. с помощью удаления, пересадки и культивирования вне организма зачатков органов и тканей изучает причинные механизмы их возникновения и развития в онтогенезе. Данные Э. имеют большое значение для медицины и с. х-ва. В последние десятилетия на стыке Э. с цитологией, генетикой и мол. биологией возникла *биология развития*.

Э. р а с т е н и й (Э. р.), ф и т о э м б р и о л о г и я — частная дисциплина в рамках морфологии растений, изучающая образование и закономерности развития зародыша растений. В Э. голо- и покрытосеменных рассматривают процессы онтогенеза, происходящие в семяпочке или цветке, кроме того изучают строение и развитие гаметофитов, половых клеток и зигот. Накопление сведений по Э. р. началось в древности. В 16—18 вв. основное внимание было направлено на установление пола у цветковых растений, начатое в опытах по гибридизации (Й. Кёльрейтер) и перекрёстному опылению (К. Шпренгель) и завершённое раскрытием значения перекрёстного опыления (Ч. Дарвин). Первое микроскопич. описание яйцеклетки и зародышевого мешка у цветковых было предпринято М. Мальпиги (1675), а открытие эндосперма в семени принадлежит Н. Грю (1672). Как самостоят. дисциплина Э. р. начала формироваться лишь в сер. 19 в., что в значит. степени было связано с разработкой клеточной теории, эволюционной теорией Дарвина и совершенствованием микроскопич. техники. К нач. 20 в. были сделаны фундаментальные открытия о закономерности развития мужского гаметофита у голо- и покрытосеменных растений (В. Гофмейстер, В. И. Беляев) и развитии пыльцевой трубки (Дж. Амичи); В. И. Беляевым описаны осн. звенья мейоза в спорогенных клетках. Спорные вопросы макроспорогенеза и двойного оплодотворения у покрытосеменных были разрешены трудами Э. Страсбургера, И. Н. Горожанкина и С. Г. Навашина. В результате классич. исследований сложилась современная проблематика в Э. р., включающая важные этапы онтогенеза — развитие пыльника, микроспорогенез, формирование из микроспор мужского гематофита (пыльцевого зерна), образование пыльцевой трубки, макроспорогенез и образование из макроспоры зародышевого мешка — женского гематофита, двойное оплодотворение, развитие эндосперма и зародыша. Помимо этих вопросов большое значение для генетико-селекционных работ имеет изучение причин стерильности гамет и зигот, апомиксиса, полиэмбрионии, партенокарпии.

Вопросы развития генеративных органов и их функций у низших групп (водоросли, лишайники, грибы), не имеющих зародыша, длительное время не рассматривались в Э. р. Однако в последние десятилетия наблюдается большой интерес к изучению этих групп с позиций фитоэмбриологии.

С р а в н и т е л ь н а я Э. р. занимается как изучением и сравнением особенностей развития эмбриональных признаков у представителей различных таксонов, так и сопоставлением характера чередования поколений в цикле развития растений. Результаты этих работ играют огромную роль в решении спорных вопросов систематики растений и при построении филогенетич. систем.

● Н и д х э м Д ж., История эмбриологии, пер. с англ., М., 1947; Б э р К. М., История развития животных. Наблюдения и размышления, т. 1—2, Л., 1950—53; Б л я х е р Л. Я., История эмбриологии в России, М., 1955—59; Б е л о у с о в Л. В., Введение в общую эмбриологию, М., 1980; К а р л с о н Б., Основы эмбриологии по Пэттену, пер. с англ., т. 1—2, М., 1983.

Б а р а н о в П. А., История эмбриологии растений в связи с развитием представлений о зарождении организмов, М.— Л., 1955; П о д д у б н а я - А р н о л ь д и В. А., Общая эмбриология покрытосеменных растений, М., 1964.

ЭМБРИО́Н (греч. émbryon — зародыш), животный организм в ранний период развития, то же, что *зародыш*. По отношению к растениям применяют только термин «зародыш».

ЭМЕРДЖЕ́НТНАЯ ЭВОЛЮ́ЦИЯ (англ. emergent — внезапно возникающий, от лат. emergo — появляюсь, возникаю), идеалистич. филос. концепция, трактующая эволюцию как процесс скачкообразного возникновения качественно новых уровней существования. Согласно этой концепции, на каждой ступени эволюции возникают новые качества (эмердженты), к-рые никак не связаны с количеств. изменениями (т. н. результантами) и непредсказуемы. Причина возникновения новых качеств предполагается в виде внутр. устремлённости к развитию нематериального творч. начала. В представлениях об Э. э. подчёркивается ведущее значение целостности организма.

ЭМО́ЦИИ (франц. émotion, от лат. emoveo — потрясаю, волную), субъективные реакции животных и человека на воздействие внутр. и внеш. раздражителей, проявляющихся в виде удовольствия или неудовольствия, радости, страха и т. д. Э. представляют собой активные состояния специализир. мозговых структур, побуждающие животных и человека «минимизировать» (ослабить, предотвратить) или «максимизировать» (усилить, повторить) эти состояния. Характер Э. определяется актуальной потребностью (П) и прогнозированием вероятности (возможности) её удовлетворения. Низкая вероятность удовлетворения П делает Э. отрицательной (страх, ярость); возрастание вероятности по сравнению с ранее имевшимся прогнозом придаёт Э. положит. окраску (удовольствие, радость).

Путём раздражения мозга электрич. током сначала у животных, а затем и у человека были выявлены системы мозго-

вых структур, ответственных за реализацию отрицат. и положит. Э. Эти системы имеют свои представительства в головном мозге, гл. обр. в передних отделах новой коры, в *лимбической системе*, в центр. сером веществе и в гипоталамусе.

Э. принадлежит решающая роль в процессе обучения, в подкреплении вновь формирующихся условных рефлексов. Они изменяют пороги восприятия, активируют память, служат дополнит. средством коммуникации (мимика, интонация голоса и т. п.). Стремление к повторному переживанию положит. Э. побуждает живые существа активно искать неудовлетворённые П и новые способы их удовлетворения. Если отрицат. Э. преим. служат самосохранению особи, потомства или группы, то положит. Э. содействуют их саморазвитию в процессе освоения новых сфер действительности.

В психологии Э. называют переживание человеком его отношения к окружающему миру и к самому себе, одну из форм отражательно-оценочной деятельности мозга.

Э., возникающие в связи с удовлетворением высших социальных П человека, принято называть чувствами: интеллектуальными, нравственными, эстетическими. Сильные, стремительно возникающие Э., носят назв. аффектов, длительно сохраняющиеся эмоц. состояния — настроений. Социальная ценность Э. человека определяется той П, на базе к-рой возникает данное эмоц. состояние. Ситуации, в к-рых удовлетворение важных для человека П хронически затруднено, порождают стойкое отрицат. напряжение — эмоциональный *стресс*.

● Дарвин Ч., Выражение эмоций у человека и животных, Соч., т. 5, М., 1953; Фресс П., Эмоции, в кн.: Экспериментальная психология, пер. с франц., в. 5, М., 1975; Костандов Э. А., Восприятие и эмоции, М., 1977; Симонов П. В., Эмоциональный мозг, М., 1981.

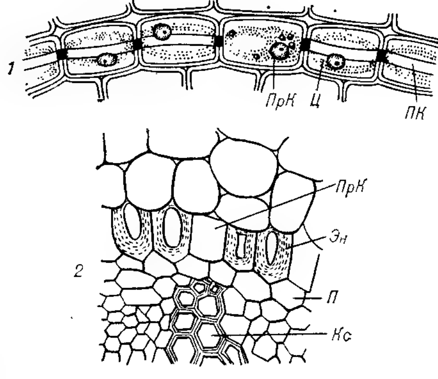
ЭМУ (Dromiceiidae), семейство казуарообразных. Выс. до 1,8 м, масса 45—54 кг. Оперение светло- и тёмно-коричневое. 1 вид — эму (*Dromiceius novaehollandiae*), в Австралии (кроме северо-восточной). На о. Тасмания и на о-вах в проливе Басса обитали островные формы, к-рые были истреблены. Обитает Э. в полусухих степях с зарослями кустарников. Хорошо плавает. В кладке 7—12 яиц, насиживает самец (ок. 2 мес). Питается преим. плодами. Объект огранич. промысла. Размножается в неволе.

ЭНА́ЦИИ (enátio), мелкие листья плаунов и нек-рых ископаемых растений (напр., астероксилона), возникшие в процессе эволюции на их осях (теломах) как фотосинтезирующие уплощённые выросты первичной коры. Э. наз. и чешуйки (поверхностные выросты) на черешках листьев нек-рых папоротников.

ЭНДЕ́МИКИ, эндемы (от греч. éndēmos — местный), виды, роды, семейства или др. таксоны животных и растений, ограниченные в своём распространении чаще относит. небольшой геогр. областью. Э.— специфическая составная часть какой-либо флоры или фауны. Развитию эндемизма способствуют географическая изоляция, климатич. и эдафич. условия, биотич. факторы (паразитизм, конкуренция и т. п.). Для вида (или подвида) эндемизм может быть крайне ограничен (ареал вербейника *Lysimachia minoricensis* — неск. км² на о. Менорка). Чаще всего Э. встречаются на о-вах океанич. происхождения, в горных р-нах или изолиров. водоёмах. Во флоре о. Св. Елены, напр., до 85% Э., во флоре Кавказа — ок. 20%, в фауне и флоре оз. Байкал — до 75%. Различают палеоэндемики — реликтовые исчезающие виды (гинкго и метасеквойя в Зап. и Центр. Китае, виды секвойи в Калифорнии, утконос в Австралии и Тасмании, латимерия в р-не Коморских о-вов) и неоэндемики — прогрессивные молодые виды или формы, возникающие на недавно изолиров. территориях (ряд видов флоры и фауны Крыма, фауны Британских о-вов). Ср. *Космополиты*.

ЭНДО... (от греч. éndon — внутри), часть сложных слов, означающая: внутренний, внутри, напр. *эндокард*, *эндомитоз*.

ЭНДОДЕ́РМА (от *эндо...* и *дерма*), внутр. однорядный слой клеток первичной коры, прилегающий к центр. цилиндру осевых органов растений. В стебле Э. мало дифференцирована, содержит вторичный крахмал (т. н. оберегаемый). В корнях Э. имеет утолщения на радиальных стенках оболочек — пояски Каспари, содержащие суберин и лигнин, что делает их малопроницаемыми для воды и ионов. Тонкостенными остаются лишь немногочисл. пропускные клетки. Т. о. Э.— физиол. барьер, регулирующий ток веществ из первичной коры в проводящий цилиндр и обратно.



Эндодерма: *1* — первичная (в поперечном разрезе корня чистяка), цитоплазма плазмолизирована, но связана с поясками Каспари; *2* — третичная (в корне ириса), все стенки утолщённые, одревесневшие; *Кс* — ксилема, *П* — перицикл, *ПК* — пояски Каспари; *ПрК* — пропускные клетки, *Ц* — цитоплазма, *Эн* — эндодерма.

ЭНДОКА́РД (от *эндо...* и греч. cardía — сердце), внутр. оболочка сердца позвоночных, выстилающая его полости. Внутр. слой Э. образован эндотелием, покрытым снаружи рыхлой соединит. тканью с гладкими мышечными волокнами. Гладкая эндотелиальная стенка Э. облегчает ток крови, препятствует образованию тромбов.

ЭНДОКРА́НИУМ (от *эндо...* и ср.-лат. cranium, от греч. kraníon — череп), компоненты черепа позвоночных, развивающиеся непосредственно из эмбрионального хрящевого черепа (хондрокраниума). Подразделяется на мозговой череп и висцеральный череп. Не включает кожных окостенений (ср. *Дерматокраниум*).

ЭНДОКРИ́ННЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ (от *эндо...* и греч. krínō — отделяю, выделяю), железы внутренней секреции, специализир. органы позвоночных и нек-рых беспозвоночных, вырабатывающие и выделяющие непосредственно в кровь или гемолимфу гормоны. У позвоночных к Э. ж. относятся гипофиз, щитовидная железа, паращитовидные железы, надпочечники, а также железы, сочетающие выработку гормонов с неэндокринными функциями,— поджелудочная железа, семенники, яичники, тимус, плацента. Специализир. клетки, способные выделять в кровь гормоны или подобные им биол. вещества, содержат нек-рые органы, обычно не относимые к Э. ж.: сердце, желудок, кишечник, слюнные железы, почки. Для Э. ж. характерно обильное кровоснабжение, что обеспечивает быстрое поступление гормонов в кровь и доставку их с кровью к органам и тканям, на к-рые они оказывают специфич. регуляторное действие. У высших животных и человека Э. ж. находятся в тесной функц. взаимозависимости, составляя целостную эндокринную систему, осуществляющую гормональную регуляцию всех осн. процессов жизнедеятельности. Эндокринная система функционирует под контролем нервной системы, связующим звеном между ними служит гипоталамус. Нарушение функции Э. ж. может приводить к тяжёлым заболеваниям, наз. эндокринными.

ЭНДОКРИНОЛО́ГИЯ (от *эндо...*, греч. krínо — отделяю, выделяю и *...логия*), наука о железах внутр. секреции, выделяемых ими специфич. биол. регуляторах — гормонах и о механизмах гормональной регуляции процессов жизнедеятельности. Сформировалась во 2-й пол. 19 в. Основополагающее значение в становлении Э., развивавшейся первоначально как раздел физиологии, имели работы К. Бернара, впервые сформулировавшего понятие «внутренняя секреция» (1855), У. Бейлисса и Э. Старлинга, открывших секретин (Старлинг на основе его изучения ввёл термин «гормон» в 1905), Ш. Броун-Секара, описавшего леч. эффект вытяжки из эндокринных желёз (1889). Л. В. Соболев установил (1901) эндокринную функцию островков Лангерганса и своими исследованиями подготовил открытие инсулина (Ф. Бантинг и Ч. Бест, 1922). Бурное развитие Э. началось в 30-е гг. 20 в., когда благодаря успехам химии и биохимии из разл. желёз внутр. секреции были выделены в индивидуальном состоянии, а затем и получены химич. синтезом мн. гормоны. В дальнейшем выделение и изучение химич. структуры и биол. свойств разл. гормонов, разработка высокочувствит. и специфичных методов определения гормонов, исследование путей их биосинтеза, механизмов гормональной регуляции заняли центр. место в Э. Важную роль в развитии совр. Э. сыграли Э. Кендалл и Т. Рейхштейн, открывшие гормоны коры надпочечников и установившие их структуру (1937—50), Г. Селье — создатель учения о стрессе и общем адаптационном синдроме (1936—52), В. Дю Виньо, впервые осуществивший химич. синтез пеп-

тидных гормонов окситоцина и вазопрессина (1954), Ф. Сенгер, установивший химич. строение инсулина и первичную структуру гена, кодирующего его синтез. В 1965—71 Э. Сазерленд открыл универсальную роль циклич. аденозинмонофосфата в механизме действия гормонов, в 1977 Р. Гиймен и Э. Шалли выделили и установили химич. структуру гормонов гипоталамуса, Р. Ялоу разработала радиоиммунологич. метод определения гормонов в крови и т. п.

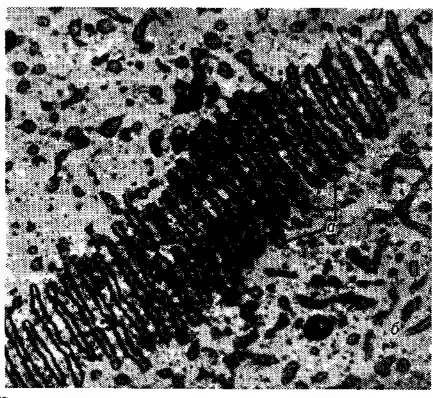
Значит. вклад в развитие сов. Э. внесли А. А. Богомолец, В. Я. Данилевский, М. М. Завадовский. Важнейшие разделы Э.: молекулярная Э., физиология и морфология эндокринной системы, клинич. Э., нейроэндокринология и др. На основе достижений Э., а также химии, генетики и др. осуществляется произ-во гормональных препаратов для нужд медицины и с. х-ва, в т. ч. методами совр. биотехнологии (инсулин, гормон роста и др.).

● Ефимов А. С., Боднар П. Н., Зелинский Б. А., Эндокринология, К., 1983; Ткачук В. А., Введение в молекулярную эндокринологию, М., 1983; Розен В. Б., Основы эндокринологии, 2 изд., М., 1984.

ЭНДОЛИ́МФА (от *эндо...* и *лимфа*), вязкая жидкость, заполняющая наряду с перилимфой (П) полости органов слуха и вестибулярного аппарата; участвует в проведении звука. У млекопитающих Э. находится в улитковом канале, в перепончатых полукружных каналах, саккулюсе, утрикулюсе, утрикуло-саккулярном и эндолимфатич. каналах, в эндолимфатич. мешочке и соединит. протоке. Эндолимфатич. пространство анатомически замкнуто, состав Э. специфичен. Э. улитки, в отличие от П, содержит в 20—30 раз больше ионов K^+ (90—125 ммоль/л) и в 50—150 раз меньше ионов Na^+ (1,35—1,55 ммоль/л). При стимуляции звуком концентрация ионов Na^+ в Э. повышается, а концентрация K^+ понижается. Положит. разность потенциалов между Э. и П — эндолимфатич. потенциал — в улитке может достигать +120 мв. Ионный состав и потенциал Э. обусловлены активным транспортом ионов. См. *Перилимфа*.

ЭНДОМИТО́З (от *эндо...* и *митоз*), удвоение числа хромосом внутри ядерной оболочки без разрушения ядрышка и без образования веретена деления клетки. Ранее Э. считали способом образования полиплоидных и политенных ядер, однако позднее было установлено, что полиплоидия — результат неоконченных обычных митозов, а политения — повторяющихся циклов синтеза ДНК без митоза. Распространённость и механизм Э. пока не ясны.

ЭНДОПЛАЗМАТИ́ЧЕСКАЯ СЕТЬ, эндоплазматический ретикулум (от *эндо...* и *плазма*), органоид эукариотной клетки. Открыт К. Портером в 1945 в эндоплазме фибробластов. Представляет собой систему мелких вакуолей и канальцев, соединённых друг с другом и ограниченных одинарной мембраной. Мембраны Э. с., толщ. 5—7 нм, в ряде случаев непосредственно переходят в наруж. ядерную мембрану. Производными Э. с. являются микротельца, а в растит. клетках — вакуоли. Различают гладкую (агранулярную) и гранулярную Э. с. Гладкая Э. с. лишена рибосом. Состоит из сильно ветвящихся канальцев и мелких вакуолей диам. 50—100 нм. По-видимому, является производным гранулярной Э. с., в нек-рых случаях их мембраны непосредственно переходят друг в друга. Функции: синтез триглицеридов и образование б. ч. липидов клетки, накопление капелек липидов (напр., при жировой дистрофии), обмен нек-рых полисахаридов (гликоген), накопление и выведение из клетки ядовитых веществ, синтез стероидных гормонов. В мышечных волокнах образует саркоплазматич.



Эндоплазматическая сеть в клетке жгутиконосца *Barbulanimpha* sp.: *а* — гранулярная, *б* — гладкая, или агранулярная.

сеть, к-рая, выбрасывая и накапливая ионы кальция, вызывает сокращение и расслабление волокна. Наиб. развита в клетках, секретирующих небелковые продукты (коры надпочечников, половых желёз, обкладочных клетках желёз дна желудка и т. п.). Гранулярная Э. с. имеет рибосомы на мембранах. Состоит из канальцев и уплощённых цистерн, во мн. клетках формирует разветвлённую сеть, пронизывающую б. ч. цитоплазмы. Осн. функция — синтез белков на прикреплённых к мембране снаружи комплексах рибосом — полирибосомах. Синтезируются в осн. белки, к-рые выводятся из клетки наружу либо трансформируются в комплексе Гольджи. Синтезиров. белки поступают в полости гранулярной Э. с., где осуществляется АТФ-зависимый транспорт белков и может происходить их модификация и концентрация. Наиб. развита в клетках с белковой секрецией (поджелудочной железы, слюнных желёз, плазмоцитах и т. п.) и практически отсутствует в эмбриональных недифференцированных клетках.

ЭНДОРФИ́НЫ, эндогенные «морфины», пептиды с морфиноподобным действием, вырабатывающиеся в ЦНС позвоночных (преим. в лимбической системе, гипофизе и гипоталамусе); участвуют в нейрохимич. механизмах болеутоления, уменьшают двигат. активность желудочно-кишечного тракта. Выделены в чистом виде из гипофиза. По химич. строению совпадают с С-концевыми фрагментами полипептидного гормона гипофиза β-липотропина. Известны α-Э. (фрагмент с 61-го по 76-й аминокислотный остаток β-липотропина; мол. м. 1746), β-Э. (фрагмент 61—91; мол. м. 3699) и γ-Э. (фрагмент 61—77; мол. м. 1859). Молекулы всех Э. содержат структуру метионин-энкефалина (фрагмент 61—65 β-липотропина), также проявляющего морфиноподобное действие. Э. образуются при протеолизе высокомол. белка-предшественника проопиокортина, в состав молекулы к-рого входят структуры кортикотропина, меланоцитстимулирующего гормона и β-липотропина. В ткани мозга и кишечника Э., как морфин и энкефалины, связываются с опиатными рецепторами. Обезболивающее действие Э. наблюдается лишь при их введении непосредственно в мозг. Наибольшая морфиноподобная активность — у β-Э. Предполагают, что Э. могут быть медиаторами или модуляторами торможения боли. Действуя на ЦНС, Э. вызывают седативный (успокаивающий) и каталептический («оцепеняющий») эффекты. Э. могут стимулировать или подавлять секрецию гормонов гипофиза. В нервных процессах регуляции боли и обезболивания, наряду с Э. и энкефалинами, может участвовать субстанция Р (пептид), вырабатывающаяся в нервной системе и кишечнике.

● Эндорфины, пер. с англ., М., 1981.

ЭНДОСПЕ́РМ (от *эндо...* и греч. spérma — семя), питательная ткань, развивающаяся в семени растений. У голосеменных Э. образуется до оплодотворения из зародышевого мешка (мегаспоры) и соответствует женск. гаметофиту. Клетки его первоначально гаплоидные, затем в результате слияния ядер становятся полиплоидными. У цветковых Э. развивается из диплоидной центр. клетки зародышевого мешка при *двойном оплодотворении*. Состоит из триплоидных клеток, в к-рых сочетаются геномы отцовской и материнской особей (см. *Ксении*). Э. обеспечивает питат. веществами развивающийся зародыш. У одних растений в нём преобладают зёрна крахмала, у других — отложения масел и т. п. В разл. степени развитый Э. в зрелых семенах имеют 85% цветковых растений — почти все однодольные, за исключением большинства водных и болотных растений (сем. наядовых, частуховых и др.), а также орхидные и мн. двудольные. Однако у части двудольных Э. отсутствует (у бобовых, тыквенных, сложноцветных, крестоцветных, а также у дуба, берёзы , клёна и др.), т. к. на ранней стадии развития поглощается растущим зародышем.

ЭНДОТЕ́ЛИЙ (от *эндо...* и греч. thēlḗ — сосок), у животных — однослойный пласт плоских специализир. клеток мезенхимного происхождения, выстилающий внутр. поверхность кровеносных и лимфатич. сосудов, а также полостей сердца. Э. обычно отграничен от подлежащих тканей базальной мембраной, к-рая отсутствует в лимфатич. сосудах. В капиллярах с непрерывным Э. (в мышцах, лёгких, ЦНС) обеспечивается высокая степень избират. проницаемости их стенок. Цитоплазма клеток Э. капилляров ряда органов (напр., в сосудистых клубочках почки, ворсинках кишечника, эндокринных железах) может иметь истончённые участки (фенестры), способствующие быстрому пропусканию определённых веществ через стенку капилляра. Прерывистый Э. характерен для расширенных капилляров (синусоидов) кроветворных органов, а также печени, коры надпочечников и нек-рых др. органов; через него происходит транспорт крупных молекул, разл. рода частиц и целых клеток. Его клетки способны к фагоцитозу и относятся к *ретикулоэндотелиальной системе*. Высокая митотич. активность Э. обеспечивает возможность новообразования и регенерации кровеносных и лимфатических сосудов.

У растений Э., или интегументальный тапетум, — специализир. эпидермис внутр. интегумента семяпочки, окружающий зародышевый мешок и занимающий место разрушающегося после оплодотворения нуцеллуса. Э. характерен для однопокровных семя-

почек и встречается у большинства спайнолепестных растений. Клетки Э. таблитчатые, с густой цитоплазмой, иногда двуядерные.

ЭНДОТЕ́РМНЫЕ ОРГАНИ́ЗМЫ (от *эндо...* и греч. thérmē — тепло), животные, высокая темп-ра тела к-рых поддерживается внутр. образованием тепла в результате процессов обмена веществ. Все Э. о. — гомойотермные животные. См. также *Терморегуляция*, *Теплопродукция.*

ЭНЗИМОЛО́ГИЯ (от греч. en — в, внутри, zýmē — закваска и *...логия*), раздел биохимии, изучающий ферменты и катализируемые ими реакции.

ЭНКЕФАЛИ́НЫ, пептиды с морфиноподобным действием, вырабатывающиеся в ЦНС позвоночных (преим. в лимбич. системе, гипофизе и гипоталамусе); участвуют в нейрохимич. механизмах обезболивания, уменьшают двигат. активность желудочно-кишечного тракта. Найдены также в эндокринных клетках и нервных волокнах желудка и кишечника. Известны метионин-Э. (мол. масса 574) и лейцин-Э. (мол. масса 556); оба построены из 5 аминокислотных остатков и различаются лишь С-концевыми остатками (метионин или лейцин). Метионин-Э. идентичен по хим. структуре фрагменту 61—65 гипофизарного гормона β-липотропина. Э. связываются, как морфин и эндорфины, с опиатными рецепторами. Обезболивающее действие Э. обнаруживается лишь при их введении непосредственно в мозг. Нек-рые синтетич. аналоги Э. проявляют морфиноподобную активность при внутривенном введении. Предполагают, что Э.— специфич. медиаторы торможения боли. См. также *Эндорфины.*

ЭНОТЕ́РА, о с л и н н и к (*Oenothera*), род растений сем. кипрейных. Однолетние, дву- или многолетние травы с очередными листьями. Цветки крупные, часто жёлтые, в олиственном соцветии. Ок. 80 видов, в Америке (преим. в умеренных поясах), откуда они были занесены в Евразию и на др. континенты. В СССР — 5 заносных видов, во мн. р-нах. Э. двулетняя (*O. biennis*) растёт на песчаных почвах, насыпях, у дорог. Завезена в Европу в начале 17 в. как декор. растение и широко распространилась. Цветки открываются вечером, испуская сильный аромат; опыляются (как и у нек-рых др. видов Э.) ночными молями. У мн. видов самоопыление. Э. Ламарка (*O. lamarckiana*) послужила Х. Де Фризу объектом для разработки мутационной теории. Иногда из рода Э. выделяют род *Onagra*, к к-рому относят Э. двулетнюю и др. виды. Э. и гибриды этого рода часто разводят как декоративные.

ЭНТА́ДА (*Entada*), род растений сем. бобовых. Лианы с одревесневающими стеблями, достигающие в тропич. лесах вершин деревьев. Листья дваждыперистосложные, оканчивающиеся усиками, цепляющимися за опору. Цветки белые или жёлтые, в колосовидных соцветиях. Ок. 30 видов, в тропиках обоих полушарий. Э. гигантская (*E. gigas*) с плодами дл. до 1,5 м (самый крупный плод в растит. мире) размножается семенами, к-рые разносятся мор. течениями до берегов Европы и Исландии.

ЭНТЕЛЕ́ХИЯ (от греч. entelécheia — завершение, осуществлённость), понятие, введённое Аристотелем для определения единства материи, формы, причины и цели бытия. Позднее термин «Э.» в биологии неоднократно использовали для обозначения к.-л. нематериальной силы: целеустремлённости, целенаправленности, активного начала, жизненной силы. Все попытки применения этого понятия носили выраженный виталистич. характер. См. также *Витализм*, *Телеология.*

ЭНТЕЛО́ДОНЫ (*Entelodon*), род вымерших млекопитающих сем. Entelodontidae подотр. нежвачных. Известны из олигоцена Евразии. Размером с бегемота (выс. в холке ок. 2 м); череп длинный (ок. 1 м). Клыки крупные, зубы предкоренные — режущие, коренные — бугорчатые. Боковые пальцы Э. сильно редуцированы. Э. в отличие от настоящих свиней (Suidae) были более плотоядными. 7 видов. Близкие Э. роды известны из Сев. Америки.

ЭНТЕРА́ЛЬНАЯ НЕ́РВНАЯ СИСТЕ́МА (от греч. énteron — кишка), часть вегетативной нервной системы позвоночных, координирующая работу мышечных элементов внутр. органов, обладающих ритмич. активностью. Представлена подсерозным, межмышечным и подслизистым сплетениями из чувствит. двигат. нейронов и клеток — водителей ритма, расположенных в стенке пищеварит. тракта (пищевод, желудок, кишечник), сердца, мочевого пузыря. Медиаторы Э. н. с.— пуриновые основания, ацетилхолин, норадреналин и др. (всего ок. 20). Э. н. с. характеризуется наибольшей степенью функц. автономии и способностью к интегративным процессам по сравнению с симпатич. и парасимпатич. нервными системами. Входит в состав метасимпатич. нервной системы.

ЭНТЕРОБАКТЕ́РИИ (Enterobacteriaceae), семейство бактерий. Палочки, подвижные и неподвижные, грамотрицательные, аэробы и факультативные анаэробы, гетеротрофы, спор не образуют; дифференцируются по ферментативной активности, серологически, по чувствительности к типовым бактериофагам и бактериоцинам. Устойчивы к воздействиям внеш. среды. Обитает в кишечнике человека и животных, воде и почве, загрязнённых фекалиями, 12 родов: эшерихии, клебсиеллы, сальмонеллы, шигеллы и др. сапрофитные, условно патогенные и патогенные бактерии (в т. ч. *Yersinia pestis* — возбудитель чумы).

ЭНТЕРОВИ́РУСЫ (*Enterovirus*), род кислотоустойчивых РНК-содержащих вирусов сем. пикорнавирусов. Диам. вирусных частиц 20—30 нм. Обитают гл. обр. в кишечнике позвоночных, откуда могут распространяться и поражать др. органы (сердце, мозг). 3 подгруппы: полиовирусы, экховирусы и вирусы Коксаки. Вызывают тяжёлые болезни животных и человека, в т. ч. полиомиелит и асептический менингит.

ЭНТЕРОПЕПТИДА́ЗА, э н т е р о к и н а з а, протеолитич. фермент, выделяемый слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки и катализирующий превращение трипсиногена в активный трипсин.

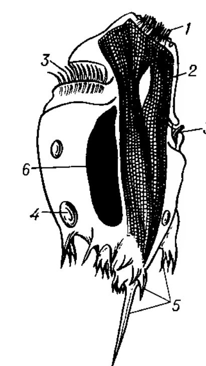
ЭНТЕРОЦИ́ТЫ (от греч. énteron — кишка и *...цит*), клетки призматич. эпителия, расположенные в один слой на поверхности ворсинок тонкого кишечника животных и человека. Э., в свою очередь, покрыты плотной каёмкой из микроворсинок. Осуществляют всасывание питат. веществ из полости кишечника в кровь и лимфу.

ЭНТО... (от греч. entós — внутри), часть сложных слов, означающая: внутренний, напр. *энтодерма.*

ЭНТОГНА́ТНЫЕ, с к р ы т н о ч е л ю с т н ы е (Entognatha), подкласс насекомых (по др. классификации, класс в составе надкласса шестиногих — Hexapoda). Характеризуются погружёнными в головную капсулу ротовыми органами (энтогнатизм). Включают бессяжковых, двухвосток и ногохвосток. Ср. *Эктогнатные.*

ЭНТОДЕ́РМА (от *энто...* и *дерма*), 1) Э., или э н т о б л а с т,— внутр. зародышевый листок многоклеточных животных. У первичноротых Э. выстилает полость первичной кишки, из неё образуются средняя кишка и все её добавочные железы. У вторичноротых Э. образует внутр. слой кишечной трубки. У позвоночных из Э. развиваются слизистая оболочка всего кишечника и связанные с ним железы (печень, поджелудочная железа и др.), у рыб, кроме того,— плавательный пузырь и внутр. жабры, а у высш. позвоночных — лёгкие. Э. и её производные у хордовых животных оказывают индуцирующее влияние (см. *Индукция*) на развитие хордомезодермы и нек-рых производных эктодермы (рот, анус, жаберные щели, наруж. жабры) и, в свою очередь, для норм. развития нуждаются во влияниях, исходящих от различных экто- и мезодермальных закладок. См. также *Зародышевые листки.* 2) Внутр. слой стенки тела у кишечнополостных. Иногда в качестве синонима термина «Э.» употребляют термин «эндодерма».

ЭНТОДИНИОМО́РФЫ (Entodiniomorpha), подкласс (по др. системам, отряд) ресничных инфузорий. Размеры от 50 до 300 мкм. Произошли от равноресничных инфузорий отр. ресничноротых



Энтодиниоморфа *Ophryoscolex* sp.: *1* — околоротовая ресничная зона; *2* — скелетные пластинки; *3* — дорсальная ресничная зона; *4* — сократительная вакуоль; *5* — шипы; *6* — макронуклеус.

(Trichostomatida). 34 рода, св. 200 видов. Ресничный покров редуцирован до неск. специализир. зон (околоротовой и соматических), где реснички слиплись в сложные образования — п е к т и н е л л ы, или с и н ц и л и и. Остальная часть тела покрыта кутикулой, часто с шипами. Обычно есть внутр. скелет из пластинок гемицеллюлозы. Эндокомменсалы кишечника копытных, реже хоботных и приматов. Питаются клетчаткой, растит. частицами, бактериями, есть хищники (поедают более мелких инфузорий). Особенно велика их биомасса в рубце жвачных (в 1 мл содержимого — до 450 тыс. Э., иногда им приписывают активирующее влияние на процессы ферментации в рубце). Цист не образуют и не обладают патогенным действием. Передаются на стадии активных особей контактно (через слюну) и при поедании загрязнённого испражнениями корма.

ЭНТОЙКИ́Я (от *энто...* и греч. oikía — дом, семья), разновидность комменсализма, при к-рой один организм (энтойк) обитает в теле другого (хозяина).

△ 47 Биологический энц. словарь

Напр., мелкие рыбки из рода *Carapus* (отр. ошибнеобразных) находят убежище в клоаке голотурий, но питаются во внеш. среде рачками. Энтойками являются и нек-рые нематоды, поселяющиеся в задней кишке растительноядных черепах и использующие для питания непереваренные остатки пищи хозяина. Э.— один из путей перехода к *паразитизму*.

ЭНТОМОЛО́ГИЯ (от греч. éntoma — насекомые и *...логия*), раздел зоологии, изучающий насекомых. Общая Э. изучает строение и жизнедеятельность насекомых, их индивидуальное развитие и эволюцию, многообразие форм, распределение на Земле во времени и пространстве, взаимоотношения со средой и т. п. Прикладная Э. (с.-х., лесная, медицинская и ветеринарная) изучает насекомых, повреждающих с.-х. растения и продукты, лесные породы, паразитов, кровососов, переносчиков возбудителей заболеваний человека, животных и растений, а также насекомых — производителей используемых человеком продуктов, опылителей растений, почвообразователей и энтомофагов. Внутри Э. выделяют колеоптерологию (изучает жесткокрылых), лепидоптерологию (чешуекрылых), мирмекологию (муравьёв) и др. См. также *Насекомые* и лит. при этой статье.

● Шванвич Б. Н., Курс общей энтомологии, М.— Л., 1949; Бей-Биенко Г. Я., Общая энтомология, 3 изд., М., 1980; Росс Г., Росс Ч., Росс Д., Энтомология, пер. с англ., М., 1985.

ЭНТОМОФИЛИ́Я (от греч. éntoma — насекомые и *...филия*), перекрёстное опыление у растений, осуществляемое насекомыми. См. *Опыление*.

ЭНТОМОФТО́РА (*Entomophthora*), род грибов порядка энтомофторовых (Entomophthorales) класса зигомицетов. Паразитирует на наземных насекомых, образуя снаружи и внутри хорошо развитый мицелий. Наруж. мицелий прикрепляет насекомое к субстрату или обволакивает его мицелиальным чехлом. На нём образуется бархатистый налёт из сплошного слоя конидиеносцев, несущих по одной крупной (10—75 мкм) одноклеточной конидии. На погружённом мицелии развиваются вегетативные споры (хламидоспоры или азигоспоры) и споры полового размножения. При половом процессе сливаются одноядерные участки гиф и образуются зигоспоры. Св. 60 видов. В связи с высокой паразитич. активностью, изучается возможность применения видов Э. для биологической борьбы с вредными насекомыми.

ЭНЦЕФАЛИТОЗО́ОНЫ (*Encephalitozoon*), род микроспоридий сем. нозематовых (Nosematidae). В цитоплазме клетки хозяина вокруг паразита формируется т. н. паразитофорная вакуоль. Споры яйцевидные, реже грушевидные, размером 2,0—2,5 × 1,5 мкм, в них расположены поляропласт — свёрнутая в 4—5 колец полярная трубка дл. 20—25 мкм и одноядерная спороплазма. 1 вид — *E. cuniculi*, возбудитель энцефалитозооноза; широко распространён среди грызунов и хищных; поражает головной мозг, печень, почки и др. органы и ткани. Особенно опасен для пушных зверей.

ЭНЦИРТИ́ДЫ (Encyrtidae), семейство хальцид. Дл. 0,2—4 мм. Тело компактное, с крупной головой, часто пестроокрашенное, нередко с пятнистыми крыльями. От др. хальцид отличаются увеличенными боками среднегруди и крупной шпорой на средней голени (способствует прыгучести, особенно у бескрылых форм). Ок. 3000 видов, в СССР — св. 500 видов. Личинки большинства Э. паразитируют в теле разл. насекомых (чаще кокцидовых) и иксодовых клещей. В отличие от эндопаразитич. личинок др. перепончатокрылых, дышат не через поверхность тела, а с помощью пары дыхалец, связанных с наруж. средой аэроскопич. пластинкой. Э., паразитирующим в гусеницах чешуекрылых, свойственна *полиэмбриония*. Как эффективные энтомофаги Э. используются в биол. борьбе с вредителями, напр. Э. рода *Microterys* — против мн. равнокрылых.

ЭОЗИНОФИ́ЛЫ [от эозин (кислый краситель) и *...фил*], одна из форм зернистых лейкоцитов (гранулоцитов) крови позвоночных. Содержат в цитоплазме гранулы, окрашивающиеся кислыми красителями, в т. ч. эозином, в красный цвет. У человека Э. составляют 0,5—5% всех лейкоцитов периферич. крови. Кол-во Э. возрастает при аллергич. реакциях, глистной инвазии, болезнях кожи. Функция Э. окончательно не выяснена. Могут играть роль в реакциях антиген — антитело, возможно благодаря освобождению абсорбированного гистамина.

ЭОЗУ́ХИИ (Eosuchia), отряд вымерших пресмыкающихся подкл. лепидозавров. Известны с верхней перми и нижнего триаса Юж. Африки. Дл. до 1,5 м. Типичные Э. — юнгинии (Younginiformes) — мелкие (до 0,5 м) ящерицеобразные наземные хищники с мелкими зубами на челюстях и нёбных костях; вымерли в начале триаса. К Э. относят также хампсозавров (Champsosauridae) — довольно крупных (дл. до 7,5 м) гавиалообразных пресноводных хищников, из нижнего мела Вост. Азии и верхнего мела и палеоцена Сев. Америки и Зап. Европы. От Э. обособились клювоголовые и ящерицы. Переходные формы между ящерицами и эозухиями известны из триаса Европы, Сев. Америки и Африки.

ЭОЦЕ́Н (от греч. ēōs — утренняя заря и kainós — новый), вторая эпоха палеогенового периода. Следует за палеоценом, предшествует олигоцену. Начало по абс. исчислению 58±4 млн. лет, конец — 37±2 млн. лет назад, длительность ок. 20 млн. лет. Э.— эпоха значит. изменений органич. мира и расцвета ряда групп организмов. У фораминифер, двустворчатых моллюсков, морских ежей сильно обновляется состав семейств и родов; вымирают последние белемноидеи. Среди млекопитающих появляются рукокрылые, хоботные и нек-рые другие, а также вторичноводные — китообразные и сирены; вымирает ряд древних групп, в т. ч. многобугорчатые, териодонты, древние копытные — кондилартры, диноцераты. Число семейств млекопитающих в Э. возрастает примерно в 2 раза. Резко увеличивается разнообразие птиц (с Э. известно не менее 80 сем., причём большинство из них существует поныне). Ряд групп получает совр. облик. Среди растений господствуют и продвигаются далеко на С. теплолюбивые тропич. и субтропич. растения: лавровые, пальмы, тропич. папоротники и др.; сокращается ареал листопадных древесных пород. См. *Геохронологическая шкала*.

ЭПЕ́НДИМА (от греч. epéndyma — верхняя одежда), форма макроглии. Клетки Э.—эпендимоциты, выстилают стенки спинномозгового канала и желудочков головного мозга, выполняют разграничит., опорную, секреторную функции. Тела клеток вытянуты; на свободном конце имеются реснички, работа к-рых способствует циркуляции ликвора, от противоположного конца в мозг отходит ветвящийся отросток. Эпендимоциты стенок 3-го желудочка мозга — танициты, возможно, осуществляют обмен биологически активными веществами между нейронами прилегающих областей мозга, ликвором и сосудами воротной системы гипофиза. См. рис. при ст. *Нейроглия*.

ЭПИ... (от греч. epí — на, над, сверх, при, после), часть сложных слов, означающая нахождение поверх, перед или возле чего-либо, следование за чем-либо, напр. *эпидермис, эпителий*.

ЭПИБИО́З (от *эпи...* и *...биоз*), поселение одних организмов на поверхности других. Явление Э. близко к *эпиойкии*, но в отличие от эпиойков эпибионты не обладают узкой специфичностью по отношению к субстрату, на к-ром поселяются. Напр., мн. прикреплённые (сидячие) инфузории поселяются на поверхности разл. живых организмов.

ЭПИБЛА́СТ (от *эпи...* и *...бласт*), наруж. слой клеток дискобластулы у амниот. У нек-рых животных Э. отделён от внутр. слоя (гипобласта) полостью — бластоцелем. Э. не гомологичен эктодерме, т. к. содержит материал всех трёх зародышевых листков. Клетки презумптивных энтодермы и мезодермы в процессе гаструляции мигрируют из Э. внутрь зародыша. См. рис. при ст. *Первичная полоска*.

ЭПИБЛЕ́МА (от греч. epíblēma — покрывало, покрытие), ризодерма, волосконосный слой, первичная поверхностная однослойная всасывающая ткань корня. Формируется вблизи конуса нарастания растущего корня из дерматогена. Клетки Э. (трихобласты) образуют выросты — корневые волоски, к-рые во много раз увеличивают поглощающую поверхность корня и закрепляют растение в почве, а также выделяют ряд к-т, действующих на вещества субстрата. Э.— первая барьерная ткань корня, избирательно поглощающая вещества почвы. Она недолговечна и, отмирая, передаёт свои функции новым участкам Э. растущего корня.

ЭПИБОЛИ́Я (от греч. epibolē — накидывание, кладка), обрастание, один из способов гаструляции, а также распространение клеточных пластов в зародыше в ходе органогенеза. См. *Морфогенетические движения*.

ЭПИГЕНЕ́З (от *эпи...* и *...генез*), учение о зародышевом развитии организмов как процессе, осуществляемом путем последовательных новообразований в противовес признанию существования в половых клетках и зачатках зародыша изначального многообразия структур. Термин «Э.» предложен У. Гарвеем (1651), однако, эпигенетич. представления и противоположная им концепция *преформизма* были известны еще с античных времен. Благодаря трудам в осн. К. Ф. Вольфа (сер. 18 в.), концепция Э. победила и способствовала развитию эмбриологии. Успехи цитологии в 70—80 гг. 19 в. привели к появлению многочисл. концепций наследственности, опровергавших Э. Становление в кон. 19 в. механики развития вызвало возрождение эпигенетич. теорий, нередко имевших виталистич. характер. С возникновением в 20 в. генетики на смену примитивным представлениям о развитии как процессе полного новообразования, зависящего лишь от внешних или нематериальных факторов, пришло учение о генетич. информации, определяющей закономерности онтогенеза ор-

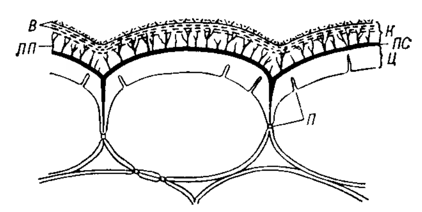
ганизмов. Совр. биология рассматривает закономерное осуществление наследств. информации в развитии организмов при участии возникающих в них нейрогуморальных и гормональных связей, а также определённых внеш. воздействий как единый взаимообусловленный процесс.

● Гайсинович А. Е., К. Ф. Вольф и учение о развитии организмов (в связи с общей эволюцией научного мировоззрения), М., 1961.

ЭПИДЕИКТИ́ЧЕСКОЕ ПОВЕДЕ́НИЕ животных (от греч. epideiktikós — служащий для показа, показывающий), система сигнальных стимулов, дающих информацию о плотности популяции, что позволяет индивиду избрать дальнейшую линию своего поведения. Так, суммарная интенсивность пения самцов к.-л. вида птиц в данном биотопе может дать пришельцу указание на численность особей вида в данном участке. Если численность высока, пришелец не сможет внедриться в данный дем и будет вынужден искать менее заселённое место. Препятствуя перенаселению, Э. п., видимо, служит важным механизмом внутрипопуляционного гомеостаза. Концепция Э. п. неоднократно критиковалась за антропоморфич. окраску.

ЭПИДЕ́РМИС (от *эпи...* и *дерма*), у животных — наруж. эпителиальный слой кожи, развивающийся из эктодермы. У беспозвоночных однослойный Э., или гиподерма, продуцирует раковину, кутикулу. У позвоночных Э. представлен эпителием, в к-ром различают неск. слоёв (кнаружи от базальной мембраны). Над базальными клетками в 5—10 слоёв расположены клетки шиповатого слоя Э., ниж. часть к-рого вместе с базальными клетками образует ростковый слой. За счёт деления клеток этого слоя осуществляется замещение постоянно гибнущих клеток поверхностных слоёв Э.: зернистого (3—4 слоя клеток), блестящего (3—4 слоя клеток) и многослойного рогового. Слои Э., расположенные ближе к базальной мембране, имеют цилиндрич. или кубич. клетки. По направлению к поверхности они постепенно уплощаются, подвергаются ороговению и слущиваются. У человека полное обновление клеток Э. происходит примерно за 20 сут. Функции кожи в значит. степени обусловлены строением и свойствами Э. Производные Э.— сальные, потовые, молочные железы, волосы и др.

У растений Э. (эпидерма, кожица) — первичная покровная ткань, образующаяся из протодермы конуса нарастания на всех молодых листьях, стеблях, а также на цветках, плодах, семенах. Клетки Э. таблитчатые, однослойные, без межклетников, часто покрыты снаружи кутикулой, восковым налётом, живыми или отмершими волосками. Через поры и пектиновые тяжи в наруж. стенках клеточных оболочек Э. проникают вода и питат. вещества. В Э. формируются высокоспециализир. структуры — замыкающие клетки устьиц, трихомы с разными функциями, гидатоды и др. Э. выполняет барьерную роль: защищает внутр. ткани от повреждений и высыхания, обеспечивает газообмен, транспирацию, всасывание и секрецию разл. веществ (в т. ч. ферментов и гормонов).



Эпидермис растений (схема): *В* — воск, *К* — кутикула; *П* — поры; *ПП* — пектиновые прожилки; *ПС* — пектиновый слой; *Ц* — целлюлоза.

ЭПИКА́НТУС (от *эпи...* и греч. kanthós — внутренний угол глаза), «монгольская складка», складка в области угла глаза человека, образованная кожей верх. века и в разной степени прикрывающая слёзный бугорок. Э. характерен для представителей монголоидной и нек-рых групп негроидной рас. Сильнее развит у детей, чем у взрослых; у женщин встречается чаще, чем у мужчин.

ЭПИКА́РД (от *эпи...* и греч. kardía — сердце), тонкая наруж. оболочка сердца позвоночных животных, переходящая у его основания в перикард. Образован соединит. тканью и покрыт однослойным плоским эпителием.

ЭПИКО́ТИЛЬ (от *эпи...* и греч. kotýlē — углубление), надсемядольное колено, участок стебля (междоузлие) проростка (или зародышевой почечки) растения между семядольным узлом и узлом первого настоящего листа. При недоразвитии Э. развиваются проростки с розеткой листьев, напр. у нек-рых видов розы, смородины, мн. трав — подорожника, сложноцветных, крестоцветных и др.; у свёклы Э.— верх. часть корнеплода, несущая листья. Ср. *Гипокотиль*. См. рис. при ст. *Прорастание семян*.

ЭПИМЕРА́ЗЫ, ферменты класса изомераз, катализирующие обратимые реакции превращения стереоизомеров, имеющих более одного асимметрич. атома углерода. Широко распространены в природе и играют важную роль во взаимопревращениях углеводов (напр., галактозы и глюкозы). Ср. *Рацемазы*.

ЭПИОЙКИ́Я (от *эпи...* и греч. oikía — дом, семья), форма комменсализма, при к-рой комменсал обитает на поверхности тела другого организма, не нанося ему вреда. Мн. организмы-эпиойки узко специфичны по отношению к животным, на к-рых поселяются, но не вступают с ними в пищ. связи. Напр., сосущая инфузория *Dendrocometes paradoxus*, питающаяся свободноживущими инфузориями, встречается только на жаберных лепестках рачков-бокоплавов. Э.— один из путей перехода к паразитизму. Ср. *Эпибиоз*.

ЭПИОРНИСООБРА́ЗНЫЕ (Aepyornithiformes), вымерший отряд новонёбных птиц. Не летали, имели мощные ноги. Размеры огромные: выс. до 3 м, масса до 450 кг. Объём яиц ок. 9 л (самая большая клетка животного происхождения). Единств. сем.— Aepyornithidae, 2 рода: *Aepyornis* и *Mellerornis*, неск. видов. Жили на о. Мадагаскар, где в верхнеплейстоценовых и совр. отложениях найдены их кости и яйца; вымерли в 18 или даже в 19 в. не только в связи с преследованием человеком, но и из-за интенсивного уничтожения тропич. лесов, в к-рых они обитали. Возможно, что Э.— гигантские птицы «рок» («рах») арабских сказок.

ЭПИСО́МЫ (от *эпи...* и *сома*), генетич. элементы, к-рые могут существовать в клетке либо независимо от хромосомы, либо встраиваться в неё. Термин «Э.» предложен Ф. Жакобом и Э. Вольманом (1958). Позднее было установлено, что нек-рые бактериальные Э. при переносе в клетки др. видов микроорганизмов теряют способность к взаимодействию с хромосомами и становятся типичными *плазмидами*, а нек-рые плазмиды в определ. условиях приобретают свойства Э. Поэтому все внехромосомные факторы наследственности часто объединяют термином «плазмиды». Интеграция (включение Э. в хромосому) происходит путём реципрокного кроссинговера (сайт-специфич. рекомбинация) между участками ДНК Э. и бактериальной хромосомы. Классич. пример Э.— фактор фертильности, к-рый может включаться в хромосому кишечной палочки более чем в 20 разл. участках, и фаг λ, включаемый в строго определ. область хромосомы этой же бактерии. Исключение Э. из бактериальных хромосом осуществляется также за счёт рекомбинации. В результате редких событий неправильной или незаконной рекомбинации могут образовываться Э., несущие бактериальные гены, напр. фактор фертильности или фаги λdg. Такие Э. широко применяются в генетич. анализе бактерий (см. *Сексдукция*, *Трансдукция*).

ЭПИСТА́З (от греч. epístasis — остановка, препятствие), один из типов взаимодействия генов, при к-ром аллели одного гена подавляют (эпистатируют) проявление аллелей др. генов. Символически эпистатирование обозначают знаком > («больше»). Различают рецессивный Э. (эпистатируют рецессивные аллели; выражается формулой аа > В —, вв) и доминантный Э. (эпистатируют доминантные аллели; выражается формулой А > В—, вв). Характерным для Э. является то, что определ. группы особей, обозначаемые разными фенотипич. радикалами, имеют одинаковый фенотип. Если признак контролируется, напр. двумя генами, Э. выражается в изменении соотношения расщепления по фенотипу среди гибридов второго поколения: 9:3:3:1 → 12:3:1 при доминантном или 9:3:4 при рецессивном Э. Биохимич. основой Э. может быть многоэтапность процесса биосинтеза продукта, участвующего в формировании анализируемого признака, причём этапы этого процесса должны контролироваться разными генами. При этом аллели гена, контролирующего более ранние этапы этого процесса, будут эпистатировать над аллелями более «поздних» генов. При рассмотрении Э. на биохимич. уровне (когда признак — продукт конкретной реакции) Э. «превращается» в случай обычного независимого наследования разных элементарных признаков.

ЭПИСТРОФЕ́Й (от греч. epistréphō — поворачиваюсь, вращаюсь; более принято лат. назв. axis — ось), второй шейный позвонок у амниот. Включает часть тела атланта, к-рая соединяется с телом Э. связками (большинство пресмыкающихся) или срастается с ним (змеи, птицы, млекопитающие), образуя вместе с проатласом его зубовидный отросток. Вокруг последнего при поворотах головы вращается атлант.

ЭПИТАЛА́МУС (от *эпи...* и *таламус*), часть промежуточного мозга (надбугорье), состоящая из эпифиза и ядер уздечки (хабенулы). Тесно связан с лимбич. системой.

ЭПИТЕ́ЛИЙ (от *эпи...* и греч. thēlḗ — сосок), эпителиальная ткань, у многоклеточных животных — ткань, покрывающая тело и выстилающая его полости в виде пласта, составляет также осн. функц. компонент большинства желёз. В эмбриогенезе Э. образуется раньше др. тканей из всех трёх зародыше-

вых листков и участвует в образовании покровов, их производных и мн. желёз. Для него характерна высокая способность к регенерации, т. к. Э. из-за своего положения быстро изнашивается. Э. подстилается базальной мембраной, не содержит кровеносных сосудов, питание получает со стороны подлежащей соединит. ткани. Э. выполняет функции: отграничительную, защитную, обмена веществ (всасывание, выделение), секреторную. Выделяют Э. покровный — однослойный (все его клетки связаны с базальной мембраной, напр. Э. желудочно-кишечного тракта, *мезотелий*),

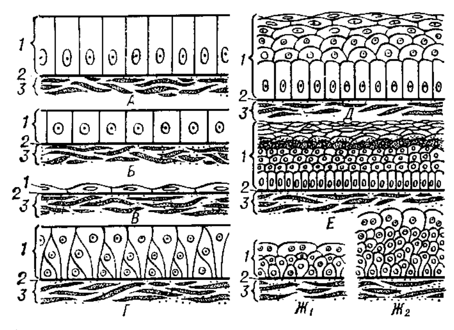


Схема строения различных видов эпителия: *А, Б, В* — однослойный однорядный (*А* — цилиндрический, *Б* — кубический, *В* — плоский); *Г* — однослойный многорядный; *Д, Е* — многослойный плоский (*Д* — неороговевающий, *Е* — ороговевающий); *Ж*$_1$ и *Ж*$_2$ — переходный (*Ж*$_1$ — при растянутой стенке органа, *Ж*$_2$ — при спавшейся); *1* — эпителий, *2* — базальная мембрана; *3* — подлежащая соединительная ткань.

многослойный (лишь ниж. его слой связан с базальной мембраной, а остальные слои этой связи лишены, напр. Э. кожи), переходный (двухслойный, внеш. его вид изменяется в зависимости от степени растяжения стенки органа, напр. Э. мочевого пузыря мочевыводящих путей) и секретирующий — железистый. Из-за разнообразия строения разл. форм Э. нек-рые учёные предлагают считать отд. его разновидности самостоят. тканями. Структура клеток Э. соответствует их функц. специализации и зависит от разновидности Э. По форме клеток различают плоский, кубич. и цилиндрич. Э. Для клеток всасывающего Э. характерна щёточная каёмка, для мерцательного эпителия — наличие ресничек, для защитного — способность к ороговению, для железистого — развитие зернистой эндоплазматической сети и комплекса Гольджи.

У растений Э. — слой тонкостенной выделит. паренхимы, выстилающий изнутри смоляные ходы хвойных, эфирномасличные образования зонтичных и др.

ЭПИТЕ́МА (epithema), рыхлая живая с крупными межклетниками паренхима листа, образующаяся под водяным устьицем — *гидатодой*. Накапливает воду, к-рая подаётся трахеидами проводящего пучка жилки и собирается в полости под водяным устьицем.

ЭПИФА́УНА (от *эпи...* и *фауна*), прикреплённые или малоподвижные водные донные беспозвоночные, обитающие на поверхности грунта, в расщелинах скал, среди камней и т. п. К Э. относятся животные, образующие обрастания, свободно лежащие на грунте (некоторые моллюски), медленно ползающие по дну (мн. моллюски, иглокожие, полихеты, некоторые ракообразные, актинии и мн. др.).

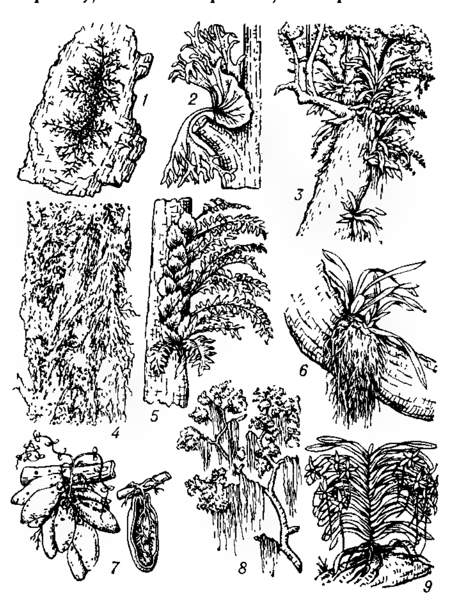
ЭПИФИ́З (от греч. epiphysis — нарост, шишка), шишковидная, или пинеальная, железа (glandula pinealis), конусовидный вырост крыши промежуточного мозга. Э., претерпевший значит. морфофункц. изменения в филогенезе, у предков позвоночных развился как орган зрения. У совр. круглоротых он сохранил до известной степени строение глаза и осуществляет фоторецепцию, помогая животному ориентироваться в пространстве в зависимости от освещённости. У бесхвостых земноводных Э. редуцирован, находится в теменной области под кожей головы. У др. позвоночных Э. превращается в железу внутр. секреции. Наибольшего развития достигает у птиц, хорошо развит у грызунов и копытных, хуже — у хищных и приматов, слабо развит у слонов, носорогов и отсутствует у неполнозубых, броненосцев и китообразных. Верхушка Э., связанного через ножку с 3-м желудочком мозга, находится между передними буграми четверохолмия. У человека Э. весит 100—200 мг. Э. иннервируется симпатич. нервной системой. Отсутствие разветвлённых нервных связей Э. компенсируется его обильным кровоснабжением из системы сонных артерий и непосредств. контактом со спинномозговой жидкостью. Паренхима Э. состоит из светлых, богатых цитоплазмой клеток с большим ядром (гл. клетки — пинеалоциты) и мелких — с тёмным ядром и узкой полоской цитоплазмы. Пинеалоциты вырабатывают н кровеносное русло серотонин, мелатонин и др. физиологически активные вещества. Э. тесно связан с гипоталамо-гипофизарной системой регуляции обменно-вегетативных функций и приспособит. реакций организма. У человека при гипофункции Э. отмечается преждевременное половое и физич. развитие, при гиперфункции — недоразвитие половых желёз и вторичных половых признаков. Мн. данные свидетельствуют о том, что Э. птиц является органом, контролирующим циркадные ритмы. Предполагают, что он участвует в регуляции компасной ориентации животных, миграц. состояния птиц.

● Чазов Е. И., Исаченко В. А., Эпифиз: место и роль в системе нейроэндокринной регуляции, М., 1974.

ЭПИФИ́ЛЛЫ (от *эпи...* и *...филл*), растения, поселяющиеся на листьях (но не на ветвях и стволах, как *эпифиты*) др. растений, гл. обр. вечнозелёных. Распространены преим. во влажных тропиках и субтропиках (в умеренном поясе — на листьях хвойных). Среди Э. — водоросли, мхи, редко — цветковые растения.

ЭПИФИ́ЛЛЮМ, эпифиллум (*Epiphyllum*), род растений сем. кактусовых. Суккулентные кустарнички с цилиндрич., в основании деревянистыми стеблями без колючек, переходящими в плоские листовидные, реже трёхгранные побеги с зубчатым или выемчатым краем. Листья редуцированы до мелких чешуй. Цветки белые, кремовые, воронковидные, с длинной цветочной трубкой, раскрываются ночью. Ок. 20 видов, в Мексике и Юж. Америке; растут как эпифиты во влажных тропич. и субтропич. лесах. В культуре (часто под назв. филлокактус) — гибриды Э., полученные путём скрещивания с крупноцветковыми гилоцереусами (*Hylocereus*). См. рис. 2 при ст. *Кактусовые*.

ЭПИФИ́ТЫ (от *эпи...* и *...фит*), растения, поселяющиеся на др. растениях, гл. обр. на стволах и ветвях (в отличие от эпифиллов, к-рые живут на листьях) деревьев, и получающие питат. вещества из окружающей среды (а не из растения-хозяина, как паразиты). Встречаются во всех классах растений. У Э. выработались приспособления для улавливания воды и минеральных солей из воздуха — губчатые покровы на корнях, т. н. корневые гнёзда (сплетения корней, в к-рых накапливаются пыль, опавшие листья, т. е. образуется «почва» для питания корней), листья-воронки, в к-рых скап-



Эпифиты на стволах и ветвях деревьев: *1* — печёночный мох; *2, 5* — папоротники; *3, 6, 9* — орхидеи; *4* — лишайники; *7* — дисхидия (сем. ластовневых); *8* — тилландсия (сем. бромелиевых).

ливается вода, всасываемая волосками на внутр. поверхности листьев, утолщённая кутикула, сильное опушение листьев и т. д. Возникновение в процессе эволюции связано, по-видимому, с условиями их обитания в тенистых влажных лесах, где они поднимались из сумерек к свету, переселяясь на деревья. Это могли быть растения с мелкими лёгкими семенами, к-рые переносятся даже слабыми воздушными течениями.

ЭРГАСТОПЛА́ЗМА (от греч. ergastikós — деятельный и *плазма*), участки цитоплазмы животных и растит. клеток, богатые РНК (рибосомами), напр. глыбки Берга в клетках печени, тельца Ниссля в нейронах. В электронный микроскоп Э. наблюдается как упорядоченно расположенные элементы гранулярной *эндоплазматической сети*.

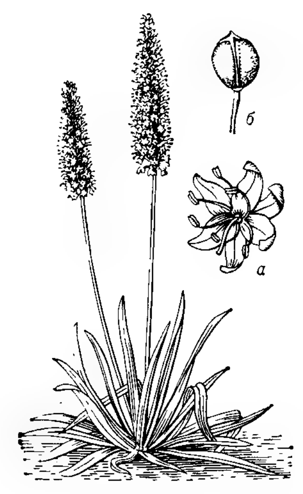
ЭРГОАЛКАЛО́ИДЫ, алкалоиды спорыньи; производные индола. Ок. 30 представителей. 2 группы: производные лизергиновой к-ты и клавины (алкалоиды этой группы выделены также из нек-рых высших растений). Э. вызывают сокращение гладкой мускулатуры, врем. психич. расстройства, в т. ч. цветные галлюцинации. Нек-рые Э. (эргометрин, эрготамин) используют в медицине как маточные средства.

ЭРГОСТЕРИ́Н, провитамин D_2, основной стерин грибов, встречающийся также у нек рых растений. При УФ-об-

лучении в отсутствие кислорода превращается в витамин D_2. Выделяется из дрожжей и отходов от произ-ва антибиотиков. В химико-фармацевтич. пром-сти используется как исходное вещество для получения стероидных гормонов и витамина D.

ЭРЕМУ́РУС, ширяш (*Eremurus*), род травянистых растений сем. асфоделовых (Asphodelaceae) порядка лилейных. Иногда из него выделяют неск. самостоят. родов. Листья прикорневые, дл. 30—100 см, линейные. Цветонос намного длиннее листьев (напр., у Э. мощного — *E. robustus* — до 2 м); соцветие — многоцветковая кисть (у Э. Ольги — *E. olgae* — до 500 цветков); околоцветник белый, жёлтый, розовый, красноватый или бурый; плод — шаровидная коробочка. Св. 60 видов, на Ю.-В. Европы и в Азии; в СССР — ок. 50 видов, от Крыма и Кавказа до Алтая (наибольшее число видов в Ср. Азии — 45). Обитают в степях, пустынях, на открытых склонах гор до выс. 3500 м. Мн. виды Э. декоративны. В корнях нек-рых видов (напр., Э. замечательного — *E. spectabilis*) содержится полисахарид эремуран, ценный заменитель гуммиарабика, используемый иногда для получения клея; из листьев добывают краску; молодые побеги и корни Э. съедобны. Медоносы. 8 видов в Красной книге СССР.

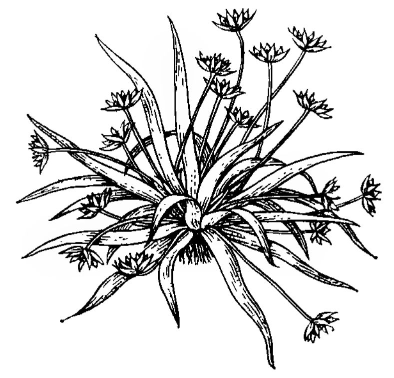
● Хохряков А. П., Эремурусы и их культура, М., 1965.



Эремурус замечательный: *а* — цветок, *б* — плод.

Э́РИКА (*Erica*), род растений сем. вересковых. Кустарники, полукустарники или деревца, по облику нередко напоминающие вереск (поэтому его иногда называют настоящим вереском). В отличие от вереска венчик у Э. значительно длиннее чашечки. Цветки одиночные или в верхушечных соцветиях. Ок. 500 видов, гл. обр. в Юж. Африке (в Европе ок. 15 видов); в СССР — 2 вида. Э. древовидная (*E. arborea*) изредка встречается в подлеске лесов на приморских холмах Пицунды; Э. крестолистная (*E. tetralix*) — на торфяных болотах Зап. Латвии и Литвы. Оба вида и Э. прутьевидная (*E. scoparia*) занимают большие пространства в Зап. Европе. Э. опыляются насекомыми; возможно и самоопыление; размножаются семенами и вегетативно; имеют эндотрофную микоризу. Медоносы. Мн. виды Э. разводят в оранжереях; древесина идёт на изготовление курит. трубок. Э. древовидная, средиземноморский реликт третичного периода, и крайне редкая Э. крестолистная — в Красной книге СССР. См. рис. 3 при ст. *Вересковые*.

ЭРИОКАУ́ЛОНОВЫЕ, порядок (Eriocaulales) и единств. семейство (Eriocaulaceae) однодольных растений. Имеют, вероятно, общее происхождение с коммелиновыми. Б. ч. небольшие водно-болотные, обычно многолетние травы, часто с розеткой линейных листьев. Цветки в головчатых соцветиях, окружённых обёрткой (как у сложноцветных), очень мелкие, однополые, обычно однодомные (в одном соцветии). Плод — локулицидная коробочка. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. 13 родов, до 1200 видов, в тропич. и субтропич. областях, гл. обр. в Юж. Америке, и отчасти (ок. 40 видов рода *Eriocaulon*) в умеренном поясе Сев. полушария — в Вост. Азии, Сев. Америке, 1 вид в Европе; в СССР — 6 видов, на юге Д. Востока.



Эриокаулон сухоцветный (*Eriocaulon xeranthemoides*).

ЭРИТРОБЛА́СТЫ (от греч. erythrós — красный и ...*бласт*), промежуточная форма в развитии эритроцитов (из проэритробластов в нормобласты). У млекопитающих Э., в отличие от лишённых ядер и потерявших способность к делению зрелых эритроцитов, имеют ядра и делятся. Превращение Э. в эритроциты протекает через неск. стадий и занимает ок. 3 сут. У высших позвоночных в процессе развития зародышей Э. образуются в сосудах желточного мешка и превращаются в первичные эритроциты, к-рые вскоре погибают; после рождения Э. сосредоточены в костном мозге, где образуются из стволовых кроветворных клеток, и встречаются в периферич. крови только в патологич. случаях. У низших позвоночных Э. наряду со зрелыми эритроцитами присутствуют и в кровеносных сосудах.

ЭРИТРОЦИ́ТЫ (от греч. erythrós — красный и ...*цит*), красные клетки крови у позвоночных и нек-рых беспозвоночных (иглокожие). Переносят O_2 от лёгких к тканям и CO_2 от тканей к лёгким, регулируют кислотно-щелочное равновесие среды, поддерживают изотонию крови и тканей, адсорбируют из плазмы крови аминокислоты, липиды и переносят их к тканям. Зрелые Э. млекопитающих лишены ядра, к-рое имеется на ранних стадиях их развития (в эритробластах и нормобластах); имеют форму двояковогнутого диска (за исключением Э. верблюдов). Содержимое Э. представлено гл. обр. дыхат. пигментом гемоглобином (ок. $265 \cdot 10^6$ молекул в каждом Э.), обусловливающим красный цвет крови и заполняющим всю цитоплазму. У птиц, пресмыкающихся, земноводных и рыб Э. двояковыпуклые, овальные и содержат ядра, к-рые активно функционируют на стадии эритробластов, затем по мере формирования Э. постепенно теряют активность, но сохраняют способность к реактивации. Важную роль в Э. выполняет клеточная (плазматич.) мембрана, избирательно пропускающая газы, ионы и воду; на её поверхности находятся специфич. антигены гликопротеидной природы (агглютиногены) — факторы группы крови, обусловливающие агглютинацию Э. Эффективность связанного гемоглобином O_2 зависит от величины поверхности соприкосновения Э. со средой. Самые крупные Э.— у земноводных (у амфиумы *Amphiuma means* — 70 мкм в диам.). Э. высших позвоночных мельче; у человека диам. Э. 7—8 мкм. Э. постоянно разрушаются и образуются вновь, но их общее число в крови в норме остаётся постоянным (у человека в 1. $мм^3$ крови 4—5 млн. Э. у мужчин и 3,9—4,7 млн.— у женщин). Продолжительность жизни Э. человека ок. 120 сут, ежесекундно образуется ок. 2,5 млн. Э. и столько же разрушается в селезёнке и печени. Скорость образования Э. увеличивается под действием любого фактора, приводящего к недостатку O_2 в тканях (напр., при гипоксии). См. табл. 54.

ЭСКУЛА́ПОВА ЗМЕЯ́ (*Elaphe longissima*), змея рода лазающих полозов сем. ужовых. Дл. до 1,5 м. Окраска от коричневато-жёлтой и серой до бурой, почти чёрной; на верх. стороне тела иногда тонкий светлый сетчатый узор. Распространена в Юж., Ср. и Вост. Европе, М. Азии и на севере Зап. Азии. В СССР — на юге Европ. части и в Зап. Закавказье. Обитает на каменистых склонах, среди развалин, в светлых листв. лесах. Питается грызунами и мелкими птицами. Добычу душит, сжимая кольцами тела. Яйцекладущая. Самка откладывает 5—8 яиц. Считается, что именно Э. з. изображалась на жезле древнеримского бога врачевания Эскулапа (отсюда назв.). В Красной книге СССР. См. рис. 11 в табл. 43.

ЭСПАРЦЕ́Т (*Onobrychis*), род растений сем. бобовых. Преим. многолетние (реже однолетние) травы. Св. 130 видов, в Европе, Средиземноморье и в Азии; в СССР — ок. 75 видов, в центр. и юж. р-нах Европ. части, в Ср. Азии, на Кавказе и юге Зап. и Вост. Сибири. Растут гл. обр. на каменистых, щебнистых, степных склонах гор, в песчаных полупустынях, по лесным опушкам, на влажных лугах, в долинах рек. В культуре (кормовые) 3 вида. В СССР возделываются на юге лесной и в степной зонах, на Сев. Кавказе и в Закавказье. Отличаются высокой засухоустойчивостью, зимостойкостью. Медоносы. См. рис. 18 в табл. 20.

ЭСТРАГО́Н, полынь эстрагоновая (*Artemisia dracunculus*), многолетнее травянистое растение рода полынь. В Евразии, Сев. Америке. В культуре во мн. странах; в СССР — гл. обр. в Закавказье (где наз. тархун), Ср. Азии, на Украине. Молодые побеги используют для салатов и как пряность.

ЭСТРАДИО́Л, женский половой гормон из группы эстрогенов, вырабатывается в яичниках, плаценте, в семенниках. Вызывает развитие вторичных женских половых признаков. В организме быстро инактивируется (период полураспада 20—25 мин). Концентрация Э. в плазме крови

у женщин зависит от фазы полового цикла: 3—10 нг% (фолликулярная), 5—20 нг% (лютеиновая) и 1000—2000 нг% (при беременности); у мужчин 2—3 нг%. Продукты обмена Э.— эстрон и эстриол. Применяются в медицине. О физиол. действии Э. см. в ст. *Эстрогены*.

ЭСТРА́ЛЬНЫЙ ЦИКЛ (от новолат. oestrus, estrus — течка), периодически повторяющиеся изменения во влагалище половозрелых самок млекопитающих (исключая приматов), соответствующие циклич. процессам в яичниках, яйцеводах и матке. Э. ц. зависит от эндокринных функций яичников. Состоит из 4 стадий, каждая из к-рых характеризуется определ. функц. и морфологич. состоянием слизистой влагалища и его гладкомышечного слоя. П р е д т е ч к а (проэструс) совпадает с наиб. высоким уровнем секреции эстрогенов созревающими фолликулами яичника и характеризуется гипертрофией и гиперплазией эпителиальных клеток влагалища и последующим отторжением клеток, секретирующих слизь. Т е ч к а (эструс) сопровождается расслоением клеток эпителия и образованием чешуйчатого слоя; период течки и конец предтечки сочетается с активизацией полового поведения и по времени примерно совпадает с овуляцией. В стадии п о с л е т е ч к и (метаэструс) происходит резкое снижение активности вагинального эпителия, отторжение базального слоя клеток, а также формирование жёлтых тел и начало секреции прогестинов. М е ж т е ч к а (диэструс) — покой вагинального эпителия, обусловленный низким уровнем эстрогенов в организме; на него падает около половины продолжительности Э. ц. Лизис жёлтого тела и переход яичника в фолликулярную фазу овариального цикла служат сигналом к началу нового Э. ц. и переходу от диэструса в проэструс. У животных, размножающихся сезонно, Э. ц. в конце репродуктивного сезона приостанавливается, развивается сезонный анэструс (клоачные, сумчатые, куньи, волчьи, тюленевые и др.). Это состояние появляется в процессе старения и свойственно также неполовозрелым животным. У разл. видов животных длительность Э. ц. значительно варьирует: у крыс и мышей 4—6 сут, мор. свинок 16—18, коровы 21, лошади 19—23 сут и т. д. Продолжительность Э. ц. может меняться под действием разл. факторов (стресс, нагрузки и пр.).

У животных с Э. п. копуляция и оплодотворение могут происходить только во время овуляции. У нек-рых приматов (в т. ч. и у человека) наряду с менструальным циклом также отмечаются периодич. изменения во влагалищном эпителии, сходные с вышеописанными.

ЭСТРИО́Л, женский половой гормон из группы эстрогенов; конечный продукт метаболизма эстрадиола и эстрона, вырабатывается также плодом и плацентой при беременности. По физиол. активности Э. в 10—15 раз слабее эстрадиола. Макс. концентрация Э. у женщин при беременности повышается в 1000 раз. У человека и мн. животных Э. составляет 60—80% экскретируемых метаболитов эстрогенов. Обнаружен в плодах и цветках ивы, пшеницы и др. растений. Применяется в медицине. О физиол. действии Э. см. в ст. *Эстрогены*.

ЭСТРОГЕ́НЫ, женские половые гормоны (эстрадиол, эстриол, эстрон), вырабатываемые фолликулами яичников, плацентой, частично корой надпочечников и семенниками. По химич. природе — стероиды. Синтез и секреция Э. регулируются лютеинизирующим и фолликулостимулирующим гормонами гипофиза. Э. в свою очередь индуцируют овуляторный выброс лютеинизирующего гормона. Биосинтез Э. отражает циклич. изменения структуры яичников. У женщин отмечается 2 пика секреции Э.— во время овуляции и в период макс. активности жёлтого тела (30—40 мкг/л). Во время беременности увеличивается содержание Э. в плазме крови (до 70—80 мкг/л) за счёт биосинтеза их в плаценте. В препубертатном периоде Э. блокируют секрецию гонадотропинов, действуя на гипоталамо-гипофизарную систему. У половозрелых особей Э. способствуют развитию вторичных половых признаков, подготовке репродуктивной системы к беременности, обеспечивают выход яйца в половые пути и возможность оплодотворения его после овуляции, вызывают структурные изменения в тканях половой системы (пролиферацию эпителия слизистой оболочки влагалища, сохранение кислого pH среды, гипертрофию и ритмич. сокращение матки), развитие молочных желёз, распределение подкожного жира, характерного для жен. типа, появление полового влечения. Э. совместно с прогестероном способствуют поддержанию беременности и родам. Подобно андрогенам Э. оказывают многостороннее влияние на обмен веществ. Механизм действия Э., вероятно, основан на стимуляции синтеза РНК в клетках и тканях репродуктивных органов, что ведёт к изменению скорости и объёма биосинтеза белков. Э. в крови циркулируют в виде комплексов с белками. Инактивируются в печени, выделяются с мочой. Гиперсекреция Э. вызывает раннее половое созревание у жен. особей, развитие феминизации у мужских; гипосекреция Э. ведёт к нарушению полового цикла. Осуществлён химич. синтез Э. Синтетич. производные Э. применяются в медицине. Э. обнаружены в нек-рых высших растениях, преим. в цветках или плодах. Мн. бобовые растения (клевер, соя, люцерна) образуют кислородсодержащие гетероциклич. соединения с высокой эстрогенной активностью.

ЭСТРО́Н, ф о л л и к у л и н, женский половой гормон из группы эстрогенов, вырабатывается в яичниках и плаценте, но преим. образуется из эстрадиола и андростендиона. Э., обнаруживаемый в плазме периферич. крови у мужчин (3—6 нг%), образуется из предшественников, секретируемых корой надпочечников. Концентрация Э. в плазме крови у женщин зависит от фазы полового цикла: 5—9 нг% (фолликулярная), 3—25 нг% (лютеиновая) и 1500—3000 нг% (при беременности). Э. обнаружен в плодах кокосовой пальмы, яблони, граната и нек-рых др. растений. Применяется в медицине. О физиол. действии Э. см. в ст. *Эстрогены*.

ЭТА́ЛИИ (от греч. áithalos — сажа, копоть), плодовые тела слизевиков. Образуются в результате слияния неск. спорангиев. Сидячие, разл. формы, снаружи одеты плотной оболочкой. Внутри Э. располагаются споры и нити капиллиция.

ЭТИЛЕ́Н, C_2H_4, ненасыщенный углеводород. В незначит. кол-ве образуется в тканях растений и животных как промежуточный продукт обмена веществ. Содержащийся в разл. органах высших растений (плодах, цветках, листьях, стеблях, корнях) Э. антагонистически взаимодействует с др. гормонами растений — ауксинами. Сдвиг биосинтеза в сторону преобладающего действия Э. способствует замедлению роста, ускорению старения клеток, созреванию и опадению плодов, формированию отделит. слоя в черешках листьев и плодоножках. Усиление биосинтеза Э. при повреждающих воздействиях способствует формированию локализующих некрозов. При регуляции ряда физиол. процессов Э. действует совместно с абсцизовой к-той. Синтетич. Э. применяется для ускорения послеуборочного созревания плодов (бананов, томатов и др.). Используются также 2-хлорэтилфосфоновая к-та, высвобождающая Э. в растит. тканях, и многочисленные препараты, созданные на её основе. При их применении синхронизируется цветение ананасов, ускоряется созревание плодов на растениях и после уборки, подавляется рост стебля, увеличивается число боковых побегов у целого ряда зерновых, бобовых и овощных культур.

ЭТОЛО́ГИЯ (от греч. éthos — характер, нрав и ... логия), наука о биол. основах поведения животных; занимается гл. обр. анализом генетически обусловленных (инстинктивных) компонентов поведения и проблемами их эволюции. В самостоят. научное направление, первоначально противопоставившее себя физиологич. и психологич. школам исследования поведения (зоопсихология, бихевиоризм и др.), Э. оформилась в 30-х гг. 20 в. Её становление связывают гл. обр. с работами К. Лоренца и Н. Тинбергена, заложившими основы теории инстинктивного поведения. Этологи отказались от предлагаемого бихевиоризмом понимания поведения как совокупности реакций организма на стимулы внеш. среды (принцип «стимул — реакция»). Согласно осн. принципам Э. организм в каждый момент активно осуществляет фильтрацию внеш. стимулов в соответствии со своим внутр. состоянием. Важнейшие положения Э., подкреплённые большим фактич. материалом, внесли существ. вклад в представления о важной роли эндогенной ритмики в организации индивидуального поведения. Концепция Э. о «врождённых моторных координациях» (т. н. комплексы фиксированных движений), стереотипность к-рых у каждого вида делает их надёжным таксономич. признаком, сделала Э. сравнительной наукой и позволила ей перейти к изучению эволюции поведения. Установив, что врождённые координации могут использоваться животными данного вида в качестве стереотипных сигналов общения, Э. положила начало исследованиям механизмов *биокоммуникации*. Усиление

контактов Э. с популяционной экологией в 60-х гг. 20 в. дало мощный толчок изучению социального поведения и этологич. структуры популяций животных (см. *Иерархия*). Важное направление совр. Э.— изучение поведения человека в традициях работы Ч. Дарвина «О выражении ощущений у животных и человека». Осн. метод Э.— длит. наблюдения за животными в естеств. среде с последующей проверкой новых гипотез в полевом или лабораторном эксперименте. Основные положения классич. Э. 20—40 гг. 20 в.— о роли центр. программ, видовом стереотипе, о генетич. детерминированности мн. элементов поведения и др. подтверждены данными физиологии и нейрофизиологии, нек-рые — устарели или существенно изменены. Сравнит. Э.— важный инструмент изучения микроэволюции. Э. тесно связана с физиологией, экологией, популяционной генетикой и генетикой поведения, а также с экспериментальной психологией. Данные Э. используются в практике сельского х-ва, при решении задач по охране животного мира. См. также ст. *Поведение*, *Зоопсихология*, *Социобиология* и лит. при них.

● Панов Е. Н., Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения, М., 1975; Huntingford F., The study of animal behavior, L., 1984.

ЭУАСКОМИЦЕ́ТЫ (Euascomycetidae), подкласс аскомицетов. Аски образуются внутри плодовых тел — клейстотециев, перитециев и апотециев. У мн. Э. плодовые тела развиваются в строме и имеют, по крайней мере на ранних стадиях развития, оболочку, к-рая начинает формироваться после слияния протоплазмы гаметангиев. Гаплоидные гифы мицелия оплетают развивающиеся аскогенные гифы и аски, образуя псевдопаренхиматич. оболочку. По типу плодового тела и асков выделяют группы порядков: плектомицеты, пиреномицеты, дискомицеты. Св. 18 000 видов. См. рис. при ст. *Аскомицеты*.

ЭУБЛЕФА́РЫ (*Eublepharis*), род ящериц сем. гекконов. Дл. до 26 см. От др. представителей сем. отличаются, в частности, наличием подвижных век. Тело пёстрое, с рядом поперечных тёмных полос. 8 видов, в Зап., Юж. и Вост. Азии. Обычно яйцекладущие. 1 вид — туркменский Э. (*E. turcmenicus*)—встречается в Ср. Азии (на Ю. Туркмении) и в прилежащих р-нах Ирана. Днём прячется в норах грызунов и под камнями. Размножение не изучено. В Красной книге СССР. См. рис. 4 в табл. 42.

ЭУКАРИО́ТЫ (от греч. éu — хорошо, полностью и káryon — ядро), организмы, клетки к-рых содержат оформленные ядра (ядерные). К Э. относятся все высшие животные и растения, а также одноклеточные и многоклеточные водоросли, грибы и простейшие. Ядерная ДНК у Э. заключена в хромосомах, обычно не кольцевидная, соединена с гистонами и, как правило, образует серию клубочков вокруг октомеров гистонов — нуклеосом. Э. обладают ограниченными мембраной клеточными органоидами (иногда с собственной ДНК) — хлоропластами, митохондриями и др. В систематике Э. выделяют в надцарство Eucaryota и противопоставляют *прокариотам*.

ЭУМЕТАЗО́И, настоящие многоклеточные (Eumetazoa), надраздел подцарства многоклеточных животных. Термин предложен О. Бючли в 1910. У Э., как правило, есть кишечник и ротовое отверстие, органы построены из тканей. Включают 2 раздела. Для лучистых, или радиальных (Radialia), характерны радиальная симметрия тела, наличие у взрослых форм двух клеточных слоёв — эктодермы и энтодермы, одна полость — кишечная. К этому разделу относятся 2 типа: книдарии и гребневики (иногда оба типа объединяются старым назв.— кишечнополостные; нек-рые зоологи неправильно называют кишечнополостными только книдарий). Билатеральные, или двусторонне-симметричные (Bilateria), обладают двусторонней симметрией тела и тремя зародышевыми листками, к-рые у взрослых не сохраняются. В этот раздел входят 2 подраздела: первичноротые, к к-рым относят сколецид, трохофорных животных, иногда и щупальцевых, и вторичноротые, к к-рым, кроме иглокожих, полухордовых и хордовых, иногда относят щетинкочелюстных и погонофор. Существуют и др. системы.

ЭУРО́ЦИЕВЫЕ ГРИБЫ́ (Eurotiales), порядок плектомицетов. Плодовые тела — клейстотеции, на поверхности субстрата или погружены в него, у немногих развиваются в стромах. Аски прототуникатные, образуются группами открыто на мицелии или в клейстотециях. Освобождение спор пассивное. Важное значение в жизненном цикле имеет кондиальная стадия. Конидии образуются одиночно на гифах или, чаще, на сложно устроенных кондиеносцах, к-рые могут агрегироваться в коремии. У мн. Э. г. половая стадия утрачена или встречается редко. 3 сем.: гимноасковые (Gymnoascaceae), эуроциевые (Eurotiaceae), элафомицетовые (Elaphomycetaceae). Ок. 150 видов (в т. ч. элафомицес зернистый, или олений трюфель). Большинство сапротрофы на субстратах растит. и животного происхождения. Используются в микробиол. пром-сти для производства органич. к-т, ферментов, антибиотиков (сумчатые стадии пеницилла, аспергилла).

ЭУСТЕ́ЛА (от греч. éu — хорошо, полностью и *стела*), один из типов центр. цилиндра (стелы) высших растений; состоит из множества расчленённых закрытых проводящих пучков, расположенных вокруг центр. воздушной полости (т. н. артростела, у хвощей), или представлена системой открытых проводящих пучков (с эндархной ксилемой — закладывается от центра к периферии), разделённых сердцевинными радиальными лучами (характерна для двудольных растений). См. рис. при ст. *Стелярная теория*.

ЭУФАУЗИ́ЕВЫЕ (Euphausiacea), отряд высших раков. Дл. от 7 мм до 15 см. Внешне похожи на креветок, от к-рых отличаются наличием неприкрытых карапаксом жабр, отходящих от основания грудных ног, и др. признаками. Двуветвистые грудные ноги служат только для плавания. Характерны органы свечения — фотофоры и хорошо развитые стебельчатые фасеточные глаза. 83 вида, морские планктонные организмы. Яйца вымётывают в воду, развитие с метаморфозом. Э. — пища мор. промысловых рыб, а также усатых китов. Большинство видов Э. образуют криль.

● Ломакина Н. Б., Эуфаузииды Мирового океана (Euphausiacea), М., 1978.

ЭУХРОМАТИ́Н (от греч. éu — хорошо, полностью и *хроматин*), участки хромосом, сохраняющие деспирализованное состояние в покоящемся ядре (в интерфазе) и спирализующиеся при делении клеток (в профазе); содержат большинство генов и потенциально способны к транскрипции. Э. отличается от гетерохроматина меньшим содержанием метилированных оснований и блоков повторяющихся последовательностей ДНК, бо́льшим количеством негистоновых белков и ацетилированных молекул гистонов, менее плотной упаковкой хромосомного материала, что, как полагают, особенно важно для активности Э. и делает его потенциально более доступным для ферментов, обеспечивающих транскрипцию. Э. может приобретать свойства факультативного гетерохроматина — инактивироваться, что является одним из способов регуляции генной активности. Ср. *Гетерохроматин*.

ЭФЕ́ДРА, хвойник (*Ephedra*), род растений сем. эфедровых класса гнетовых. Сильно ветвистые, обычно низкие, реже выс. до 8 м кустарники, иногда лиановидные, редко небольшие деревья. Листья супротивные или в мутовках, б. ч. чешуевидные (фотосинтез осуществляют молодые зелёные ветви). Собрания стробилов находятся по 2—4 в пазухах листьев. Св. 40 видов, в Евразии, Сев. Африке, Сев. и Юж. Америке; растут в пустынях, степях и в редколесьях. В СССР — 19 видов, в юж. р-нах, гл. обр. в Ср. Азии. Э. хвощовая (*E. equisetina*) и нек-рые др. виды содержат алкалоид эфедрин, используемый в медицине. У Э. двухколосковой, или кузьмичёвой травы (*E. distachya*), ягодовидные образования, окружающие семена, пригодны в пищу.

ЭФЕДРИ́Н, алкалоид, содержащийся в эфедре, а также в нек-рых др. растениях из разл. семейств. Оказывает возбуждающее действие на ЦНС, повышает возбудимость дыхат. центра, вызывает сужение сосудов, расширение бронхов. По действию близок к *адреналину*, но оказывает более длит. эффект. Применяют в медицине как адреномиметич. средство.

ЭФЕМЕРО́ИДЫ (ephemeroida), многолетние травянистые растения, для к-рых характерна осенне-зимне-весенняя вегетация. Цветут рано весной. Летом надземные побеги полностью отмирают, остаются лишь подземные запасающие органы с почками — луковицы, клубни, корневища. Характерны для аридных областей, где покоятся в период засухи (виды тюльпана, осоки, мятлик луковичный), а также для лесостепей и широколиств. лесов, где используют влажный и светлый период до распускания листьев на деревьях (пролеска сибирская, виды хохлатки, анемона лютичная).

ЭФЕМЕ́РЫ (ephemerae), однолетние травянистые растения, завершающие полный цикл развития за очень короткий и обычно влажный период (от 2—6 нед до 5—6 мес). Развиваются преим. ранней весной (февраль — май), используя время до наступления засухи. Т. н. озимые Э. начинают развитие ещё с осени. Относятся к мезофитам, но имеют жаростойкие семена. В зависимости от метеорологич. условий время прорастания, длительность жизни и размеры растений сильно варьируют; нередко Э. бывают очень невысокие (1—3 см). Характерны для пустынь, пулупустынь (50—60% видов, в Сев. Африке — до 90%), отчасти для степей. Относятся к сем. крестоцветных (бурачок пустынный — *Alyssum desertorum*, плоскоплодник льнолистный — *Meniocus linifolius*), лютиковых (рогоглавник серповидный — *Ceratocephalus falcatus*), злаков, бобовых и мн. др. См. также *Терофиты*.

ЭФИ́РА (от лат. Ephyra — имя мифологической нимфы), личинка большинства

сцифоидных медуз. Образуется обычно в результате стробиляции сцифистомы. Молодая Э. прозрачна, диам. неск. мм или см. Дальнейшее развитие и превращение во взрослую сцифомедузу сопровождается усиленным ростом, формированием канальной системы, щупалец краевых телец и зачатков гонад. См. рис. 7 при ст. *Личинка*.

ЭФИРНОМА́СЛЯНЫЕ ХО́ДЫ, вместилища эфирных масел в разл. органах растений. Образуются в результате разъединения (схизогенные Э. х., напр., у зверобоя, зонтичных), растворения клеток (лизигенные Э. х., напр., у ясенца, у видов цитруса) или смешанным способом (у нек-рых рутовых). Иногда эфирные масла накапливаются в отд. клетках-идиобластах (напр., у аира, лавра), в железистых волосках (гл. обр. у губоцветных).

ЭФИ́РНЫЕ МАСЛА́, пахучие вещества, вырабатываемые спец. клетками разл. органов эфирномасличных растений и обусловливающие их запах; многокомпонентные смеси органич. соединений, гл. обр. терпенов и их кислородных производных — спиртов, альдегидов, кетонов и др. Способностью образовывать Э. м. обладают ок. 3000 видов растений (в СССР ок. 1000), однако пром. значение имеют всего 150—200 видов. Большинство Э. м. получают из тропич. и субтропич. растений; лишь немногие (кориандр, анис) культивируют в ср. полосе. Э. м. применяют в парфюмерии (розовое, жасминное), пищ. пром-сти (напр., анисовое, укропное), медицине (мятное, эвкалиптовое). В относительно крупном масштабе производят цитрусовое, цитронелловое, лемонграссовое, гвоздичное, мятное, кориандровое, бадьяновое и нек рые др. масла. Нек-рые Э. м. ценятся очень дорого (напр., розовое масло высокого качества, получаемое в Болгарии в окрестностях города Казанлык). Биол. роль Э. м. окончательно не выяснена. Возможно, они являются аттрактантами или репеллентами соответственно полезных и вредных насекомых, уменьшают теплоотдачу растения и др.

ЭФФЕ́КТ ПОЛОЖЕ́НИЯ ГЕ́НА, изменение проявления активности гена при перемещении его в др. участок хромосомы. Явление открыто А. Стёртевантом в 1925. Различают два типа Э. п. г.— стабильный и нестабильный. Стабильный Э. п. г. наблюдается при перемещении гена между эухроматиновыми участками хромосом. Возможный механизм этого явления — вовлечение перемещённого гена в систему регуляции др. генов. Нестабильный Э. п. г. обычно наблюдается при перемещении гена из эухроматина в гетерохроматин или наоборот, при перемещении гена из гетерохроматина в эухроматин (механизм последнего варианта изучен недостаточно). В случае перемещения гена из эухроматина в гетерохроматин в нек-рых клетках происходит инактивация транскрипции гена по принципу «всё или ничего», причём инактивированное состояние гена наследуется в клеточных поколениях. Вследствие такой инактивации появляется мозаицизм признака в соматич. тканях (отсюда назв.— нестабильный Э. п. г.). Характерным свойством нестабильного Э. п. г. является дистанционное влияние гетерохроматина на инактивацию генов. По мере увеличения расстояния между геном и гетерохроматином частота инактивации гена уменьшается, что объясняют либо изменением первичной структуры участка ДНК, где расположен ген, при перемещении гена к гетерохроматину, либо выключением гена из-за нарушения регуляции транскрипции на уровне ДНК-белкового взаимодействия. Изучение Э. п. г. важно для выяснения механизмов генной регуляции у эукариот.

ЭФФЕ́КТОРЫ (от лат. effector — создатель, творец), 1) в ф и з и о л о г и и — исполнительные органы, деятельность к-рых определяется рефлексом; обеспечивают ответные реакции организма на раздражители. К Э. относят мышцы, железы, почки, электрич. и др. органы. Как правило, рефлекс является полиэффекторным, т. е. в его реализации участвуют сразу неск. разнородных Э., набор к-рых определяется характером рефлекса и его биол. смыслом (напр., при физич. труде — мышцы, сердце, кровеносные сосуды, железы внутр. секреции и др. органы). Последовательность вовлечения Э. и интенсивность их деятельности координируются нервными центрами данного рефлекса. В процессе фило- и онтогенеза центр. механизмы координации и периферич. иннервации усложняются. 2) В б и о х и м и и — продукты обмена веществ, к-рые, действуя на ферменты, повышают или понижают их активность. 3) В г е н е т и к е — вещества, обычно низкомолекулярные, к-рые, соединяясь с репрессором, влияют на его взаимодействие с оператором. Э. наз. индуктором, если, соединяясь с репрессором, он лишает его способности взаимодействовать с оператором и подавлять транскрипцию оперона. Э. наз. корепрессором, если, соединяясь с неактивной формой репрессора, он переводит его в активную форму, способную взаимодействовать с оператором, подавляя транскрипцию оперона. См. также *Оперон*, *Репрессор*.

ЭФФЕРЕ́НТНЫЙ (от лат. efferens, род. падеж efferentis — выносящий), выносящий, выводящий. Применяется к нервам, сосудам. Напр., Э., или центробежный, нерв — двигат. нерв, проводящий импульсы от мозга к периферии; Э. лимфатич. сосуд — сосуд, отводящий лимфу от лимфатич. узла. Ср. *Афферентный*.

Э́ФЫ (*Echis*), род змей сем. гадюковых. Дл. до 80 см. Окраска сероватая или буроватая, с рисунком из светлых зигзагообразных полос. Голова сверху в ребристой чешуе. Чешуи по бокам туловища с зубчатыми рёбрышками, к-рые при свёртывании туловища в кольца издают характерный шуршащий звук. На коротком хвосте снизу ряд щитков. 3 вида, в т. ч. песчаная Э. (*E. carinatus*, или *E. multisguamatus*.) и пёстрая Э. (*E. coloratа*); распространены в Сев. Африке, Юж., Юго-Зап. и Ср. Азии. В СССР — песчаная Э., на юге Ср. Азии. Живут Э. в глинистых и песчаных пустынях и полупустынях. Активны в сумерках и ночью. Питаются мелкими позвоночными, молодые — преим. насекомыми и паукообразными. Яйцеживородящи. Самка рождает от 3 до 18 детёнышей. Ядовиты (укусы м. б. смертельны). См. рис. 7 в табл. 43.

ЭХИНОЗО́И (Echinozoa), подтип иглокожих. Радиально-симметричные животные с меридиональным типом роста. Возникли в раннем кембрии. Форма тела шаровидная, веретеновидная, уплощённая, червеобразная. Т. н. рук и выступающих лучей нет. Обычно хорошо развит массивный скелет в виде панциря или теки. Свободноживущие и прикреплённые формы. 2 совр. класса — морские ежи и голотурии; неск. кл. вымерло.

ЭХИНОКА́КТУС (*Echinocactus*), род растений сем. кактусовых. Стебли шаровидные или короткоцилиндрические, выс. 1,5—3 м и диам. 1—1,5 м, с многочисленными рёбрами, несущими колючки. Цветки жёлтые, реже красные, с короткой, войлочно опушённой трубкой, расположенные в виде венка на верхушке стебля. Ок. 10 видов, в пустынях юж. штатов США и в Мексике. Мякоть стеблей нек-рых видов Э. используется в кондитерском произ-ве. Культовое растение ацтеков, служившее им в качестве жертвенного стола. В оранжереях и комнатах разводят Э. Грузона (*E. grusonii*), Э. огромный (*E. ingens*) и др.

ЭХИНОКО́КК (*Echinococcus granulosus*), ленточный червь сем. цепней, паразитирующий во взрослом состоянии в кишечнике окончательного хозяина (собаки, волка, шакала, кошки). Дл. 3—6 мм, тело состоит из головки (с 4 присосками и 2 венчиками крючьев) и 3—4 члеников, последний из них содержит зрелые половые продукты. Яйца Э. выходят из кишечника хозяина с экскрементами. В кишечнике промежуточного хозяина (коровы, овцы, свиньи, человека), заглотившего яйца, из них выходят личинки-*онкосферы*. Через стенку кишечника они попадают в воротную вену и с кровью заносятся в печень, лёгкие, мышцы, кости, где развиваются в пузырчатую стадию (разновидность *финны*), наз. также Э. На стенках каждого пузыря развиваются вторичные и затем третичные пузыри, в к-рых формируются головки, сходные с таковыми взрослых червей. На этой стадии Э. вызывает опасное заболевание — эхинококкоз. См. рис. 19 при ст. *Личинка* и рис. при ст. *Ленточные черви*.

ЭХИНОПЛУ́ТЕУС (от греч. echínos — ёж и *плутеус*), свободноплавающая личинка морских ежей. Развивается из *диплеурулы*. Имеет 3—4 пары длинных выростов — т. н. рук, окаймлённых мерцательным шнуром, с помощью к-рого Э. плавает в толще воды, кишечник с ротовым и анальным отверстиями и 3 пары целомич. мешочков. Тело молодого мор. ежа образуется на левой стороне личинки из утолщённого участка эктодермы (имагинального диска), целомич. мешочков и средней кишки. Остальная часть тела Э. и «руки» отмирают. См. рис. 35 при ст. *Личинка*.

ЭХИУРИ́ДЫ (Echiurida), тип беспозвоночных (раньше — класс кольчатых червей). Филогения неясна. Тело цилиндрическое, несегментированное, дл. от 3 до 185 см, погружено в грунт. Снабжено длинным (до 1 м) невтяжным хоботком, покрытым ресничками, подгоняющими пищу ко рту у основания хоботка. Впереди на брюшной стороне пара щетинок. Во вторичной полости тела лежат кишечник с многочисл. петлями, заканчивающийся анусом, и парные анальные мешки

Эхиурида *Echiurus echiurus*: *1* — хоботок; *2* — придаток хоботка; *3* — брюшные щетинки; *4* — половые отверстия; *5* — анальные пластинки; *6* — анус.

(осуществляют дыхание и выделение), снабжённые ресничными воронками (целомодуктами). Для выведения половых продуктов служат 1—4 пары нефромиксий. Кровеносная система развита слабо. Нервная система состоит из окологлоточ-

ного кольца и брюшного ствола. Раздельнополы. Из яйца выходит личинка — трохофора. У нек-рых (бонеллии) резко выражен половой диморфизм. 1 класс: Echiurida. Ок. 150 видов. Морские, донные, роющиеся в грунте животные.

ЭХОЛОКА́ЦИЯ у ж и в о т н ы х (от греч. ēchṓ — звук, отголосок и лат. locatio — размещение), излучение и восприятие отражённых, как правило, высокочастотных звуковых сигналов с целью обнаружения объектов (добычи, препятствия и др.) в пространстве, а также получения информации об их свойствах и размерах. Э.— один из способов *ориентации животных* и *биокоммуникации*. Э. развита у летучих мышей, дельфинов, у нек рых птиц и землероек. У летучих мышей ультразвук генерируется в гортани особыми надгортанными связками (возможно, и голосовыми тоже) и затем через открытый рот или ноздри направленно излучается в окружающую среду. Воспринимаются ультразвуковые импульсы слуховой системой, к-рая имеет ряд морфологич. особенностей. Э. эффективна у них на расстоянии до 18 м. У дельфинов звуки, вероятно, производятся вибрацией перегородок или складок носовых мешков (по др. версии — в гортани). Дельфины и летучие мыши генерируют ультразвуковые импульсы частотой до 150—200 кГц, длительность сигналов обычно от 0,2 до 4—5 мс. Птицы, живущие в пещерах (гуахаро, саланганы), с помощью Э. ориентируются в темноте; они излучают низкочастотные сигналы в 4—7 кГц. У дельфинов и летучих мышей, кроме общей ориентации, Э. служит для определения пространств. положения цели, в т. ч. добычи. Физиол. система (анализатор) животного, обеспечивающая Э., получила в биол. лит-ре назв. сонарной, или сонара (англ. sonar — аббревиатура слов sound navigation and randing — «звуковое наведение и определение расстояния» — так назывался эхолокатор, применявшийся для обнаружения подводных объектов).

● Морская биоакустика, пер. с англ., Л., 1969; А й р а п е т ь я н ц Э. Ш., К о н с т а н т и н о в А. И., Эхолокация в природе, 2 изд., Л., 1974; К о н с т а н т и н о в А. И., Этапы эволюции акустической локации у наземных позвоночных, в кн.: Механизмы нервной деятельности, Л., 1977; P u r v e s P. E., P i l l e r i G. E., Echolocation in whales and dolphins, L., 1983.

ЭЦИ́ДИЙ (aecidium), один из типов спороношений ржавчинных грибов. На ранних стадиях развития полностью закрыт перидием и имеет шаровидную форму. У зрелого Э. пиридий разрывается и он приобретает форму урночки. В базальном слое Э. формируются дикариотич. клетки — эцидиоспоры, способные заражать растение-хозяина. В нек-рых случаях, когда для данного гриба неизвестны др. спороношения, *Aecidium* — его родовое название.

ЭШЕ́РИХИИ (*Escherichia*), род энтеробактерий. Обитают в толстом кишечнике человека и животных; их присутствие в воде, почве и др. объектах служит показателем фекального загрязнения среды. Условно патогенные и патогенные виды (возбудители токсикосептических заболеваний и колиэнтеритов). Типичный представитель Э.— *кишечная палочка*.

ЭЯКУЛЯ́Т (от лат. ejaculatus — выброшенный), сперма, извергнутая самцом во время полового акта; у ряда животных представлен сперматофором или спермоцейгмой. У животных с внутр. осеменением Э. попадает во влагалище или семяприёмник самки (где может храниться до оплодотворения), при наруж. осеменении — в воду. У человека Э. составляет 2—6 мл, у жеребца — 50—100 мл, у хряка — 200—400 мл, у петуха — 0,4—1,6 мл, у селезня — 0,23—0,33 мл.

ЭЯКУЛЯ́ЦИЯ (новолат. ejaculatio — извержение, от лат. ejaculor — выбрасываю, извергаю), извержение семени, секрета семенных пузырьков и предстательной железы у самцов млекопитающих.

ЮБЕ́Я (*Jubaea*), род пальм. Единств. вид — Ю. чилийская, или слоновая пальма (*J. chilensis*). Ствол выс. 15—18 м, диам. до 1 м. На вершине крона из 60—100 перистых листьев. Соцветия разветвлённые, дл. 1,2—1,4 м, с пестичными цветками у основания и тычиночными в верх. части. Плод — костянка с мясистым околоплодником; в семенах ок. 35% масла. Произрастает на побережье Чили на выс. до 1200 м; сильно истреблена. Стволы содержат сахаристый сок, из к-рого готовят вино. Плоды и семена используют в пищу. Ю. выращивают на Черноморском побережье Кавказа.

ЮВЕНИ́ЛЬНОСТЬ (от лат. juvenilis — юный) у р а с т е н и й, возрастное состояние в период от появления проростка до начала цветения, в к-ром растения способны к усиленному образованию и росту вегетативных органов и ещё не готовы к генеративному развитию. У разных растений обусловливается разл. причинами, основные из к-рых — неспособность апекса реагировать на действие гормонов, индуцирующих цветение, их низкое содержание в тканях и высокий уровень ингибиторов цветения. Эти факторы действуют одновременно или последовательно. Ю. (её длительность) может регулироваться также приспособительными реакциями — яровизацией и фотопериодизмом.

ЮВЕНИ́ЛЬНЫЙ ГОРМО́Н, гормон насекомых, регулирующий их постадийное развитие; вырабатывается прилежащими телами. Ю. г. способствует росту и развитию личиночных органов и предотвращает превращение личинки в куколку и во взрослое насекомое, т. е. гормозит метаморфоз. Синтез Ю. г. снижается в периоды смены онтогенетич. стадий — линьки и метаморфоза. По химич. природе — изопреноид. Известны 3 химически близкие формы — Ю. г. I (C_{18} — Ю. г.), Ю. г. II (C_{17} — Ю. г.) и Ю. г. III (C_{16} — Ю. г.). Ю. г. I и Ю. г. II свойственны преим. чешуекрылым, Ю. г. III обнаружен у большинства насекомых. Все формы могут присутствовать у одного вида, но в разных кол-вах. В организме содержится 10^{-1}—10^{-2} мкг/г. В гемолимфе Ю. г. связывается с белками-носителями; быстро разрушается гл.

I $R = R' = CH_3CH_2$

II $R = CH_3CH_2$, $R' = CH_3$

III $R = R' = CH_3$

обр. в гемолимфе и жировом теле. В течение личиночной стадии Ю. г. тормозит активность *экдизона*. Если за нек-рый срок до выделения экдизона в гемолимфу концентрация Ю. г. достигнет порогового уровня, то индуцируемая экдизоном линька будет носить личиночный характер, в отсутствие Ю. г.— куколочный или имагинальный. У имаго Ю. г. участвует в регуляции полового созревания: у самцов стимулирует развитие придаточных половых желёз и поведение при спаривании, у самок вызывает рецептивность, синтез половых феромонов, вителлогенных белков в жировом теле и стимулирует транспорт их к ооциту. Ю. г. регулирует диапаузу, играет роль в явлениях полиморфизма у саранчовых, тлей, термитов и пчёл. Регулирует функцию кардиальных тел. Синтезированы химич. аналоги Ю. г., воздействие к рых может нарушать морфогенез и репродуктивные функции у насекомых. На этом основано использование аналогов Ю. г. как инсектицидов. В нек-рых высших растениях обнаружены антагонисты Ю. г.— т. н. прекоцены (от лат. precox — скороспелый), вызывающие преждевременный метаморфоз личинок, бесплодие и нарушение диапаузы у насекомых.

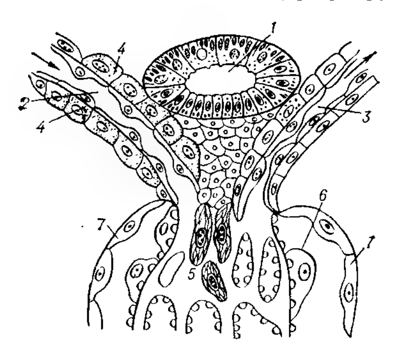
● Регуляторы роста и развития насекомых в борьбе с сельскохозяйственными вредителями, Л., 1984.

ЮЖНЫ́Й КИТ (*Eubalaena glacialis*), млекопитающее сем. гладких китов. Дл. до 17,5 м (японский подвид — до 21 м). Окраска серовато-чёрная, иногда на брюхе белое пятно. Голова до 3/10 длины тела. Грудные плавники широкие, четырёхпалые. Сверху на рыле роговой нарост, на к-ром поселяется масса усоногих ракообразных — китовых вшей. Пластины китового уса выс. до 2,6 м, до 260 пар. Верх. кромка ниж. челюсти волнистая. 3 подвида: бискайский (сев. часть Атлантич. ок.), японский (сев. часть Тихого ок.) и австралийский (Юж. полушарие). Промысел запрещён с 1946. В Красных книгах МСОП и СССР.

Ю́ККА (*Jucca*), род вечнозелёных растений сем. агавовых. Древовидные стебли выс. до 6 (иногда до 12) м способны к вторичному утолщению и достигают диам. до 30 см, нек-рые — бесстебельные, образуют плотные дерновины. Листья мечевидные, жёсткие, дл. часто св. 1 м; скучены на верхушке стебля или в прикорневой розетке. Цветки крупные, белые, колокольчатые, до 300 в верхушеч-

ных метёлках, дл. 0,5—2 м. Опыляются ночными бабочками из рода *Pronuda* (сем. Prodoxidae). Плод — сухая коробочка или сочная ягода, у нек-рых видов съедобный. Ок. 40 видов, на юге Сев. Америки и в Центр. Америке, гл. обр. в засушливых р-нах; мн. виды — непременный элемент кактусово-акациевых саванн. Из листьев Ю. нитчатой (*J. filamentosa*) и др. получают технич. волокно. В СССР на Черноморском побережье Кавказа и Крыма Ю. выращивают как декор. растение.

ЮКСТАГЛОМЕРУЛЯ́РНЫЙ КО́МПЛЕКС (от лат. juxta — рядом, около и новолат. glomerulus, лат. glomus — шарик, клубок), околоклубочковый комплекс, совокупность клеток в области сосудистого полюса почечного клубочка (в месте впадения в него приносящей артериолы), участвующих в регуляции водно-солевого обмена и в гомеостатич. механизмах, регулирующих артериальное давление. Состоит из эпителиоидных, или собственно юкстагломерулярных, клеток, к-рые находятся преим. в стенке приносящей артериолы и образуют манжетку вокруг неё, специализированных клеток «плотного пятна» (mucula densa) дистального канальца и расположенных вне клубочка мезангиальных клеток, заполняющих всё пространство между капиллярами. Эпителиоидные клетки, содержащие многочисл. гранулы, обладают секреторной активностью. Ю. к. функционирует как барорецептор, реагируя на небольшие изменения внутрипочечного кровообращения. При повышении концентрации NaCl в жидкости, находящейся в просвете канальца у macula densa, или уменьшении кровенаполнения приносящей артериолы и снижении её растяжения из гранул выделяется протеолитич. фермент ренин, катализирующий начальный этап образования ангиотензина (см. *Ренин-ангиотензинная система*). Секреторная активность Ю. к. регулируется симпатоадреналовой системой.



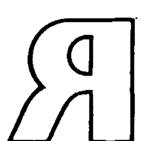
Юкстагломерулярный комплекс: 1 — дистальный каналец; 2 — приносящая и 3 — выносящая артериолы клубочка (стрелками указано направление движения крови); 4 — эпителиоидные (юкстагломерулярные клетки); 5 — мезангиальные клетки («плотное пятно»); 6 — висцеральный и 7 — париетальный листки боуменовой капсулы.

ЮЛА́, лесной жаворонок (*Lullula arborea*), птица сем. жаворонковых. Дл. 15 см, на голове небольшой хохол. Распространена в Европе, Сев.-Зап. Африке и М. Азии; в СССР — к В. до Волги и Каспийского м. Перелётная птица. Селится на лесных полянах и опушках, в сосняках на дюнах. Песня из повторения слогов «юли, юли, юли» (отсюда назв.). См. рис. 1 при ст. *Жаворонковые*.

ЮНГЕРМА́ННИЕВЫЕ МХИ (Jungermanniidae), подкласс печёночных мхов. Известны с юры. Талломные и олиственные, чрезвычайно разнообразные по строению растения. В вегетативных клетках, как правило, по нескольку масляных телец. Эпифитные, напочвенные и наскальные растения, особенно богато представлены в субтропиках и тропиках. 3 порядка. Ок. 50 сем., ок. 250 родов, св. 5000 видов. У представителей порядка метцгериевых (Metzgeriales) таллом одно- или многослойный, недифференцированный (у нек-рых с чешуйками и стеблями с листовидными выростами, напр. у рода пеллия); коробочка дву- или многослойная. Растения порядка гапломитриевых (Haplomitriales) прямостоячие, с трёхрядным листорасположением и коробочками, имеющими однослойные боковые стенки. Наиб. многочисленны (200 родов, ок. 5000 видов) и разнообразны мхи порядка юнгерманниевых (Jungermanniales), для к-рых характерны два ряда цельных или лопастных боковых листьев и более мелкие брюшные листья — т. н. амфигастрии (иногда отсутствуют); стенки коробочки многослойные.

ЮРО́К, вьюрок (*Fringilla montifringilla*), птица рода вьюрков. Дл. в среднем 16 см. Сложением похож на зяблика. Распространён в лесотундре и лесной зоне Евразии. Зимует стаями на Ю. СССР. Населяет леса разл. типа, обычно с преобладанием берёзы. Гнёзда на деревьях, в наруж. стенку гнезда вплетает кусочки бересты.

Ю́РСКИЙ ПЕРИ́ОД, юра (от названия гор Юра, Jura, в Европе), второй период мезозоя. Следует за триасовым, предшествует меловому периоду. Начало по абс. исчислению 190—195±5 млн. лет, конец — 135±5 млн. лет назад, длительность ок. 60 млн. лет. Ю. п. отмечен началом распада Гондваны, формированием Атлантич. ок., довольно активным складкообразованием по периферии Тихого ок., сменой отступания моря (регрессии) на наступание (трансгрессию), к-рое достигло максимума во второй половине периода и сменилось крупной регрессией в его конце. Климат ранней и средней юры — влажный, позже — аридный (в экв. поясе). Из беспозвоночных в морях преобладали разл. аммоноидеи, белемноидеи, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Появились мшанки-хейлостоматы, неправильные морские ежи, новые группы морских лилий. В середине периода вымирают последние териодонты. В океанах широко распространяются золотистые водоросли и динофлагеллаты. Пресмыкающиеся господствуют на суше, в воде и в воздухе: в расцвете динозавры, ихтиозавры, плезиозавры, птерозавры. Существовали древние млекопитающие (триконодонты, пантотерии, многобугорчатые). В конце Ю. появились первоптицы (археоптерикс). Обособляются средиземноморская и бореальная области. Для первой особенно характерны рифообразующие кораллы, рудисты. Широко распространены папоротники и голосеменные (саговниковые, бенеттитовые, птеридоспермы, гингковые, чекановскиевые, кейтониевые и хвойные). Ботанико-геогр. зональность выражена отчётливо. В ряде р-нов шло интенсивное угленакопление. См. *Геохронологическая шкала*. См. табл. 5Б.



Я́БЛОКО (pómum), синкарпный нижний сочный многосемянный плод с тонким кожистым внеплодником, мясистым межплодником (гл. обр. разросшийся гипантий) и хрящеватым внутриплодником (у яблони, груши, рябины, айвы, мушмулы).

Я́БЛОНЯ (*Malus*), род деревьев и кустарников сем. розовых. 25—30 видов, в умеренном поясе Сев. полушария, гл. обр. в Ср. и Вост. Азии; в СССР — ок. 10 видов, в Ср. Азии, на Кавказе, где Я. образует лесо-плодовые массивы. Дикорастущие виды — Я. лесная (*M. silvestris*), Я. Сиверса (*M. siversii*), Я. восточная (*M. orientalis*), Я. ягодная, или сибирка (*M. baccata*),— декоративные, хорошие медоносы, служат подвоем для культурных сортов. Последний вид — самый зимостойкий. В культуре распространён искусственно созданный вид — Я. домашняя (*M. domestica*) — дерево выс. до 20 м или кустарник 0,5—3 м, живёт до 50—80 лет, иногда до 120—150 лет. Известно св. 10 тыс. сортов, полученных в результате естеств. и искусств. гибридизации, спонтанного и искусств. мутагенеза с последующим отбором. См. рис. 10 в табл. 23.

Я́БЛОЧНАЯ КИСЛОТА́, $HOOCCH_2CH(OH)COOH$, дикарбоновая оксикислота. В свободном состоянии широко распространена в растениях: богаты ею плоды (особенно незрелые) яблони, вишни, сливы, рябины и др., листья махорки, вегетативные органы суккулентов. В обмене веществ у животных, р-ний и микроорганизмов участвует в виде солей — малатов, образующихся в *трикарбоновых кислот цикле*, *глиоксилатном цикле*, при глюконеогенезе. Биосинтез малатов идёт разными путями; исходными продуктами могут быть как ацетат, так и триозофосфаты, образующиеся в процессе гликолиза. В результате ферментативных реакций малат может превращаться в оксалоацетат, фумарат, пируват.

ЯВА́НТРОП, нгандонгский, или солойский человек [*Homo* (*Javanthropus*) *soloensis*], ископаемый человек, остатки к-рого (11 неполных черепов и 2 большие берцовые кости) были обнаружены в 1931—33 в верх. плейстоцене о. Ява, близ селения Нгандонг, на берегу р. Соло. Первоначально, в связи с поздним геол. возрастом (60—50 тыс.

лет) и нек-рыми морфологич. особенностями, Я. относили к палеоантропам. Однако впоследствии, учитывая ряд крайне примитивных особенностей черепа (массивные надглазничные валики, малый объём мозгового черепа — 1100 см³ и др.), Я. стали относить к архантропам (к питекантропам). Многочисл. повреждения на черепах нек-рые учёные связывают с существованием среди Я. каннибализма, «охоты за головами» и «культа черепов».

Я́ГОДА (bacca, uva), ценокарпный многосемянный сочный плод с тонким кожистым внеплодником и сочными межи внутриплодником. Встречается в самых разл. семействах (паслёновые, лилейные, виноградовые, брусничные и др.).

ЯГУА́Р (*Panthera onca*), млекопитающее рода больших кошек. Дл. тела до 2 м, хвоста до 75 см. Телосложением похож на тигра; на оранжевом фоне чёрные пятна и кольца, встречаются меланисты. В Юж., Центр. Америке и на Ю. Сев. Америки. Обитает в тропич. и субтропич. лесах, иногда в горах. Может взбираться на деревья. Питается копытными, обезьянами, грызунами. В Красной книге МСОП. См. рис. 9 при ст. *Кошачьи.*

ЯГУАРУ́НДИ (*Felis yagouarundi*), млекопитающее рода кошек. Дл. тела 55—67 (редко 80) см, хвоста до 60 см. Тело вытянутое, гибкое, конечности относительно короткие. Шерсть короткая. Окраска однотонная, от рыжей до дымчато-серой; новорождённые — пятнистые. На Ю. Сев. Америки, в Центр. и Юж. Америке. Обитает в лесах и кустарниках. Питается мелкими позвоночными.

Я́ДЕРНАЯ ОБОЛО́ЧКА, кариолемма (karyolemma), структура, отграничивающая ядро клеток эукариот от цитоплазмы. Состоит из 2 параллельных липопротеидных мембран толщ. 7—8 нм каждая, между ними — перинуклеарное пространство. Я. о. пронизана порами диам. 60—100 нм, на краях к-рых наруж. мембрана Я. о. переходит во внутреннюю. Число пор от единиц до 200 на 1 мкм² поверхности ядра. Каждая пора по краю несёт кольцо плотного вещества (аннулус), а в её просвете обычно имеется центр. элемент диам. 15—20 нм, соединённый с аннулусом радиальными фибриллами; эти структуры составляют поровый комплекс, к-рый регулирует прохождение макромолекул (белков, рибонуклеопротеидов и др.) через поры. Наруж. мембрана местами может временно переходить в мембраны эндоплазматич. сети, обычно она несёт рибосомы, внутренняя — часто подостлана изнутри слоем волокнистого вещества (ядерная пластинка, или ламина). См. рис. при ст. *Ядро.*

Я́ДЕРНО-ЦИТОПЛАЗМАТИ́ЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕ́ЙСТВИЕ, процессы взаимодействия ядра и цитоплазмы, обеспечивающие морфолого-функц. единство клетки. Под действием входящих из цитоплазмы в ядро регуляторов активности генов (обычно белков) происходит активация или же инактивация транскрипции тех или иных ядерных генов. В ядро поступают также предшественники и ферменты, необходимые для репликации ДНК, синтеза РНК, а также белки, входящие в состав хроматина, ядрышек и др. структур ядра. У простейших и нек-рых низших растений перед митозом в ядро поступают тубулины — белки, из к-рых строятся микротрубочки митотич. веретена. Из ядра в цитоплазму, вероятно, через поры, выходят продукты генной активности — разл. формы РНК и РНП, к-рые в дальнейшем обеспечивают синтез белка в цитоплазме и определяют его специфичность. Т. о., ядро управляет всеми белковыми синтезами и через них физиол. и морфологич. процессами в клетке, а цитоплазма регулирует (по принципу обратной связи) активность генетич. аппарата ядра и снабжает его материалами и энергией. В более широком смысле слова к Я.-ц. в. относятся также взаимодействия геномов ядра и митохондрий, ядра и пластид (межгеномные взаимодействия). Осн. метод изучения Я.-ц. в. — получение ядерно-цитоплазматич. гибридов путём пересадки ядер или слияния клеток.

ЯДОВИ́ТЫЕ ЖЕ́ЛЕЗЫ, специализиров. железы животных, вырабатывающие яд. У мн. животных связаны с ранящим аппаратом (т. н. вооружённые Я. ж.). Среди турбеллярий Acoela и Polycladida обладают многоклеточными Я. ж., наз. грушевидными органами. У немертин ядовитый секрет выделяет железистый эпителий заднего отдела хобота, функционально связанный с защитными частями хобота. У брюхоногих моллюсков *Terebra* и *Conus* Я. ж. открываются в каналы ядовитых зубов. Задняя пара слюнных желёз осьминогов выделяет ядовитый секрет, убивающий добычу. Среди членистоногих парные многоклеточные Я. ж. имеют скорпионы, пауки, губоногие и насекомые. Отверстия этих желёз расположены у скорпионов на вершине острого жала на заднем конце тела, у пауков — на остриях хелицер, у губоногих — на концах ногочелюстей, у насекомых — на разных придатках тела, напр. на кончике жала у жалящих перепончатокрылых.

Среди позвоночных Я. ж. имеются у представителей круглоротых, рыб, земноводных, пресмыкающихся и однопроходных млекопитающих. У мор. миног есть кожные Я. ж. У мурены Я. ж. находятся в нёбе и связаны с зубами, у скорпен Я. ж. соединены с шипами на плавниках, у мор. дракончиков — с шипами на плавниках и жаберных крышках. У саламандр, тритонов, лягушек, жаб Я. ж. расположены в разл. участках кожи (т. н. зернистые железы); у лягушек и жаб их особенно много в височной, спиннобоковой, шейной и плечевой складках кожи (у жаб наиб. крупные околоушные Я. ж.— паротиды — расположены за глазами, на верхней стороне головы). При раздражении этих животных яд выбрасывается на поверхность кожи в виде тончайших струек. У 250 видов змей и у ящериц ядозубов Я. ж. развились из слюнных желёз и связаны с т. н. ядовитыми зубами, имеющими бороздки или каналы, по к-рым яд вводится в тело жертвы при укусе или уколе. Ядовитый аппарат наиб. сильно развит у гадюковых, у к-рых ядовитые зубы при открывании рта направляются вперёд. У самцов однопроходных имеется крупная Я. ж. на задних конечностях (у утконоса в бедренной области, у ехидны — в коленной); её выводной проток пронизывает роговую шпору, выходящую на поверхность кожи в области пятки. Я. ж. позвоночных появились на ранних стадиях эволюции, и, по-видимому, существовали у предков земноводных — нек-рых кистепёрых рыб. Приобретение ядовитого аппарата позволило повысить эффективность охоты и защиты от врагов.

● См. *лит.* при ст. *Ядовитые животные.*

ЯДОВИ́ТЫЕ ЖИВО́ТНЫЕ, содержат в организме постоянно или периодически вещества, токсичные для особей др. видов. Всего существует ок. 5 тыс. видов Я. ж., в СССР — ок. 1500 видов. Из Я. ж. наиб. изучены змеи, скорпионы, пауки, жуки-нарывники и нек-рые другие. Одни Я. ж. имеют особые железы, вырабатывающие яд, другие содержат токсич. вещества в тех или иных тканях тела. Вооружённым Я. ж. яд служит для защиты и для нападения. Они имеют ранящий аппарат; у кишечнополостных (гидры, актинии, медузы) — стрекательные клетки, у ряда членистоногих (скорпионов, пчёл, ос) — многоклеточные кожные железы, связанные с жалом; у рыб — такие же железы, соединённые с шипами на плавниках (напр., скорпеновые) и жаберных крышках (мор. дракончики). Чувствительность разных животных к одному и тому же яду различна (одно и то же кол-во яда гремучей змеи смертельно для 24 собак, 60 лошадей, 600 кроликов, 800 крыс, 2000 мор. свинок, 300 000 голубей). Различна также чувствительность вида к ядам разных животных, напр. свиньи малочувствительны к яду гремучей змеи, ежи — к яду гадюки, грызуны, обитающие в пустынях,— к яду скорпионов. Нек-рые птицы (аисты, вороны, кондоры, птицы секретари) поедают ядовитых змей; неядовитая змея муссурана — ядовитых змей, куры — каракурта, а сам каракурт — шпанских мушек. Человек и животные могут стать невосприимчивы к яду, к-рый длит. время в небольших дозах вводился в их организм (т. н. митридатизм). Малые дозы змеиного яда, пчелиного яда и нек-рых других используют в леч. целях.

● Пигулевский С. В., Ядовитые животные. Токсикология позвоночных, Л., 1966; его же, Ядовитые животные. Токсикология беспозвоночных, Л., 1975; Талызин Ф. Ф., Ядовитые животные суши и моря, М., 1970; Орлов Б. Н., Гелашвили Д. Б., Зоотоксинология (ядовитые животные и их яды), М., 1985; Caras R. A., Venomous animals of the world, Englewood Cliffs, 1974; Arthropod venoms, B.— [a. o.], 1978.

ЯДОЗУ́БЫ (Helodermatidae), семейство ящериц. Туловище вальковатое, плотное, дл. до 80 см. Покрыто крупной бугорчатой чешуёй. Хвост короткий, толстый. Веки подвижные, теменной глаз отсутствует. Зубы длинные, с бороздками, проводящими яд. 1 род (*Heloderma*), 2 вида с неск. подвидами: жилатье (*H. suspectum*) и эскорпион (*H. horridum*). Распространены в юж. части Сев. Америки, на сухих каменистых предгорьях и в полупустынях. Ведут сумеречный и ночной образ жизни. Питаются насекомыми, ящерицами, змеями, грызунами, птенцами и яйцами птиц и пресмыкающихся. Яйцекладущие. В кладке 3—12 яиц. Укусы Я. болезненны, иногда смертельны. Оба вида в Красной книге МСОП.

ЯДРО́ (nucleus), обязательная часть клетки у мн. одноклеточных и всех многоклеточных организмов. По наличию или отсутствию в клетках оформленного Я. все организмы делят соответственно на эукариот и прокариот. Осн. отличия заключаются в степени обособления генетич. материала (ДНК) от цитоплазмы и в образовании у эукариот сложных ДНК-содержащих структур — хромосом. Путём реализации заключённой в генах наследств. информации Я. управляет белковыми синтезами, физиол. и морфологич. процессами в клетке. Функции Я. осуществляются в тесном взаимодействии с цитоплазмой (см. *Ядерно-цитоплазматическое взаимодействие*).

Я. впервые наблюдал Я. Пуркине (1825) в яйцеклетке курицы, в растит. клетках Я. описал Р. Броун (1831—33), в животных — Т. Шванн (1838—39). Большинство клеток эукариот имеет одно Я., обычно сферическое или эллипсоидное, реже неправильной формы (лопастное и т. п.). Размеры от 1 мкм (у нек-рых

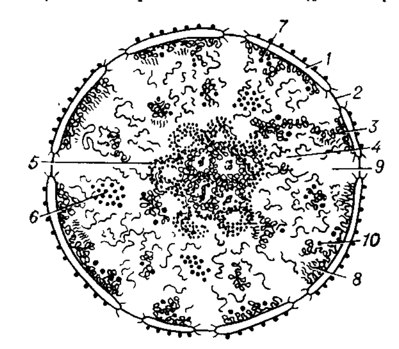


Схема ультраструктурной организации интерфазного ядра: *1* — ядерная мембрана с порами *(2)*; *3* — плотный хроматин; *4* — рыхлый хроматин; *5* — ядрышко; *6* — интерхроматиновые гранулы; *7* — перихроматиновые гранулы; *8* — перихроматиновые фибриллы; *9* — кариоплазма.

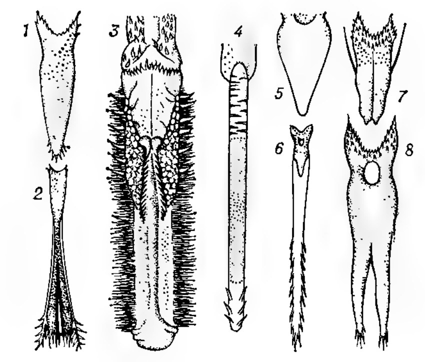
простейших) до 1 мм (в яйцах нек-рых рыб и земноводных). Нередки двуядерные и многоядерные клетки (напр., поперечнополосатые мышечные волокна). У инфузорий одновременно имеются Я. двух типов — макронуклеусы и микронуклеусы. Встречаются Я., содержащие гигантские политенные хромосомы (см. *Политения*), напр. в клетках слюнных желёз двукрылых насекомых, а также Я., в к-рых произошло дву- или многократное увеличение числа наборов хромосом (см. *Полиплоидия*).

Я. окружено 2-мембранной ядерной оболочкой, пронизанной порами, на краях к-рых наруж. мембрана переходит во внутреннюю. Содержимое интерфазного (неделящегося) Я. составляют кариоплазма и погружённые в неё оформленные элементы — хроматин, ядрышки, а также синтезируемые в Я. структуры: перихроматиновые фибриллы (толщ. 3—5 нм), перихроматиновые гранулы (диам. 40—50 нм), интерхроматиновые гранулы (20—25 нм) и у амёб — штопорообразные «ядерные спирали» (30—35 нм × 300 нм). Нек-рые из этих структур могут выходить из Я. в цитоплазму и, вероятно, содержат информац. РНК во временно неактивной форме. При делении Я. весь хроматин конденсируется в хромосомы. Осн. способ деления Я.— митоз. Однако Я. немногих клеток, особенно полиплоидные, могут делиться простой перешнуровкой и не только на 2, но и на много частей, а также почковаться; при этом могут разделяться целые хромосомные наборы (т. н. сегрегация геномов). В последнем случае обнаружены признаки скрытого митоза. Почкование и неравномерное деление Я. предваряют его разрушение. Большое значение для исследований в области биологии развития имеют метод пересадки Я. (в частности, из соматич. клеток в яйцевые, из соматических в соматические, а также из клетки в клетку — часто разных штаммов — у простейших) и метод слияния Я. разных соматич. клеток (соматич. гибридизация).

● Ченцов Ю. С., Поляков В. Ю., Ультраструктура клеточного ядра, М., 1974; Райков И. Б., Ядро простейших, Л., 1978; Busch H. (ed.), The cell nucleus, v. 1—12, N. Y., 1974—82.

ЯДРЫШКО, нуклеола (nucleolus), плотное тельце внутри ядра большинства клеток эукариот. Состоит из рибонуклеопротеидов (РНП) — предшественников рибосом. Обычно в ядре имеется одно Я., реже несколько или много (напр., в ядрах растущих яйцеклеток рыб). Я. формируется на определ. локусах хромосом (ядрышковых организаторах), где находятся серии генов, кодирующих рибосомную РНК (рРНК). Реже (особенно в яйцеклетках, а также в макронуклеусах инфузорий) Я. образуется на внехромосомных копиях ядрышкового организатора. Я. состоит из зоны внутриядрышкового хроматина, зоны фибрилл РНП толщ. 5—10 нм (содержащих вновь синтезиров. молекулы прерибосомной РНК с константой седиментации 45 S) и зоны гранул диам. 10—20 нм (обычно на периферии) — предшественников больших и малых субъединиц рибосом, соответственно содержащих молекулы рРНК с константами седиментации 28 S и 18 S. Прерибосомные гранулы отделяются от Я. и мигрируют в цитоплазму, где и происходит сборка рибосом. На светомикроскопич. уровне фибриллярная зона Я. описывается как аморфная часть, а гранулярная — как нуклеолонема (сетчатая гетерогенная часть). При митозе Я. обычно распадается, а по окончании его формируется заново.

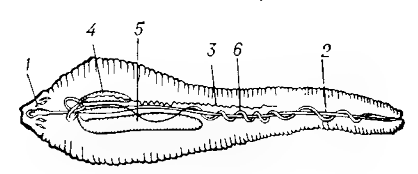
ЯЗЫК (lingua, glossa), вырост дна ротовой полости у позвоночных животных, выполняющий функции транспортиров-



Разнообразие форм языка у птиц: *1* — дрозд; *2* — медосос; *3* — крохаль; *4* — дятел; *5* — белый аист; *6* — тукан; *7* — пустельга; *8* — кедровка.

ки и вкусового анализа пищи. Я. рыб, за исключением двоякодышащих, не имеет мускулатуры и движется совместно с подъязычно-жаберным скелетом. У земноводных впервые появляются мышцы Я., а на его верхней стороне (спинке) — слизистые железы и вкусовые сосочки. Я. земноводных, в отличие от Я. всех др. позвоночных, прикреплён к дну рта передним концом. Связь Я. с подъязычным скелетом сохраняется у пресмыкающихся и птиц, хотя у многих из этих животных он очень подвижен и может, как у земноводных, служить для ловли добычи (напр., хамелеоны, дятлы и др.) или для химич. анализа окружающей среды (ящерицы, змеи). Форма Я. птиц очень разнообразна и соответствует особенностям их питания. Движения Я. млекопитающих в результате редукции подъязычной кости и усложнения мускулатуры становятся более дифференцированными, что позволило этому органу у человека стать и органом речи.

ЯЗЫЧКО́ВЫЕ, лингватулиды (Linguatulida), пятиустки (Pentastomida), класс (по др. системе — тип) паразитич. беспозвоночных, положение к-рого в системе животных неясно. Наиб. близки к членистоногим, а именно — к



Пятиустка *Linguatula serrata* **(самка):** *1* — крючья; *2* — кишка; *3* — яичник; *4*, *5* — семяприёмники; *6* — матка.

подтипу хелицеровых, куда их иногда и включают как добавочный класс. Св. 70 видов, распространены преим. в тропиках. В СССР найдены 1—2 вида, но, по существу, фауна Я. не изучена. Тело дл. от 7 мм до 14 см, червеобразное, часто языковидное; на брюшной стороне короткого нерасчленённого переднего отдела — ротовое отверстие, по бокам к-рого 2 пары крючьев; на конце длинного, членистого заднего отдела — порошица. Под кожей, покрытой кутикулой,— кожно-мускульный мешок. Брюшная нервная цепочка у большинства Я. сконцентрирована в подглоточную ганглиозную массу. Кишечник трубчатый. Органы дыхания и кровообращения отсутствуют. Я. раздельнополы. Взрослые паразитируют в дыхат. путях и лёгких пресмыкающихся и млекопитающих, вызывая заболевание — лингватулёз. Яйца, проглоченные промежут. хозяином (также позвоночным), развиваются в личинок, к-рые затем превращаются в нимф. Последних проглатывает окончат. хозяин, в к-ром развиваются взрослые пятиустки.

ЯЗЬ (*Leuciscus idus*), пресноводная рыба рода ельцов. Дл. ок. 70 см, масса до 8 кг. Анальный и брюшные плавники малиновые. Радужина глаз, в отличие от плотвы, зеленоватая. Обитает в реках и водохранилищах Евразии; в СССР — в Европ. части и в Сибири (до Лены). Половая зрелость на 4—6-м году. Нерест в апреле — мае, на перекатах рек. Плодовитость 39—114 тыс. икринок. Питается личинками насекомых, моллюсками и растениями. Объект промысла и спорт. лова. Одомашненная декор. форма Я.— орфа — разводится в прудах.

ЯИЧНИКИ (ovaria), женские половые железы смешанной секреции, в к-рых образуются и созревают половые клетки — яйца. Как правило, у двустороннесимметричных животных Я. представлены одной или неск. парами (у животных с сегментиров. телом могут быть во мн. сегментах). Однако у нек-рых форм Я. непарный (напр., у брюхоногих моллюсков и птиц один из Я. редуцируется; у круглоротых, рыб и нек-рых членистоногих в процессе индивидуального развития два Я. сливаются в один). Я. образуются в эктодерме или эндодерме (кишечнополостные) и в мезодерме (остальные животные). У губок, гидроидных и низших турбеллярий Я. представляют собой лишь временное скопление половых клеток; начиная с кишечнополостных и плоских червей они становятся обособленными органами. В мешкообразных Я. низших червей, иглокожих, членистоногих, моллюсков и бесчерепных яйца образуются во внутр. эпителиальной

выстилке органа, выпадают в полость Я. и выводятся наружу по его выводным каналам. У позвоночных Я.— плотные соединительнотканные тела, внутрь к-рых вросли тяжи зачатковых эпителиальных клеток коркового слоя, покрывающих Я. снаружи. Тяжи зачатковых клеток распадаются на округлые фолликулы; они содержат одно или неск. яиц, окружённых т. н. фолликулярными клетками, к-рые участвуют в питании яйца, образовании эстрадиола, а нередко и яйцевых оболочек. Созревающий фолликул (граафов пузырёк) лопается, освобождая яйцо, к-рое через яйцевод (где может произойти оплодотворение) попадает в матку. На месте лопнувшего фолликула на поверхности яичника развивается жёлтое тело. Форма и размеры Я. у позвоночных варьируют в зависимости от числа и величины одновременно созревающих яиц (напр., в Я. сельди до 47 000, у нек-рых жаб до 25 000 яиц). Между большими гроздевидными Я. рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и клоачных млекопитающих, содержащими крупные, богатые желтком яйца, и небольшими Я. плацентарных млекопитающих существуют разнообразные переходы. У рыб, земноводных и птиц в период размножения Я. могут заполнять почти всю полость тела. У млекопитающих паренхима Я. разделяется на периферич. корковое вещество, в к-ром находятся яйцевые фолликулы и жёлтые тела на разных стадиях развития, и на центр. мозговое вещество, содержащее сосуды и нервы.

У человека Я. располагаются в полости малого таза (у боковых его стенок), по обе стороны от матки, каждый на заднем листке широкой маточной связки. Дл. Я. 3—4 см, шир. 2—2,5 см, масса 6—7 г. С наступлением половой зрелости в Я. женщин созревает 1 яйцевая клетка в месяц, а за весь детородный период образуется ок. 400—450 яиц. Примерно $^1/_{100}$ часть всех фолликулов Я. развивается (за 12—14 сут) до стадии граафова пузырька и жёлтого тела. Помимо яиц в Я. образуются половые гормоны — преим. эстрогены и прогестерон. Деятельность Я. регулируется гипоталамо-гипофизарной системой. См. также *Половой цикл*.

ЯЙЦЕВО́Д (oviductus), у самок животных проток (обычно парный), служащий в осн. для выведения зрелых яиц (яйцеклеток), образующихся в яичнике. Я. может быть непосредств. продолжением яичника (напр., у круглых червей, членистоногих, иглокожих) или полностью изолированным от него и открываться одним концом во вторичную полость тела, а другим — в клоаку (у большинства позвоночных) или наружу. У кольчатых червей Я. служат половые воронки (целомодукты), а у большинства позвоночных — мюллеровы каналы. У большинства костистых рыб Я. срастаются с яичниками.

Продвижение яйца по Я. происходит за счёт сокращения его мускульных стенок или благодаря биению ресничек мерцательного эпителия. Обычно в Я. яйца одеваются т. н. третичными *яйцевыми оболочками*. Обволакивающие вещества выделяет стенка всего Я., иногда определённые её участки. У позвоночных расширенный отдел Я. наз. маткой. Подходящие к матке части Я., в к-рых происходит оплодотворение яиц, у млекопитающих наз. маточными трубами. У организмов с внутр. оплодотворением (если Я. при этом открывается наружу) конечный отдел Я. образует влагалище.

ЯЙЦЕВО́Й ЗУБ, передний зуб на одной из предчелюстных костей у зародышей ящериц и змей; служит для прорывания яйцевых оболочек и скорлупы при вылуплении. У гекконов он парный. У живородящих обычно редуцирован. Я. з. наз. также выполняющий ту же функцию твёрдый роговой бугорок на переднем конце челюсти у зародышей гаттерии, черепах, крокодилов и птиц, отпадающий после вылупления.

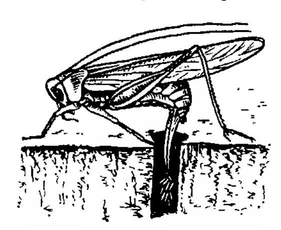
ЯЙЦЕВЫ́Е ОБОЛО́ЧКИ, защитные образования, окружающие яйца почти у всех животных. По происхождению различают 3 типа Я. о. Первичная, или желточная, вырабатывается самим яйцом. Часто она бывает тонкой, прозрачной, однослойной. У большинства позвоночных наз. zona radiata (т. к. пронизана радиальными канальцами), у млекопитающих её наз. блестящей оболочкой, или zona pellucida. Вторичная оболочка, или хорион, выделяется клетками фолликулярного эпителия или формируется путём их преобразования. Большой прочности достигает у насекомых и др. членистоногих. Третичные оболочки секретируются клетками полового тракта самки. К ним относятся студенистые Я. о. иглокожих, моллюсков, рыб и земноводных, а также белковые оболочки и одевающая их снаружи прочная скорлупа у головоногих моллюсков, акул, пресмыкающихся и птиц. Помимо защитной функции у мн. животных Я. о. служат для прикрепления яиц к субстрату. См. рис. при ст. *Яйцо*.

ЯЙЦЕЕ́ДЫ, наездники-яйцееды, группа паразитич. перепончатокрылых. Принадлежат гл. обр. к 2 надсем.— хальцидам и проктотрупоидным наездникам. Мелкие формы (до 1 мм). Личинки Я. развиваются внутри яиц др. насекомым (чаще из одного яйца вылетает один паразит, иногда несколько). Яйца заражаются в начале их развития, причём личинка паразита способна воспрепятствовать развитию эмбриона хозяина путём активных движений тела, снабжённого длинными щетинками. Для нек-рых Я. характерны т. н. мешковидные неподвижные личинки. Я. (трихограммы, теленомусы) используются в биол. борьбе с насекомыми-вредителями. Иногда Я. наз. не только перепончатокрылых, но и др. насекомых-энтомофагов, к-рые хищничают на скученных яйцекладках — в ложных коконах пауков, кубышках саранчовых и т. п.

ЯЙЦЕЖИВОРОЖДЕ́НИЕ, способ воспроизведения потомства животными, при к-ром зародыш развивается в теле матери и часто освобождается от яйцевых оболочек до откладки яйца. При Я. зародыш не получает дополнит. питат. веществ от матери. Я. свойственно: из беспозвоночных, напр. партеногенетич. тлям, тамазовым клещам, трихине, а из позвоночных — ряду рыб и пресмыкающихся (мн. ящерицы, обыкновенная гадюка, мор. змеи, нек-рые ужи). Ср. *Живорождение, Яйцерождение*.

ЯЙЦЕКЛА́Д (ovipositor), наруж. половой орган для откладки яиц у самок мн. насекомых и нек-рых рыб. Я. насекомых — видоизменённые конечности 8-го и 9-го сегментов брюшка; состоит из 3 пар створок, между основаниями к-рых расположено половое отверстие.

Створки Я. проникают в субстрат и между ними при откладывании скользит яйцо. У саранчовых в связи с откладкой яиц в почву в кубышках Я. короткий и представляет собой копательный аппарат. У стрекоз, клопов, цикад и пилильщиков Я. служит для откладки яиц в ткани растений. Наездники и др. перепончатокрылые длинным и острым Я. вводят яйца в тело др. насекомых. Я. ряда перепончатокрылых (пчёлы, осы, шмели) превратился в жало. Я. рыбы-горчака — видоизменённый мочеполовой сосочек, удлиняющийся в период нереста.



Самка кузнечика, откладывающая яйца в почву.

ЯЙЦЕРОЖДЕ́НИЕ, способ воспроизведения потомства животными, при к-ром развитие зародыша происходит вне тела самки, во внеш. среде, под защитой яйцевых оболочек. Я. характерно для большинства представителей беспозвоночных, а также круглоротых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и однопроходных млекопитающих. Ср. *Живорождение, Яйцеживорождение*.

ЯЙЦО́ (ovum), женская половая клетка, из к-рой в результате оплодотворения или путём партеногенеза развивается новый организм. У животных Я., или яйцеклетка,— высокоспециализиров. клетка, содержащая питат. вещества, необходимые для развития зародыша. У млекопитающих открыта в 1827 К. М. Бэром. Как правило, Я. одето яйцевыми оболочками. Формирование Я. (*оогенез*) обычно происходит в яичниках. У большинства видов животных Я. имеют округлую или овальную форму, реже, напр. у насекомых, удлинённую. Иногда (у губок, нек-рых кишечнополостных) Я. не имеют определ. формы и способны к амёбоидным движениям, у остальных животных зрелые Я. неподвижны. Размеры Я. варьируют в зависимости от кол-ва желтка в цитоплазме. Так, лишённые желточных включений Я. нек-рых паразитич. перепончатокрылых очень малы (6×10 мкм). Диаметр бедных желтком Я. плацентарных млекопитающих (без оболочки) от 50 мкм (полёвка) до 180 мкм (овца), Я. человека 89—91 мкм; сходные размеры имеют Я. мн. беспозвоночных. При накоплении боль-

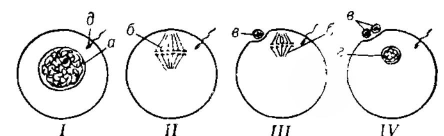
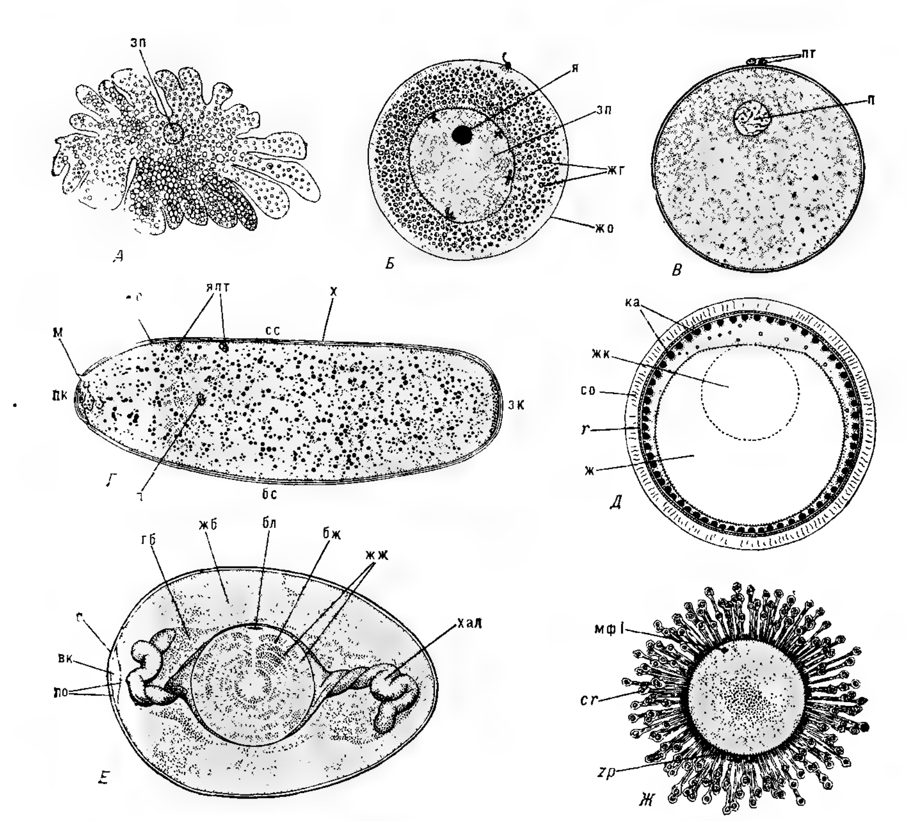


Схема типов строения ядра у яиц разных групп животных, различающихся по стадии, на к-рой сперматозоид проникает в яйцо и блокируется мейоз: *I* — профаза (губки, мн. черви и моллюски, среди млекопитающих — лисица, собака и лошадь); *II* — метафаза 1-го деления мейоза (нек-рые черви и моллюски, мн. насекомые, асцидии); *III* — метафаза 2-го деления мейоза (нек-рые ракообразные, почти все позвоночные, включая человека); *IV* — завершение мейоза до оплодотворения (кишечнополостные, морские ежи и морские лилии); *а* — ядро (зародышевый пузырёк); *б* — ядро, представленное анастральным веретеном деления; *в* — полярные тельца; *г* — сформированный женский пронуклеус; *д* — сперматозоид.



Строение яиц: *А* — гидры, *Б* — кольчатого червя из рода *Urechis*, *В* — морского ежа, *Г* — дрозофилы (яйцо вскоре после оплодотворения), *Д* — окуня, *Е* — курицы, *Ж* — человека (яйцо непосредственно перед овуляцией); бс — брюшная сторона будущего зародыша, бж — белый желток, бл — бластодиск, вк — воздушная камера, гб — густой белок, ж — желток, жб — жидкий белок, жг — желточные гранулы, жж — жёлтый желток, жк — жировая капля, жо — желточная оболочка, зк — задний конец будущего зародыша, зп — зародышевый пузырёк (ядро яйца), ка — кортикальные альвеолы, м — микропиле, мфI — митотическая фигура первого деления созревания, п — пронуклеус, пк — передний конец будущего зародыша, по — подскорлупковые оболочки, пт — полярные тельца, с — скорлупа, со — студенистая оболочка, сс — спинная сторона будущего зародыша, я — ядрышко, ялт — ядра полярных телец, х — хорион, хал — халаза, *cr* — corona radiata, *zp* — zona pellucida, *zr* — zona radiata.

ших запасов желтка Я. могут достигать у нек-рых моллюсков, иглокожих, ракообразных в диам. 1,4 мм, у однопроходных млекопитающих — 3,5—4,3 мм, у лососёвых рыб — 6—9 мм, у мор. сомиков, вынашивающих Я. в ротовой полости,— 17—21 мм, у акулообразных — 50—70 мм; диам. Я. (без белковой оболочки) у курицы св. 30 мм, у страуса — 80 мм (дл. в скорлупе 155 мм, масса ок. 1,4 кг). Величина Я. не зависит от размеров тела животного, но обычно связана обратной корреляцией с плодовитостью, причём животные, охраняющие потомство (напр., птицы), откладывают, как правило, немного крупных Я.; у рыб, не проявляющих заботы о потомстве, число Я. достигает многих тысяч и иногда неск. миллионов (у трески до 10 млн. Я. диам. менее 2 мм). Такой корреляции нет у животных, зародыши к-рых развиваются в тесной зависимости от материнского организма (плацентарные млекопитающие) — они производят одновременно небольшое число мелких Я. Строение Я. полярно: в направлении от анимального полюса Я., на к-ром в процессе мейоза выделяются полярные тельца, к противоположному — вегетативному полюсу — концентрация желточных включений возрастает. В цитоплазме Я. отд. участки обладают разл. морфогенетич. потенциями (см. *Сегрегация* ооплазматическая), что наиб. ярко выражено в мозаичных Я. (моллюсков, кольчатых червей и др.); у др. животных (иглокожих, нек-рых позвоночных и др.) Я. регуляционные, их организация более лабильна (см. *Регуляции*). Полупроницаемая плазматич. мембрана Я. обладает сократимостью. Внеш. (кортикальный) слой цитоплазмы образует микроворсинки, у большинства животных в нём заключены кортикальные тельца, содержимое к-рых при активации Я. выделяется из цитоплазмы (см. *Кортикальная реакция*). Недалеко от поверхности располагаются пигментные гранулы. Строение ядра в Я. у разных животных зависит от того, на какой стадии у них блокируется процесс мейоза. Цитоплазма Я. содержит митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматич. сеть и рибосомы; клеточный центр к концу оогенеза обычно исчезает и после оплодотворения формируется заново.

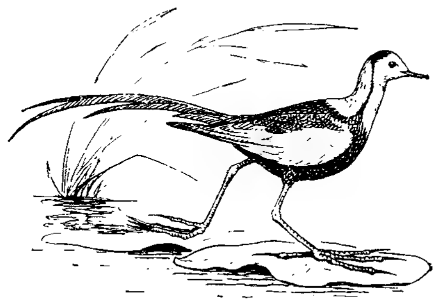
Выделяют разные типы Я. в зависимости от кол-ва желтка в их цитоплазме (алецитальные, олиголецитальные, мезолецитальные, полилецитальные), его распределения (гомоили изолецитальные, телолецитальные, центролецитальные) и типа дробления (голобластические, меробластические). Я. растений чаще наз. яйцеклеткой.

● Austin C. R., The mammalian egg, Springfield, 1961.

ЯК (*Bos mutus*), млекопитающее рода быков. Часто выделяют в род *Poephagus*. Выс. до 1,9 м, масса до 1 т; в области холки — горб. Окраска чёрная или тёмно-бурая. Волосяной покров густой, с большим кол-вом пуха. Низ туловища и хвост покрыты длинными волосами — бахромой, образующей подстилку, когда Я. лежит на снегу. Открыт и описан Н. М. Пржевальским. Сохранился только в Тибете, в историч. время, по-видимому, встречался на Алтае и в Саянах. Обитает на плоскогорьях. Гон в сентябре — октябре. В июне — июле родится 1 телёнок. Одомашнен. Домашний Я. (*B. m. grunnieus*) существенно мельче дикого, окраска разнообразна — от чёрной и пёстрой до белой; разводят Я. в высокогорных р-нах (в СССР — на Памире, в Киргизии, на Алтае, в Туве, завезены в Якутию), используют молоко, мясо, шерсть. Выносливое вьючное животное. Скрещивается с кр. рог. скотом, гибриды наз. хайнаками (Тува, Бурятия, МНР) и сарлыками. В Красной книге МСОП. См. рис. 27 при ст. *Полорогие*.

ЯКАМА́РОВЫЕ, блестянковые (Galbulidae), семейство дятлообразных, наиб. примитивное н отряде. Дл. 12—29 см. Внешне напоминают колибри. Клюв тонкий, длинный; ноги короткие. Спинная сторона с металлич. зелёным отливом или чёрная. 5 родов с 16 видами, от Юж. Мексики до Юж. Бразилии, в осн. в тропич. лесах. Гнездятся в норах или древесных гнёздах термитов. В кладке 2—4 яйца. В отличие от остальных дятлообразных, птенцы не голые, а покрыты пухом. Питаются насекомыми.

ЯКА́НЫ (Jacanae), подотряд ржанкообразных; иногда считается семейством подотр. куликов. Филогенетически обособились в отряде очень рано. Дл. 16,5—53 см. Крылья широкие, с роговой шпорой на сгибе. Пальцы и когти очень тонкие, длинные — Я. легко бегают по листьям водных растений. Единств. сем. (Jacanidae), 6 родов, 7 видов, в тропиках и субтропиках Америки, Африки, Азии и Австралии. В СССР близ Владивостока добыт залётный водяной фазанчик



Водяной фазанчик.

(*Hydrophasianus chirurgus*). Я. селятся на заросших водоёмах. Гнёзда строят на плавающих растениях. Полиандры — самки спариваются с неск. самцами; в сезон 7—10 кладок по 3—6 яиц, чаще 4. Насиживают яйца и водят птенцов обычно самцы. Питаются побегами, семенами, насекомыми.

ЯКОБСО́НОВ О́РГАН (по имени Л. Якобсона), вомероназальный, или сошниково-носовой, орган (organum vomeronasale), обособленный отдел органов обоняния у наземных позвоночных. Имеется у большин-

ства земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих. Я. о. нет у крокодилов и птиц. Рудиментарен или отсутствует у ластоногих, нек-рых рукокрылых, узконосых обезьян и человека. В виде эмбрионального зачатка Я. о. есть у всех наземных позвоночных. Функция Я. о. окончательно не установлена. Полагают, что он приспособлен к восприятию запахов пищи, а у млекопитающих и половых феромонов. Парный Я. о. млекопитающих находится в основании носовой перегородки в виде 2 тонких трубок, передний конец к-рых открывается в нёбно-носовой канал или в носовую полость. Размеры Я. о. различны (напр., у быка 8—9 см, у буйвола 17 см). Полость Я. о. выстлана чувствит. эпителием, аксоны рецепторных (микровиллярных) клеток к-рого образуют особую ветвь обонятельного нерва, т. н. собств. вомероназальный нерв, идущий не в основную, а в добавочную обонятельную луковицу.

ЯКОРЦЫ (*Tribulus*), род растений сем. парнолистниковых порядка рутовых. Одно- или многолетние травы, редко полукустарники, обычно с простёртым стеблем. Листья обычно супротивные, перистосложные. Цветки обоеполые, правильные, мелкие, б. ч. жёлтые, пазушные, одиночные. Плод дробный, распадающийся на 5 плодиков с шипами. Ок. 20 видов, в Средиземноморье, в умеренных и отчасти субтропич. поясах Азии, в Юж. Африке и Америке; в СССР — 2 вида. Я. стелющиеся, или наземные (*T. terrestris*), растут в юж. р-нах СССР на песках, пустырях, около дорог, в посевах, на пастбищах. Плоды нередко ранят ноги животных, засоряют шерсть у овец. Разносятся животными и транспортом на значит. расстояния, что привело к распространению Я. по всем континентам.

ЯЛАПА, и п о м е я с л а б и т е л ь н а я (*Ipomoea purga*), травянистое многолетнее вьющееся растение рода ипомея сем. вьюнковых (часто относят к роду экзогониум — *Exogonium* — того же семейства). Растёт в Мексике, культивируется в Центр. Америке, Вест-Индии, Индии и в др. странах. Клубневидные корни Я.— источник лекарств. смолы.

ЯМКОГОЛОВЫЕ (Crotalidae), семейство ядовитых змей. Известны с плиоцена. Дл. до 3,6 м (напр., бушмейстер — *Lachesis mutus*). По сторонам головы (между ноздрёй и глазом) 2 термочувствит. лицевые ямки, позволяющие чувствовать на расстоянии даже небольшое теплокровное животное. У нек-рых Я. (гремучие змеи) на конце хвоста — погремушка из налегающих друг на друга роговых чехликов, число к-рых после каждой линьки нарастает. 6 родов, ок. 120 видов, в Сев. и Юж. Америке (4 рода) и в Азии (щитоморднички и род *Trimeresurus*); в СССР — 4 вида щитомордников. Я. ведут наземный, древесный или околоводный образ жизни. Питаются мелкими позвоночными. Яйцеживородящие. Нек-рые виды добываются ради кожи и мяса. Яд применяется в медицине. 2 вида Я. с неск. подвидами в Красной книге МСОП. См. рис. 17, 18 в табл. 43.

ЯМС, группа видов (св. 30) растений рода диоскорея. Возделываются в тропиках и субтропиках ради клубней, представляющих собой утолщения гипокотиля, междоузлий, корневищ и др. Клубни содержат 20—30% крахмала, весят 4—8 кг, у нек-рых видов достигают дл. 2 м, весят до 80 кг. Их используют в пищу подобно картофелю; ядовитые вещества, содержащиеся в клубнях нек-рых видов, при термич. обработке разрушаются. Наибольшее значение имеют Я. китайский (*Dioscorea batatus*), Я. крылатый (*D. alata*), Я. съедобный (*D. esculenta*) и др. Иногда Я. неправильно наз. *бататом*.

ЯНТАРНАЯ КИСЛОТА, $HOOCCH_2CH_2COOH$, дикарбоновая к-та. В свободном и связанном виде обнаружена в тканях растений и животных, в янтаре, буром угле и др. В больших кол-вах синтезируется при бактериальном разложении нек-рых органич. к-т (яблочной, винной); образуется при спиртовом брожении. Соли Я. к. (сукцинаты) — промежуточные продукты цикла трикарбоновых к-т и глиоксилатного цикла. Богатый энергией тиоэфир Я. к. и кофермента А — сукцинилкофермент А — участвует в синтезе метионина, порфиринов и др. соединений; образуется в цикле трикарбоновых к-т при окислит. декарбоксилировании кетоглутаровой к-ты. В результате деацилирования сукцинилкофермента А образуются молекулы ГТФ (АТФ).

ЯНТАРЬ (от литов. gintãras, латыш. dziñtars), ископаемая смола хвойных деревьев верхнемелового — палеогенового периода. Встречается в виде натёков, капель, линзовидных слепков «смоляных карманов» и их обломков, размерами 0,02—50 см (обычно 2—30 мм); макс. масса выделений до 10 кг. Цвет Я.— водно-прозрачный (редко), молочно-белый, красно-коричневый (окисленный Я.); обычно жёлтый, очень редко в отражённом свете голубой или зелёный. Часть Я. содержит т. н. инклюзы — включения насекомых и растит. остатков. Я. образуется при специфич. фоссилизации (окаменении) смолы в результате поликонденсации смоляных к-т и терпенов. Гл. условия фоссилизации — продолжит. окисление в почве «янтарного леса» и последующее переотложение с захоронением в прибрежно-морских, лагунных и дельтовых осадках. Осн. месторождения Я.— в палеогеновых отложениях по берегам Балтийского м. Я.— поделочный и ювелирный материал, компонент масляных лаков.

ЯПИГИДЫ (Japygidae), семейство насекомых отр. двухвосток. Дл. до 50 мм, наиб. крупные — из рода япиксов (*Heterojapyx*). Последний брюшной сегмент с клещевидными короткими церками, служащими для захвата и удержания добычи. Св. 100 видов, преим. в тропиках и в субтропиках. Питаются мелкими насекомыми. В Европе встречаются виды япиксов, роющие в почве гнёзда с системой ходов. Япикс гигантский (*H. dux*) — в Красной книге СССР.

ЯРЕМНЫЕ ВЕНЫ (venae jugulares), несут кровь от головы к сердцу. У круглоротых и рыб непарные или парные нижние, или наружные, Я. в. собирают кровь от ниж. части головы и впадают в кювьеровы протоки (хрящевые и двоякодышащие рыбы) или в венозный синус (круглоротые, костистые рыбы). У наземных позвоночных от периферич. частей головы кровь идёт по наруж. Я. в. через передние полые вены к сердцу. У крокодилов, птиц и млекопитающих с преобразованием мозговых вен сосуды, к-рые у низших позвоночных наз. передними кардинальными венами, получают назв. внутр. Я. в.

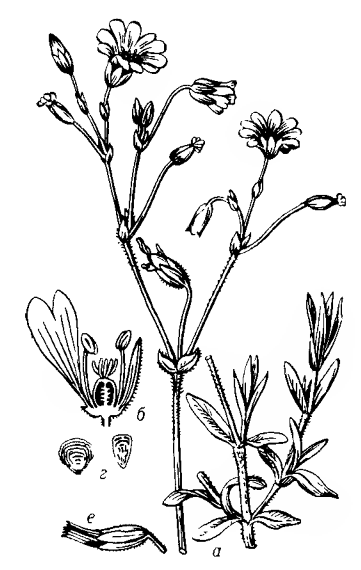
ЯРОВЫЕ МУХИ, два вида мух рода *Phorbia* сем. цветочных (Anthomyiidae), подотр. круглошовных короткоусых. Дл. 4,5—5 мм. Виды различаются по гениталиям самцов. *P. securis* распространена в Зап. Европе, Сев. Америке, Сев. Африке; в СССР — в Европ. части, в Закавказье, на Ю. Сибири; *P. haberlandti* — в Зап. Европе, в СССР возможна на Ю.-З. Дают 1—2 поколения в год. Зимуют в пупариях в почве. Личинки развиваются в побегах зерновых культур, а также на пырее ползучем, костре, возможно, тимофеевке; делая спиралеобразный ход, достигают конуса нарастания побега. Сначала желтеет и засыхает центр. лист, затем, вследствие повреждения узла кущения, погибает всё растение. Особенно опасны в степной зоне для пшеницы.

ЯРУТКА (*Thlaspi*), род одно- или многолетних трав сем. крестоцветных. Листья цельные. Плод — сплюснутый с боков стручочек, б. ч. с крылатыми створками. Св. 60 видов, преим. в умеренном поясе Сев. Полушария, а также в Юж. Америке; в СССР — 6 видов, гл. обр. на Кавказе. Я.— перекрёстноопыляемые растения (возможно и самоопыление), к-рым свойственна протогиния. Почти повсеместно встречается Я. полевая (*T. arvense*) — сорное растение. Одно растение даёт до 10 тыс. семян; имеет яровую и озимую формы.

ЯСЕНЬ (*Fraxinus*), род растений сем. маслиновых. Листопадные деревья, реже кустарники с непарноперистыми супротивными листьями. Цветки в метёлках или кистях, обоеполые, однополые или полигамные. Чашечка четырёхчленная (иногда её нет). Венчик из 4 долей (часто отсутствует). Плод — крылатка. Ок. 70 видов, гл. обр. в умеренном и субтропич. поясах Сев. полушария, немногие виды заходят в тропики Азии и Америки; в СССР 11—12 видов. Виды Я., цветки к-рых лишены лепестков, цветут обычно до появления листьев, опыляются ветром, виды, имеющие цветки с развитым венчиком,—насекомыми. Плоды разносятся ветром, водными течениями, птицами. Виды Я.— важнейшие лесообразующие породы в смешанных лесах теплоумеренных областях Сев. полушария. Твёрдая и упругая древесина используется в судо-, вагоно-, авиастроении, в столярном и токарном произ-ве. Европейский Я. манновый (*F. ornus*) — источник манны (сладкого сока, застывающего на воздухе, употребляемого как лёгкое слабительное). На Я. китайском (*F. chinensis*) разводят восковую ложнощитовку (*Ericerus pela*), выделяющую белый воск, применяемый в произ-ве свечей, в медицине, парфюмерии, в текст. произ-ве. Мн. виды Я. используются в зелёном стр ве.

ЯСКОЛКА (*Cerastium*), род растений сем. гвоздичных. Много- или однолетние травы, иногда полукустарнички. Цветки белые, в зонтиковидном соцветии, редко одиночные. Ок. 100 видов, почти по всему земному шару, но преим. в Евразии. В СССР — св. 70 видов; многие из них — в Арктике, альп. и субальп. поясах гор; растут по лугам, кустарникам, каменистым склонам и скалам. Среди Я. нередко встречаются гибридные формы. Я. дернистая (*C. caespitosum*) — полиморфный вид (с неск. подвидами), растёт по суходольным лугам, вырубкам, светлым лесам, залежам, нередко как сорняк. Я. полевая (*C. arvense*) встречается на паровых полях, у жилья, в кустарниках и лесах. Я. Биберштейна (*C. biebersteinii*), т. н. крымский эдельвейс (в Красной книге СССР), а также Я. крупноцветковую (*C. grandiflorum*), Я. войлочную (*C. tomentosum*) и др. разводят как декоративные. См. рис. на стр. 752.

ЯСМЕННИК (*Asperula*), род растений сем. мареновых. Травы или полукустарнички с б. или м. 4-гранными стеблями. Ок. 90 (по др. данным, до 200) видов, в



Ясколка луговая: *а* — части растения (слева — цветущая, справа — вегетативная); *б* — продольный разрез через цветок; *в* — коробочка с чашечкой; *г* — семена.

Евразии, преим. в Средиземноморье; в СССР — ок. 60 (по др. данным, ок. 90) видов. Мн. виды Я.— медоносы; нек-рые разводят как декоративные. Часть видов рода Я. (напр., обычный в лесах Я. душистый — *A. odorata*) нередко включают в род подмаренник.

ЯСНО́ТКА (*Lamium*), род трав сем. губоцветных. Св. 40 видов, в Европе, внетропич. Азии и Сев. Африке; в СССР — ок. 15 видов, в т. ч. Я. белая, или глухая крапива (*L. album*), листья к-рой по форме сходны с листьями крапивы, но не жгучие (отсюда второе назв.). Медоносы. Нек-рые виды засоряют посевы, есть декор. виды.

ЯСТРЕБИ́НАЯ СОВА́ (*Surnia ulula*), птица сем. совиных. Дл. 36—41 см. Брюшная сторона белая, с тёмными поперечными полосками. Лицевой диск небольшой. Распространена в лесотундровой и таёжной подзонах Сев. Америки и Евразии; в СССР — также изолированно на Тянь-Шане. Гнездится в дуплах и в старых гнёздах др. птиц. Охотится днём, часто подстерегает добычу (полёвки, лемминги), сидя на вершине сухого дерева. См. рис. 6 при ст. *Совообразные*.

ЯСТРЕБИ́НКА (*Hieracium*), род травянистых растений сем. сложноцветных. Многолетники с опушением из простых, звездчатых и железистых волосков. Все цветки в корзинке язычковые, жёлтые, реже — красноватые или иной окраски. Листочки обёртки ко времени созревания семянок становятся жёсткими и отгибаются назад, освобождая семянки. Для рода Я. характерны апомиксис и межвидовая гибридизация, что приводит к образованию мн. мелких видов. Ок. 1000 (по др. данным, 15000) описанных видов, в СССР — св. 800. Большинство Я. обитают в Сев. полушарии, в умеренном и холодном поясах, многие в горах (в тропиках — только в горах). Есть лекарств. виды, нек-рые культивируют как декоративные. См. рис. 8 в табл. 19.

ЯСТРЕБИ́НЫЕ (Accipitridae), семейство соколообразных. Дл. тела 20—114 см. Крылья широкие с разрезной вершиной, приспособленные к длит. и маневренному полёту в лесу. Я. свойственна широкая адаптивная радиация. 7 подсем. с 64 родами, 217 видами. Распространены широко (исключая Антарктику и С. Арктики). В СССР — 35 гнездящихся видов из 14 родов (осоеды, змееяды, сипы, орлы, орланы, коршуны, сарычи, луни, ястребы и др.), а также 4 залётных вида. Ведут одиночный образ жизни. В Красных книгах МСОП (11 видов, 10 подвидов) и СССР (13 видов).

Я́СТРЕБЫ (*Accipiter*), род ястребиных. Ок. 40 видов, распространены широко. В СССР 6 видов: тетеревятник, перепелятник, европейский тювик (*A. brevipes*) — на Ю. Европ. части, на Кавказе, тювик (*A. badius*) — в Ср. Азии, малый перепелятник (*A. virgatus*) — в Вост. Сибири, китайский перепелятник (*A. soloensis*) — на Ю. Приморья. Все Я.— лесные птицы, на добычу (птиц и млекопитающих) нападают обычно из засады. В Красных книгах МСОП (4 подвида) и СССР (1 вид — европейский тювик).

ЯТРЫ́ШНИК (*Orchis*), род растений сем. орхидных. Стебли прямые, обычно облиственные. Корневые клубни цельные или пальчатораздельные. Цветки некрупные, в колосовидных соцветиях. Губа 3—4-лопастная, реже цельная. Св. 100 (по др. данным, 65) видов, в Сев. полушарии, гл. обр. в умеренном поясе. В СССР — ок. 60 видов. Обычны: Я. шлемоносный (O. *militaris*), растёт в лесной зоне по опушкам и лесным полянам, на сырых лугах; Я. пятнистый (O. *maculata*), в Европ. части по сырым, замшелым лесам вместе с большим или меньшим кол-вом сфагнов; Я. Фукса (O. *fuchsii*) — лугово-лесной вид Европ. части и Сибири. Два последних вида, как и другие с пальчатораздельными клубнями, часто относят к роду пальчатокоренник (*Dactylorhiza*). Клубни мн. видов используют для получения салепа. Я. культивируют как декоративные, 6 видов в Красной книге СССР. См. рис. 9 в табл. 24.

ЯЧМЕ́НЬ (*Hordeum*), род растений сем. злаков. Многолетники, образующие дерновины, или однолетники. Цветки в одноцветковых колосках, расположенных по 3 в два ряда (или 6 рядов) по обеим сторонам колоса. Колосковых чешуй 2, б. ч. линейнощиловидных или щетинковидных. Ок. 30 видов, во внетропич. областях Сев. полушария и Юж. Америки, нек-рые в высокогорьях тропиков. В СССР 10—16 дикорастущих видов, в Европ. части, Ср. Азии, Зап. и Вост. Сибири, на Кавказе и Д. Востоке. Растут преим. на лугах (нередко солонцеватых), каменистых и мелкоземистых склонах гор, в полупустынях, а также в качестве рудеральных или полевых сорняков. Как пищ. и кормовое растение Я.— одна из древнейших культур (найден в др.-егип. гробницах; на терр. СССР известен с 3-го тыс. до н. э.). В СССР в культуре обычны 2 однолетних вида, иногда объединяемых в один полиморфный вид. Наиб. широко выращивают Я. обыкновенный, или многорядный (*H. vulgare*), реже Я. двурядный (*H. distichon*), Я. дикий (*H. spontaneum*), вероятный предок этих видов, часто засоряет их посевы в Закавказье и Ср. Азии. Все многолетние Я.— ценные кормовые травы. Я. гривастый (*H. jubatum*), с длинными остями, разводят как декор. растение.

Я́ЩЕРИЦЫ (Sauria), подотряд чешуйчатых. Появились в триасе. Предки змей. Туловище вальковатое, уплощённое, сжатое с боков или цилиндрическое, разнообразной окраски. Кожа в роговой чешуе. Дл. от 3,5 см до 4 м (вараны). Передняя часть черепной коробки не полностью окостеневшая. Верх. челюсти сращены с остальными черепными костями. Зубы одновершинные или многовершинные, прикреплены к внутр. поверхности челюстей (плевродонтные) или к их краю (акродонтные); первые — не заменяются. Язык у гекконов и агам широкий, мясистый, у варанов — длинный, частично раздвоенный, у хамелеонов — очень длинный, утолщённый на конце. Веки у большинства подвижные или срослись, образуя прозрачное окошечко («очки»). Конечности у одних хорошо развиты, у других б. или м. редуцированы, у нек-рых отсутствуют (туловище змеевидное). Копулятивный орган парный. Многие Я. способны к автотомии хвоста. 20 совр. сем., в т. ч. гекконы, чешуеноги, агамы, игуаны, вараны, безухие вараны, ядозубы, тейиды, геррозавры, веретеницы, сцинки, хамелеоны, настоящие ящерицы (Lacertidae). Св. 4000 видов. Распространены на всех континентах, кроме Антарктиды. В СССР — 6 сем., 18 родов, ок. 80 видов. Большинство ведёт наземный образ жизни; некоторые обитают в почве (глаза скрыты под кожей), зарываются в песок (круглоголовки и др.), живут на деревьях, на скалах; морская Я. (*Amblyrhynchus cristatus*) живёт у линии прибоя и часто заходит в воду. Нек-рые Я. способны к планирующему полёту. Питаются беспозвоночными, гл. обр. насекомыми, иногда мелкими позвоночными; реже растительноядные или всеядные. Я. в осн. яйцекладущие, но есть яйцеживородящие и живородящие. Нек-рым видам свойствен партеногенез. Откладывают от 1 до 35 яиц, обычно в пергаментообразной оболочке. В год до 3—4 кладок. Мясо нек-рых Я. съедобно, кожа используется для разл. поделок. Нек-рые Я. ядовиты. 36 видов и подвидов в Красной книге МСОП, 19 видов и подвидов в Красной книге СССР. См. табл. 42.

ЯЩЕРОТА́ЗОВЫЕ ДИНОЗА́ВРЫ (Saurischia), отряд вымерших пресмыкающихся. Известны со среднего триаса до мела на всех материках, кроме Антарктиды. Характерно трёхлучевое («рептилийное») строение таза с направленной вниз и вперёд лонной костью. Зубы в отличие от птицетазовых динозавров всегда однорядные. Хищные и растительноядные формы. 3 подотряда: зауроподы, прозауроподы, тероподы; ок. 40 сем., ок. 180 родов, ок. 300 видов. Зауропод и прозауропод часто объединяют в подотр. зауроподоморф (Sauropodomorpha).

ЯЩЕРОХВО́СТЫЕ ПТИ́ЦЫ (Archaeornithes, Saururae), подкласс птиц. Единств. представитель — *археоптерикс*.

Я́ЩУРКИ (*Eremias*), род семейства настоящих ящериц (Lacertidae). Дл. до 16 см. Окраска песчаная или сероватая, с полосами и пятнами. Голова покрыта кр. щитками. Веки подвижные. 22 вида, в Евразии, в пустынях, степях и каменистых предгорьях. Большинство Я. очень подвижны. Питаются гл. обр. насекомыми и др. беспозвоночными, иногда мелкими ящерицами и растит. пищей. Яйцекладущие, нек-рые яйцеживородящие. В СССР — 16 видов. На Ю. Европ. части и на Кавказе распространены разноцветная Я. (*E. arguta*) и быстрая Я. (*E. velox*), встречающиеся также в Казахстане и Ср. Азии. В Ср. Азии наиб. обычны сетчатая Я. (*E. grammica*) и полосатая Я. (*E. scripta*).

Ниже помещены именной указатель (I), указатель латинских названий организмов (II), предметный указатель (III). В указателе III термины, входящие в словник, а также номера страниц, на которых помещены соответствующие статьи, отпечатаны жирным (чёрным) шрифтом. Термины, встречающиеся в тексте статей, набраны светлым шрифтом. В указателе II номер страницы, отпечатанный жирным шрифтом, означает, что на этой странице латинское название таксона стоит при русском названии, которому отвечает отдельная статья. В указателях II и III курсивом набраны страницы, на которых помещены рисунки. Если рисунок помещён на таблице (вклейке), то его позиция указана в скобках курсивом после номера таблицы. Во всех указателях буквами а,б и в обозначены соответственно 1, 2 и 3 столбцы на данной странице. В указатель III включены отдельно синонимы со ссылкой на основной термин. В Словаре для статей о животных, растениях и других организмах в качестве «чёрных слов» в одних случаях использованы более известные названия, в других — менее известные. Например, в Словаре помещены статьи Чешуекрылые (а не Бабочки), Водосбор (а не Аквилегия), Апатозавры (а не Бронтозавры) и т. д. Так как отсылок в основном тексте Словаря нет, после предметного указателя дан краткий перечень синонимических названий с отсылкой на название, которому соответствует статья в Словаре.

I. ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

II. УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

A

B

C

D

G

S

T

U

V

W

X

Y

Z

III. ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

В

Г

Е

Ж

К

Н

О

П

Р

Т

Х

Ц

Ч

Ш

Щ

Э

Ю

Я

КРАТКИЙ ПЕРЕЧЕНЬ СИНОНИМИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ ОРГАНИЗМОВ

Ажгон см. Айован
Акажу см. Кешью
Аквилегия см. Водосбор
Ампелопсис см. Виноградовник
Амфибии см. Земноводные
Анабазис см. Ежовник
Анемона см. Ветреница
Аннелиды см. Кольчатые черви
Анофелесы см. Малярийные комары
Аплизии см. Морские зайцы
Арековые см. Пальмы
Ароидные см. Аронниковые
Аспарагус см. Спаржа
Астровые см. Сложноцветные

Бабочки см. Чешуекрылые
Бабуин см. Павианы
Багрянки см. Красные водоросли
Багрянки см. Иглянки
Бальзамин см. Недотрога
Бамбуковый медведь см. Большая панда
Баобабовые см. Бомбаксовые
Бараны см. Горные бараны
Барс см. Леопард
Безоаровый козёл см. Бородатый козёл
Белладонна см. Красавка
Белокрылковые см. Алейродидовые
Бигардия см. Померанец
Блювал см. Голубой кит
Болотный кипарис см. Таксодиум
Борец см. Аконит
Брахиоподы см. Плеченогие
Бриония см. Переступень
Бронтозавры см. Апатозавры
Бульденеж см. Калина

Ваточник см. Ластовень
Венерина мухоловка см. Дионея
Веслоногие см. Пеликанообразные
Виверры см. Циветы
Вигонь см. Викунья
Витютень см. Вяхирь
Водяника см. Вороника
Волоснец см. Колосняк
Вязовые см. Ильмовые

Галантус см. Подснежник
Гадрозавры см. Утконосые динозавры
Гастроподы см. Брюхоногие
Гверецы см. Толстотелы
Гикори см. Кария
Гипсолюбка см. Качим
Глициния см. Вистерия
Голенастые см. Аистообразные
Головешка см. Ротан

Даммара см. Агатис
Дафна см. Волчник
Дейтеромицеты см. Несовершенные грибы
Дельфиниум см. Живокость
Дикая коза см. Косуля
Длиннокрылые см. Стрижеобразные
Дряква см. Цикламен
Дурукули см. Мирикини
Дынное дерево см. Папайя

Желна см. Чёрный дятел
Желтофиоль см. Лакфиоль
Жерновки см. Каури
Жиардии см. Лямблии
Жиряки см. Даманы
Жуки см. Жесткокрылые
Журавельник см. Аистник

Зверозубые см. Териодонты
Зимовник см. Безвременник
Зимовник см. Морозник
Змеехвостки см. Офиуры
Золотые макрели см. Корифеновые
Зудни см. Чесоточные клещи

Илька см. Пекан
Иммортели см. Бессмертники
Ирбис см. Снежный барс

Кагуаны см. Шерстокрылы
Какапо см. Совиный попугай
Калистегия см. Повой
Камптозои см. Внутрипорошицевые
Канюки см. Сарычи
Капибары см. Водосвинки
Капустовые см. Крестоцветные
Капуцин см. Настурция
Капюшонники см. Лжекороеды
Касатка см. Деревенская ласточка
Клионы см. Сверлящие губки
Клопы см. Полужесткокрылые
Клочень см. Восковая моль
Клюворылообразные см. Мормирообразные
Коаты см. Паукообразные обезьяны
Коипу см. Нутрия
Кораблики см. Наутилусы
Коротконадкрылые см. Стафилиниды
Костнопанцирные см. Остеостраки
Красная рыба см. Даватчан
Краснотал см. Шелюга
Криноидеи см. Морские лилии
Кровососы см. Десмодовые
Кровяные споровики см. Гемоспоридии
Крокус см. Шафран
Круглые черви см. Первичнополостные
Крылатка см. Полосатый тюлень
Кугуар см. Пума
Кукушкин лён см. Политрихум
Куликовые см. Ржанковые
Лабазник см. Таволга
Лакрица (лакричник) см. Солодка
Лахтак см. Морской заяц
Летающие ящеры см. Птерозавры
Ликоподиум см. Плаун
Лилейник см. Красоднев
Лимонница см. Крушинница
Листовидки см. Листотелы

Лучевики см. Радиолярии
Лучицы см. Харовые водоросли
Львиный зев см. Антирринум
Лягушечник см. Водокрас

Маис см. Кукуруза
Майковые см. Нарывники
Макрурусы см. Долгохвостовые
Малакостраки см. Высшие раки
Мархур см. Винторогий козёл
Маттиола см. Левкой
Маун см. Валериана
Миксомицеты см. Слизевики
Многоустки см. Моногенеи
Морские ангелы см. Клионе
Морские анемоны см. Актинии
Морские бутоны см. Бластоидеи
Морские иглы см. Игловые
Морские караси см. Спаровые
Морские петухи см. Тригловые
Морские свёрла см. Фолады
Морские щуки см. Барракудовые
Морской салат см. Ульва
Мухи см. Короткоусые
Мхи см. Моховидные
Мятликовые см. Злаки

Намбаты см. Сумчатые муравьеды

Олива см. Маслина
Олигохеты см. Малощетинковые черви
Омег см. Болиголов
Оплопанакс см. Заманиха
Ореховка см. Кедровка
Орешник см. Лещина
Орибатиды см. Панцирные клещи
Ослинник см. Энотера
Ослинниковые см. Кипрейные
Остракоды см. Ракушковые
Ошкуй см. Белый медведь

Палочники см. Привиденьевые
Пальцекрылки см. Веерокрылки
Панцирноголовые см. Стегоцефалы
Пассифлора см. Страстоцвет
Перечные см. Перцевые
Пеструшки см. Лемминги
Песчанки см. Трогиды
Пигалица см. Чибис
Плавуны см. Берардиусы
Пластинчатоклювые см. Гусеобразные
Плаунок см. Селагинелла
Плотнорогие см. Оленевые
Подбел см. Белокопытник
Подмолочник см. Скрипица
Поляника см. Княженика
Поссумы см. Кускусовые
Просвирник см. Мальва
Псилофиты см. Риниофиты
Псовые см. Волчьи
Пятиустки см. Язычковые

Раки см. Ракообразные
Ракита см. Бредина
Ракоскорпионы см. Эвриптериды
Рапонтикум см. Левзея
Рвотный орех см. Чилибуха
Рептилии см. Пресмыкающиеся
Рогульник см. Водяной орех
Розоцветные см. Розовые
Ромашка см. Пиретрум
Ромбовики см. Краевики
Ругозы см. Четырёхлучевые кораллы
Рулена см. Зеленушка
Рыбоящеры см. Ихтиозавры
Рядовка см. Трихолома

Саблезубые тигры см. Махайроды
Сайдяной кит см. Сейвал
Сапонария см. Мыльнянка
Сатурнииды см. Павлиноглазки
Свинчатковые см. Плюмбаговые
Сезам см. Кунжут
Сельдерeевые см. Зонтичные
Сельдяной кит см. Финвал
Сеноставки см. Пищуховые
Сернобык см. Орикс
Синапсиды см. Зверообразные
Синий кит см. Голубой кит
Скорпионопауки см. Телифоны
Слоники см. Долгоносики
Смоковница см. Инжир
Собаки-рыбы см. Иглобрюховые
Собачьи см. Волчьи
Солитёры см. Цепни
Стеблееды см. Фрачники
Стеллерова корова см. Морская корова
Сумаховые см. Анакардиевые
Схистоцерка см. Пустынная саранча
Сцеплянки см. Конъюгаты
Сырок см. Пелядь
Сырть см. Рыбец

Талломные растения см. Низшие растения
Тамариск (тамарикс) см. Гребенщик
Тараканосверчки см. Гриллоблаттиды
Тевяк см. Серый тюлень
Тередо см. Корабельные черви
Толсторог см. Снежный баран
Трипсы см. Пузыреногие
Туатара см. Гаттерия
Туникаты см. Оболочники
Тут (тутовое дерево) см. Шелковица
Тэк см. Сибирский козёл

Уки см. Жерлянки
Улитки см. Брюхоногие
Усачи см. Дровосеки
Уховёртки см. Кожистокрылые

Фаланги см. Сольпуги
Фига см. Инжир
Фисташковые см. Анакардиевые

Хеки см. Мерлузовые
Хитоны см. Панцирные

Цебусовые см. Цепкохвостые обезьяны
Цератопсы см. Рогатые динозавры
Церкопитековые см. Мартышкообразные
Цестоды см. Ленточные черви
Цианеи см. Синезелёные водоросли
Цикута см. Вех

Чабрец см. Тимьян
Чешуедревы см. Лепидодендровые
Чилим см. Водяной орех
Членистостебельные см. Хвощевидные
Членистошейные см. Артродиры
Чубук см. Снежный баран

Шикша см. Вороника
Шильник см. Полущник
Шистоцерка см. Пустынная саранча
Шпажник см. Гладиолус
Шпергель см. Торица
Шпорник см. Живокость
Штейнбоки см. Стейнбоки

Щирица см. Амарант
Щокур см. Чир

Эланд см. Канна
Электрические скаты см. Гнюсообразные

Ягель см. Олений мох
Ягнятник см. Бородач
Яйцекладущие см. Клоачные
Яснотковые см. Губоцветные
Ятрышниковые см. Орхидные
Ящеры см. Панголины

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА

Предлагаемый перечень литературных источников по биологии не претендует на полноту: его задача — помочь читателю при первоначальной ориентации в отечественной и зарубежной биологической литературе, гл. обр. современной. Лит. источники сгруппированы в разделы: **1** - общая и теоретическая биология; **2** — эволюционное учение; **3** — биология развития, эмбриология животных, культуры клеток и тканей; **4** — цитология и гистология; **5** — генетика; **6** — физико-химическая биология (биохимия, биофизика, молекулярная биология, радиобиология) и биотехнология; **7** — экология, популяционная биология; **8** - учение о биосфере, биогеоценология, биогеохимия; **9** — микробиология, вирусология, иммунология; **10** — микология; **11** - ботаника (систематика, морфология, анатомия, эмбриология растений); **12** — физиология растений; **13** зоология (систематика животных); **14** — морфология и анатомия животных; **15** — физиология животных; **16** — гидробиология, океанология; **17** — паразитология; **18** — биогеография (география растений, геоботаника, фитоценология, зоогеография); **19** — этология; **20** — палеонтология; **21** — охрана живой природы.

Внутри каждого раздела имеется рубрикация: I — монографии, многотомные и продолжающиеся издания, руководства, сборники, определители, учебники, книги по истории отрасли; II — журналы, труды; III — энциклопедии, словари; IV — библиографические и реферативные издания.

В каждой рубрике источники расположены в хронологическом порядке, сначала отечественные, затем зарубежные; при этом работы одного автора приводятся вместе при первом его упоминании. Поскольку данный список литературы может служить самостоятельным источником информации, в нем допущены повторы ряда работ, приведённых в отдельных статьях Словаря. Некоторые источники по своему содержанию могут быть отнесены к 2 и более разделам (само деление на разделы условно), хотя помещены лишь в одном. Поэтому при знакомстве с литературой какого-либо одного раздела рекомендуется просмотреть и другие, тематически близкие.

Раздел I. Общая и теоретическая биология.

I. Энгельс Ф., Анти-Дюринг, Маркс К. и Энгельс Ф., Соч., 2 изд., т. 20; его же, Диалектика природы, там же; Ленин В. И., Материализм и эмпириокритицизм, Полн. собр. соч., 5 изд., т. 18; Ламарк Ж. Б., Философия зоологии, пер. с франц., т. 1-2, М.— Л., 1935—37; его же, Избр. произв., т. 1—2, М., 1955—59; Аристотель, О частях животных, М., 1937; его же, О возникновении животных, М.— Л., 1940; Бауэр Э. С., Теоретическая биология, М.— Л., 1935; Гартман М., Общая биология, 2 изд., пер. с нем., М.— Л., 1936; Гурвич А. Г., Теория биологического поля, М., 1944; Рулье К. Ф., Избранные биологические произведения, М., 1954; Фролов И. Т., Очерки методологии биологического исследования, (Система методов биологии), М., 1965; его же, Методологические принципы теоретической биологии, М., 1973; его же, Перспективы человека, М., 1979; его же, Жизнь и познание, М., 1981; Винчестер А. М., Основы современной биологии, пер. с англ., М., 1967; Теоретическая и математическая биология, пер. с англ., М., 1968; Шмальгаузен И. И., Кибернетические вопросы биологии, Новосиб., 1968; его же, Рост и дифференцировка. Избр. труды, т. 1—2, К., 1984; На пути к теоретической биологии. I. Пролегомены, пер. с англ., М., 1970; Жоффруа Сент-Илер Э., Избр. труды, М., 1970; Философия и современная биология, М., 1973; Шредингер Э., Что такое жизнь с точки зрения физики?, 2 изд., пер. с англ., М., 1972; Астауров Б. Л., Наследственность и развитие, Избр. труды, М., 1974; его же, Партеногенез, андрогенез и полиплоидия, М., 1977; его же, Проблемы общей биологии и генетики, М., 1979; Вилли К., Детье В., Биология, пер. с англ., М., 1974; Внешняя среда и развивающийся организм, М., 1977; Опарин А. И., Материя. Жизнь. Интеллект, М., 1977; Рьюз М., Философия биологии, пер. с англ., М., 1977; Баглай Е. Б., Формирование представлений о причинах индивидуального развития, М., 1979; Биология и современное научное познание, М., 1980; Борзенков В. Г., Принцип детерминизма и современная биология, М., 1980; Джеффри Ч., Биологическая номенклатура, пер. с англ., М., 1980; Основы общей биологии, пер. с нем., М., 1982; Четвериков С. С., Проблемы общей биологии и генетики, Новосиб., 1983; Актуальные проблемы биологической науки, М., 1984; Энгельгардт В. А., Познание явлений жизни, М., 1984; Югай Г. А., Общая теория жизни, М., 1985; Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 1-3, B., 1920—39; Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd 1—10, Jena, 1931—35; Bertalanffy L. von, Theoretische Biologie, Bd 1—2, B., 1932—42 (2 Aufl., Bern, 1951); Handbuch der Biologie, Bd 1-10, Potsdam — [u. a.], 1942—77; Ramsay J. A., The experimental basis of modern biology, Camb., 1965; Biologie generale, P., 1966; Philosophical problems in biology, N. Y., 1966; Gardiner M. S., Flemister S. C., The principles of general biology, 2 ed., L., 1967; Progress in the theoretical biology, v. 1, N. Y.— L., 1967; Weisz P. B., The science of biologie, 3 ed., N. Y., 1967; Sokal R. R., Rohlf F. Y., Biometry, 2 ed., S. F., 1981; Henning W., Phylogenetische Systematik, B., 1982.

История. Из истории отечественной биологии 18—19 веков, Сб. статей, М., 1953; Лункевич В. В., От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии, 2 изд., т. 1—2, М., 1960; Микулинский С. Р., Развитие общих проблем биологии в России. Первая половина XIX в., М., 1961; Историко-биологические исследования, в. 1—9, — М., 1966—83— (назв. менялось); Развитие биологии в СССР, 1917-1967 гг., М., 1967; Азимов А., Краткая история биологии, пер. с англ., М., 1967; История биологии с древнейших времен до начала XX века, М., 1972; История биологии с начала XX века до наших дней, М., 1975; Nordenskiöld E., The history of biology, N. Y., 1942; Dawes B., A. hundred years of biology, L., 1952; Ballanff T., Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. 1. Vom Altertum bis zur Romantik, Freiburg — Münch., 1954; Bodenheimer F. S., The history of biologie: an introduction, L., 1958; Ungerer E., Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd 3, Der Wandel der Problemlage der Biologie in letzten Jahrhunderten, Freiburg — Münch., 1966; Coleman W., Biology in nineteenth century. Problems of form, function and transformation, N. Y. — [a. o.], 1972; Allen G. E., Life science in the twentieth century, N. Y., 1975; Jahn I., Löther R., Senglaub K. (Hrsg.), Geschichte der Biologie. Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien, 2 Aufl., Jena, 1985.

II. «Бюллетень Московского общества испытателей природы» (М., 1829—); «Природа» (М., 1912—); «Успехи современной биологии» (М., 1932—); «Известия АН СССР, сер. биологическая» (М., 1936—); «Журнал общей биологии» (М., 1940—); «В мире науки», пер. с англ. (М., 1983—); «Comptes-rendus hebdomadaires des sciences de l'Académie des sciences». Sér. D. sciences naturelles (P., 1835—); «Comptes-rendus des séances de la Société de biologie et de ses feliales» (P., 1849—); «American Naturalist» (Boston, 1867—); «Nature» (L., 1869—); «Biologisches Zentralblatt» (Lpz., 1881—); «Die Naturwissenschaften» (B. — [u. a.], 1913—); «The Annals of Applied Biology» (, 1914—); «Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America» (Wash., 1915—); «Madroño» [Berkeley (Calif.), 1916—]; «Biological Reviews» (Camb., 1923—); «Quarterly Review of Biology» (N. Y., 1926,— в нач. издания — Baltimore); «Acta biotheoretica» (Leiden, 1935—); «Bioscience» (Wash., 1951—); «Journal of Reproduction and Fertility» (L., 1960—); «Journal of Theoretical Biology» (L., 1961—); «Life Science» (Oxf., 1962—); «Biologische Rundschau» (Jena, 1963—); «BioSystems» (Amst., 1967—); «Journal of Natural History» (L., 1967—; 1838—1966 «Annals and Magazine of Natural history); «Journal of the History of Biology» [Camb., (Mass.), 1968—; ныне — Dordrecht]; «Theoretical Population Biology» (N. Y., 1970—); «Zeitschrift für Naturforschung» Sect. C. Biosciences (Tubingen, 1973—); «BioEssays» (Camb.— N. Y., 1983—).

III. Малая биологическая энциклопедия, под ред. П. Ю. Шмидта, М., 1924; Біологічний словник, К., 1974; Биологи. Биографический справочник, К., 1984; The encyclopedia of the biological sciences, 2 ed., N. Y., 1970; Altman Ph. L., Dittmar D. S., Biology data book, 2 ed., v. 1—3, Wash., 1972—74; Brokhaus ABC, Biologie, 5 Aufl., Lpz., 1975; Biologial lexikon, köt. 1—4, Bdpst, 1975—78; Mc Graw-Hill dictionary of the life sciences, N. Y., 1976; Leben. Kleine Enzyklopädie, Lpz., 1976; Martin E. A., A dictionary of life sciences, L., 1976; Henderson J. F., Henderson W. D., A dictionary of biological terms, 9 ed., Edinburg, 1979; Roe K. E., Frederick R. G., Dictionary of theoretical conceps in biology, Methuen, 1981; Lincoln R. J. [a. o.], A dictionary of ecology, evolution and systematics, Camb., 1982; Medawar P. B., Medawar J. S., Aristotle to zoos: philosophical dictionary of biology, Camb., 1983; Lexikon der Biologie in 8 Bänden, Bd 1—4—, Freiburg, 1983—85—; The Cambridge encyclopedia of life sciences, L., 1985.

IV. «Реферативный журнал. Биология» (М., 1954) (в № 7 за 1967 — список основных периодических и продолжающихся изданий); Мировая научная и техническая литература. Аннот. справочник периодических и продолжающихся изданий, т. 2. Биология, М., 1970; Левин В. Л., Левина В. Г., Лебедев Д. В., Путеводитель для биологов по библиографическим изданиям, Л., 1978; «Berichte über die Wissenschaftliche Biologie» (B., 1926—); «Biological Abstracts» (Phil., 1926—); Bibliographia Biotheoretica (Leiden, 1936—); «Bulletin signaléthique, 2. Sciences biologiques» (P., 1940—); «International Abstracts of Biological Sciences» (L., 1954—); «Bioresearch Titles» (Phil., 1965—); Bourliere F., Fléments d'un guide bibliographique du naturaliste, Macon — P., 1940—41; Bottle R. T., Wyatt H. V. [eds.], The use of biological literature, 2 ed.,

Hamden, 1971; Smit P., History of the life sciences. An annotated bibliography, Amst., 1974; Introduction bibliographique à l'histoire de la biologie, P., 1974—75; Simon H.-R., Bibliographie der Biologie, Stuttg., 1977; BIOSIS list of serialis, Phil., 1978; Ewald G., Biologische Fachliteratur, 2 Aufl., Stuttg., 1983.

Раздел 2. Эволюционное учение.

I. Северцов А. Н., Главные направления эволюционного процесса, М., 1925; его же, Морфологические закономерности эволюции, М., 1939; Морган Т. Г., Теория эволюции в современном освещении, пер. с англ., М. - Л., 1926; его же, Экспериментальные основы эволюции, пер. с англ., М. - Л., 1936; Дарвин Ч., Соч., т. 1—9, М.—Л., 1935—59 (включая: Происхождение видов путем естественного отбора, т. 3); Шмальгаузен И. И., Пути и закономерности эволюционного процесса, М.—Л., 1939; его же, Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора), М.—Л., 1946; его же, Происхождение наземных позвоночных, М., 1964; его же, Проблемы дарвинизма, 2 изд., Л., 1969; его же, Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, М., 1982; Лукин Е. И., Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов, М., 1940; Симпсон Д. Г., Темпы и формы эволюции, пер. с англ., М., 1948; его же, Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки, пер. с англ., М., 1983; Гиляров М. С., Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, М.—Л., 1949; Догель В. А., Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных, Л., 1954; Ливанов Н. А., Пути эволюции животного мира, М., 1955; Завадский К. М., Учение о виде, Л., 1962; Давиташвили Л. Ш., Современное состояние эволюционного учения на Западе, М., 1966; его же, Эволюционное учение, т. 1—2, Тб., 1977—78; Современные проблемы эволюционной теории, Л., 1967; Иванов А. В., Происхождение многоклеточных животных, Л., 1968; Проблемы эволюции, т. 1—3, Новосиб., 1968—1973; Кальвин М., Химическая эволюция, пер. с англ., М., 1971; Закономерности прогрессивной эволюции, Л., 1972; Серебровский А. С., Некоторые проблемы биологической эволюции, М., 1973; Майр Э., Популяции, виды и эволюция, пер. с англ., М., 1974; Медников Б. М., Дарвинизм в XX веке, М., 1975; Константинов А. В., Основы эволюционной теории, Минск, 1975; Фокс С. У., Дозе К., Молекулярная эволюция и возникновение жизни, пер. с англ., М., 1975; Татаринов Л. П., Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики, М., 1976; Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции, Л., 1977; Берг Л. С., Труды по теории эволюции, 1922—30, Л., 1977; Завадский К. М., Колчинский Э. И., Эволюция эволюции, Л., 1977; Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В., Краткий очерк теории эволюции, 2 изд., М., 1977; Левонтин Р., Генетические основы эволюции, пер. с англ., Л., 1978; Шварц С. С., Экологические закономерности эволюции, М., 1980; Грант В., Эволюция организмов, пер. с англ., М., 1980; его же, Видообразование у растений, пер. с англ., М., 1984; Эволюция, пер. с англ., М., 1981; Яблоков А. В., Юсуфов А. Г., Эволюционное учение, 2 изд., М., 1981; Солбриг О., Солбриг Д., Популяционная биология и эволюция, пер. с англ., М., 1982; Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970 гг.), Л., 1983; Гриценко В. В. и др., Концепция вида и симпатрическое видообразование, М., 1983; Маргелис Л., Роль симбиоза в эволюции клетки, пер. с англ., М., 1983; Назаров В. И., Финализм в современном эволюционном учении, М., 1984; Кимура М., Молекулярная эволюция: теория нейтральности, пер. с англ., М., 1985; Проблемы теории молекулярной эволюции, Новосиб., 1985; Кейлоу П., Принципы эволюции, пер. с англ., М., 1986; Die Evolution der Organismen, Bd 1—3, Stuttg., 1967; Evolutionary biologie, v. 1—18—, N. Y. - L., 1968—84—; Huxley J. S., Evolution. The modern synthesis, 3 ed., L., 1974; Mayr E., Evolution and the diversity of life. Selected essays, Camb. (Mass.)., 1976; его же, The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance, Camb. (Mass.), 1982; Stanley S. M., Macroevolution. Pattern and process, S. F., 1979; Evolution und Stammesgeschichte der Organismen, Jena, 1980; The evolutionary synthesis, Camb., 1980; Volpe E. P., Understanding evolution, 4 ed., Dubuque (Ioma), 1981; Evolution now. A century after Darwin, S. F., 1982; Briggs D., Walters S. M., Plant variation and evolution, 2 ed., Camb., 1984; Evolutionary theory: paths into future, N. Y., 1984; Grant V., The evolutionary process. Critical review of the evolutionary theory, N. Y., 1985.

История. Райков Б. Е., Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, т. 1—4, М.—Л., 1951—59; Давиташвили Л. Ш., Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе, М., 1956; История эволюционных учений в биологии, М.—Л., 1966; Завадский К. М., Развитие эволюционной теории после Дарвина, Л., 1973; История и теория эволюционного учения, т. 1—3, Л., 1973—75; Назаров В. И., Эволюционная теория во Франции после Дарвина, М., 1974; Филипченко Ю. А., Эволюционная идея в биологии, 3 изд., 1977; Проблемы новейшей истории эволюционного учения, Л., 1981; Эволюционные идеи в биологии, Л., 1984; Zimmermann W., Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse, Freiburg — Münch., 1953.

II. «Plant systematics and evolution» (Wien — N. Y., 1851—); «Evolution» (Lawrence (Kansas), 1947—).

Раздел 3. Биология развития, эмбриология животных, культуры клеток и тканей.

I. Завадовский М. М., Динамика развития организма, М., 1931; его же, Теория и практика гормонального метода стимуляции многоплодия сельскохозяйственных животных, М., 1964; Румянцев А. В., Культуры тканей вне организма и их значение в биологии, М., 1932; Иванов П. П., Общая и сравнительная эмбриология, М.—Л., 1937; его же, Руководство по общей и сравнительной эмбриологии, Л., 1945; Морган Т. Г., Развитие и наследственность, пер. с англ., М.—Л., 1937; Филатов Д. П., Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути, М.—Л., 1939; Полежаев Л. В., Основы механики развития позвоночных, М.—Л., 1945; Захваткин А. А., Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных, М., 1949; Бэр К. М., История развития животных. Наблюдения и размышления, т. 1—2, Л., 1950—53; Ковалевский А. О., Избр. работы, Л., 1951; Шмидт Г. А., Эмбриология животных, ч. 1—2, М., 1951—53; Мечников И. И., Академич. собр. соч., т. 1—2, М., 1953—55; Кнорре А. Г., Краткий очерк эмбриологии человека, Л., 1959; Гайсинович А. Е., К. Ф. Вольф и учение о развитии организмов (в связи с общей эволюцией научного мировоззрения), М., 1961; Пол Д., Культура клеток и ткани, пер. с англ., М., 1963; Бодемер Ч., Современная эмбриология, пер. с нем., М., 1971; Хай Э., Регенерация, пер. с англ., М., 1973; Захваткин Ю. А., Эмбриология насекомых, М., 1975; Иванова-Казас О. М., Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных, [т. 1—6], Новосиб. - М., 1975—81; Мина М. В., Клевезаль Г. А., Рост животных, М., 1976; Зуссман М., Биология развития, пер. с англ., М., 1977; Токин Б. П., Общая эмбриология, 3 изд., М., 1977; Внешняя среда и развивающийся организм, М., 1977; Современные проблемы оогенеза, М., 1977; Дьюкар Э., Клеточные взаимодействия в развитии животных, пер. с англ., М., 1978; Светлов П. Г., Физиология (механика) развития, т. 1—2, Л., 1978; Игнатьева Г. М., Ранний эмбриогенез рыб и амфибий, М., 1979; Белоусов Л. В., Введение в общую эмбриологию, М., 1980; Калинин Ф. Л., Сарнацкая В. В., Полищук В. Е., Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений, К., 1980; Кнорре А. Г., Молчанова В. В., Семенова-Тян-Шанская А. Г., Процессы дифференциации зародышевых листков и некоторых эмбриональных зачатков, М., 1980; Лэмб М., Биология старения, пер. с англ., М., 1980; Математическая биология развития, М., 1982; Газарян К. Г., Белоусов Л. В., Биология индивидуального развития животных, М., 1983; Карлсон Б. М., Основы эмбриологии по Пэттену, т. 1—2, пер. с англ., М., 1983; Биология клетки в культуре, Л., 1984; Нейфах А. А., Лозовская Е. Р., Гены и развитие организма, М., 1984; Рэфф Р., Кофмен Т., Эмбрионы, гены и эволюция, пер. с англ., М., 1986; Morgan Th. H., Experimental embryology, N. Y., 1927; Spemann H., Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung, B., 1936; Meyer A. W., The rise of embryology, Stanford, 1939; Cells and tissues in culture, ed. by E. N. Willmer, v. 1—3, L.—N. Y., 1965—66; Current topics in developmental biology, N. Y.—[a. o.], 1966—; Balinsky B. I., An introduction to embryology, Phil., 1975; The biochemistry of animal development, v. 3 — Molecular aspects of animal development, N. Y. 1975; Fulton Ch., Klein A. O., Explorations in developmental biology, L., 1976; Applied and fundamental aspects of plant cell, tissue and organ culture, B.— [u. a.], 1977; Kohn R. R., Principles of mammalian aging, 2 ed., Englewood Cliffs (N. J.), 1978; Dormancy and developmental arrest. Experimental anlysis in plants and animals, N. Y. — [a. o.], 1978; Morphogenese der Tiere. Handbuch der ontogenetischen Morphologie und Physiologie in Einzeldurhstellungen, Jena, 1978; Davenport R., An outline of animal development, Reading (Mass.), 1979; Metamorphosis. A problem in developmental biology, N. Y. - L., 1981; Fertilization and embryonic development in vitro, N. Y.— L., 1981; Balfour F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie, Bd 2, Jena, 1981.

История. Нидхэм Дж., История эмбриологии, пер. с англ., М., 1947; Бляхер Л. Я., История эмбриологии в России, т. 1—2, М., 1955—59; Oppenheimer J. M.; Essays in the history of embryology and biology, Camb. (Mass.), 1967.

II. «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии» (Л., 1916—); «Онтогенез» (М., 1970—); «Archiv für Entwicluungsmechanik der Organismen» (B.— Hdlb.— N. Y.— Münch., 1984—; после смерти В. Ру — «Wilhelm Roux's Archives», Lpz.); «Journal of Embryology and Experimental Morphology» (L. - N. Y., 1953—); «Development, Growth and Differentiation» (Kyoto, 1954—); «Developmental Biology» (N. Y., 1959—); «Biology of Reproduction» (Baltimore, 1961—); «Mechanisms of Ageing and Development» (Lausanne, 1972—); «Plant Cell, Tissue and Organ Culture» (Hague, 1982—).

III. Объекты биологии развития, М., 1975.

IV. «Pascal folio. Bibliogr. internat. F. 54. Reproduction des vertébrés, embryologie des vertébrés et des invertébrés», P., 1984 (по 1983 — «Bull. signaletigue»...).

Раздел 4. Цитология, гистология.

I. Кольцов Н. К., Организация клетки. Сб. экспериментальных исследований, статей и речей, 1903—1935 гг., М.—Л., 1936; Вильсон Э., Клетка, т. 1—2, М. - Л., 1936—40; Насонов Д. Н., Александров В. Я., Реакция живого вещества на внешние воздействия, М.—Л., 1940; Хлопин Н. Г., Общебиологические и экспериментальные основы гистологии, М., 1946; Заварзин А. А., Избр. труды, т. 1—4, М. - Л., 1950—53; Трошин А. С., Проблема клеточной проницаемости, М.—Л., 1956; Роскин Г. И., Левинсон Л. Б., Микроскопическая техника, М., 1957; Румянцев А. В., Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей, М., 1958; Данжар П., Цитология растений и общая цитология, М., 1959; Браше Ж., Биохимическая цитология, пер. с англ., М., 1960; Пирс Э., Гистохимия. Теоретическая и прикладная, пер. с англ., М., 1962; Насонов Д. Н., Некоторые вопросы морфологии и физиологии клетки, М. - Л., 1963; Мэзия Д., Митоз и физиология клеточного деления, пер.

с англ., М., 1963; Берстон М., Гистохимия ферментов, пер. с англ., М., 1965; Руководство по цитологии, т. 1—2, М.—Л., 1965—66; Бродский В. Я., Трофика клетки, М., 1966; Алов И. А., Брауде А. И., Аспиз М. Е., Основы функциональной морфологии клетки, 2 изд., М., 1969; Иванов И. Ф., Ковальский П. А., Цитология, гистология, эмбриология, М., 1969; Фриденштейн А. Я., Чертков И. Л., Клеточные основы иммунитета, М., 1969; Хрущов Н. Г., Функциональная цитохимия рыхлой соединительной ткани, М., 1969; его же, Гистогенез соединительной ткани, М., 1976; Спирин А. С., Гаврилова Л. П., Рибосома, 2 изд., М., 1971; Леви А., Сикевиц Ф., Структура и функции клетки, пер. с англ., М., 1971; Робертис Э., Новинский В., Саэс Ф., Биология клетки, пер. с англ., М., 1973; Иост Х., Физиология клетки, пер. с англ., М., 1975; Вельш У., Шторх Ф., Введение в цитологию и гистологию животных, пер. с англ., М., 1976; Поликар А., Элементы физиологии клетки, пер. с франц. Л., 1976; Евгеньева Т. П., Межклеточные взаимодействия и их роль в эволюции, М., 1976; Ролан Ж.-К., Селоши А., Селоши Д., Атлас по биологии клетки, пер. с франц., М., 1978; Райков И. Б., Ядро простейших, Л., 1978; Рингерц Н., Сэвидж Р., Гибридные клетки, пер. с англ., М., 1979; Свенсон К., Уэбстер П., Клетка, пер. с англ., М., 1980; Бродский В. Я., Урываева И. В., Клеточная полиплоидия, М., 1981; Зеленин А. В., Кущ А. А., Прудовский И. Б., Реконструированная клетка, М., 1982; Заварзин А. А. (младший), Харазова А. Д., Основы общей цитологии, Л., 1982; Зенгбуш П., Молекулярная и клеточная биология, пер. с нем., т. 1—3, М., 1982; Хэм А., Кормак Д., Гистология, т. 1—5, пер. с англ., М., 1982—83; Айзенштадт Т. Б., Цитология оогенеза, М., 1984; Клишов А. А., Гистогенез и регенерация тканей, Л., 1984; Ченцов Ю. С., Общая цитология, 2 изд., М., 1984; Заварзин А. А. (младший), Основы сравнительной гистологии, Л., 1985; Албертс Б. и др., Молекулярная биология клетки, пер. с англ., М., т. 1—, 1986—; «International Review of Cytology», v. 1—85—(N. Y., 1952—84—); The cell. Biochemistry, physiology, morphology, v. 1—4, N. Y.— L., 1959—64; Voss H., Grundriss der normalen Histologie und mikroskopischen Anatomie, 12 Aufl., Lpz., 1963; Bloom W., Fawcett D., A textbook of histology, 9 ed., N. Y., 1968; Brown W. V., Bertke E. M., Textbook of cytology, Saint Louis, 1969; Fuller H., Zellen-Bausteine des Lebens, Lpz.— [u. a.], 1970; Advances in cell and molecular biology, v. 1—3, N. Y.— [a. o.], 1971—74; Hirsch G. C., Ruska H., Sitte P., Grundlagen der Cytologie, Jena, 1973; The cell nucleus, v. 1—11, N. Y., 1974—82; Rhodin J. A. C., Histology: a text and atlas, 2 ed., N. Y.— [a. o.], 1974; Krstić R. V., Ultrastructure der Säugetierzelle. Ein Atlas zum Studium für Mediziner und Biologen, B.— [u. a.], 1976; Altman P. L., Katz D. D., Cell biology, Bethesda, 1976; McElroy W. D., Swenson C. P., Modern cell biology, N. Y., 1976; De Witt W., Biology of cell an evolutionary approach, Phil. — [a. o.], 1977; Sheeler P., Bianchi D. E., Cell biology: structure, biochemistry and function, N. Y.— [a. o.], 1980; Fawcett D. W., The cell, Phil., 1981; Wolfe S. L., Biology of the cell, Belmont (Calif.), 1981; Ude J., Koch M., Die Zelle. Atlas der Ultrastrukture, Jena, 1982; Rogers A. W., Cell and tissues. An introduction to histology and cell biology, L., 1983.

История. Соболь С. Л., История микроскопа и микроскопических исследований в России в 18 в., М.— Л., 1949; Щербакова А. А., История цитологии растений в России в 19 в., М., 1961; Кацнельсон З. С., Клеточная теория в ее историческом развитии, Л., 1963; Вермель Е. М., История учения о клетке, М., 1970; Hughes A., A history of cytology, L.— N. Y., 1959.

II. «Цитология» (М.— Л., 1959—); «Биологические мембраны» (М., 1984—); «Биополимеры и клетка» (К., 1985—); «La Cellule» (Lierre — Louvain, 1884—); «Cell and Tissue Research» (B., 1924—; до 1974— «Zeitschrift für Zellforschung»); «Protoplasma» (Wien — N. Y., 1926—; в начале издания — Lpz.,); «Revue de cytologie et de biologie végétales» (P., 1934—); «Chromosoma» (B., 1939—); «Caryologia» (Florentiae, 1948—; в начале издания Torino); «Experimental Cell Research» (N. Y.— L., 1950—); «Journal of Histochemistry and Cytochemistry» (Baltimore, 1953—); «Acta Histochemica» (Jena, 1954—); «Cellular and Molecular Biology» (Oxf., 1956; до 1977 — «Annales d'Histochimie», P.); «Histochemistry» (B., 1958—); «Journal of Ultrastructure Research» (N. Y., 1958—); «Journal of Cell Biology», Baltimore, 1962—; 1955—61— «Journal of Biophysical and Biochemical Cytology»); «Journal of Cell Science» (Camb., 1966—; до 1966 — «Quarterly Journal of Microscopical Science»...); «Cell and Tissue Kinetics» (Oxf.— Edinburgh, 1968—); «Tissue and Cell» (Edinburgh, 1969—); «Journal of Submicroscopic Cytology» (Bologna, 1969—); «European Journal of Cell Biology» (Stuttg., 1969—; до 1979 — «Cytobiologie»); «Journal of Membrane Biology» (N. Y., 1969—); «Cytobios» (Camb., 1970—); «Cell Differentiation» (Amst., 1972—); «Differentiation» (L., 1973—); «Cell» [Camb. (Mass.)— L., 1974—]; «Cell Biology International Reports», L., 1977—; «Cell Biophysics» (L., 1979—); «Biology of the Cell» (P., 1981—; 1977—80 — «Biologie cellulaire»; до 1977 — «Journal de Microscopie»); «Molecular and Cellular Biology» (Wash., 1981—); «Plant Cell Reports» (B. West, 1982—).

III. Клишов А. А., Краткий цитологический словарь, Л., 1968.

IV. Матиенко Б. Т., Клейман Р. П., Загорча Э. К., Электронная микроскопия растительных клеток и тканей. Библиогр. указатель за 1948—62 гг., в. 1, Киш., 1975; Чайка Н. А., Оношко Т. Н., Клеточные и органные культуры. Библиогр. указатель отеч. и заруб. лит-ры за 1969—74 гг., Л., 1976; Ультраструктура растительных клеток и тканей. Библиогр. указатель за 1967—70 гг., Киш., 1978; La Cellule. Tables générales des tomes I—XL, 1885—1931, Lierre — Louvain, 1931.

Раздел 5. Генетика.

I. Филипченко Ю. А., Наследственность, М., 1917; 2 изд., М., 1924; его же, Изменчивость и методы ее изучения, М. - Пг., 1923; 5 изд., М., 1978; его же, Генетика, 4 изд., М.—Л., 1937; Левитский Г. А., Материальные основы наследственности, К., 1924; Морган Т., Структурные основы наследственности, пер. с англ., М., 1924; его же, Теория гена, Л., 1927; его же, Избр. работы по генетике, М.— Л., 1937; Иогансен В., Элементы точного учения об изменчивости и наследственности, Л., 1933; Рокицкий П. Ф., Генетика. Общий курс, 2 изд., М., 1934; Карпеченко Г. Д., Теория отдаленной гибридизации, М. - Л., 1935; Серебровский А. С., Гибридизация животных, М.— Л., 1935; его же, Селекция животных и растений, М., 1969; его же, Генетический анализ, М., 1970; Рыжков В. Л., Генетика пола, Хар., 1936; Меллер Г. Д., Избр. работы, пер. с нем., М., 1937; Цицин Н. В., Отдаленная гибридизация растений, М., 1954; Вагнер Р., Митчел Г., Генетика и обмен веществ, пер. с англ., 1958; Дубинин Н. П., Молекулярная генетика и действие излучения на наследственность, М., 1963; его же, Общая генетика, М., 1976; Мендель Г., Опыты над растительными гибридами, пер. с нем., М., 1965; Штерн К., Основы генетики человека, пер. с англ., М., 1965; Актуальные вопросы современной генетики, М., 1966; Вавилов Н. И., Избр. соч., Генетика и селекция, М., 1966; его же, Избр. произв., т. 1—2, Л., 1967; Гольдфарб Д. М., Введение в генетику бактерий, М., 1966; Медведев Н. Н., Практическая генетика, М., 1966; Джинкс Дж., Нехромосомная наследственность, М., 1966; Сталь Ф., Механизм наследственности, М., 1966; Хартман Ф., Саскайнд З., Действие гена, М., 1966; Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л., Генетика популяций и селекция, М., 1967; Лобашев М. Е., Генетика, 2 изд., Л., 1967; Мюнтцинг А., Генетика. Общая и прикладная, пер. с англ., 2 изд., М., 1967; Рейвин А., Эволюция генетики, пер. с англ., М., 1967; Гершкович И., Генетика, пер. с англ., М., 1968; Мендель Г., Ноден Ш., Сажрэ О., Избр. работы, 2 изд., М., 1968; Основы цитогенетики человека, М., 1969; Хатт Ф., Генетика животных, пер. с англ., М., 1969; Хромосомные числа цветковых растений, Л., 1969; Меттлер Л., Грегг Т., Генетика популяции и эволюция, М., 1972; Девидсон Э., Действие генов в раннем развитии, М., 1972; Сэджер Р., Цитоплазматические гены и органеллы, пер. с англ., М., 1975; Фролов И. Т., Пастушный С. А., Менделизм и философские проблемы современной генетики, М., 1976; Корочкин Л. И., Взаимодействие генов в развитии, М., 1977; Ауэрбах Ш., Проблемы мутагенеза, пер. с англ., М., 1978; Ли Ч., Введение в популяционную генетику, пер. с англ., М., 1978; Рапопорт И. А., Шигаева М. Х., Ахматуллина Н. Б., Химический мутагенез (проблемы и перспективы), А.-А., 1980; Конюхов Б. В., Генетика развития позвоночных, М., 1980; Генетика и благосостояние человечества (Тр. XIV Международного генетического конгресса, М., 21—30 августа 1978 года), М., 1981; Стент Г., Калиндар Р., Молекулярная генетика, пер. с англ., М., 1981; Вудс Р., Биохимическая генетика, пер. с англ., М., 1982; Тарасов В. А., Молекулярные механизмы репарации и мутагенеза, М., 1982; Гершензон С. М., Основы современной генетики, 2 изд., К., 1983; Инге-Вечтомов С. Г., Введение в молекулярную генетику, М., 1983; Лекявичус Р. К., Химический мутагенез и загрязнение окружающей среды, Вильнюс, 1983; Газарян К. Г., Тарантул В. З., Геном эукариот, М., 1983; Ратнер В. А., Молекулярная генетика: принципы и механизмы, Новосиб., 1983; Жебровский Л. С., Бабуков А. В., Иванов К. М., Генофонд сельскохозяйственных животных и его использование в селекции, Л., 1983; Гинзбург Э. Х., Описание наследования количественных признаков, Новосиб., 1984; Айяла Ф. Дж., Введение в популяционную и эволюционную генетику, пер. с англ., М., 1984; Эрман Л., Парсонс П. А., Генетика поведения и эволюция, пер. с англ., М., 1984; Хесин Р. Б., Непостоянство генома, М., 1984; Жученко А. А., Король А. Б., Рекомбинация в эволюции и селекции, М., 1985; Мазер К., Джинкс Д., Биометрическая генетика, пер. с англ., М., 1985; Шевченко В. А., Померанцева М. Д., Генетические последствия действия ионизирующих излучений, М., 1985; Эволюция генома, пер. с англ., М., 1986; Льюин Б., Гены, пер. с англ., М. (в печати); Gunther E., Grundriss der Genetik, 2 Aufl., Jena, 1971; Lewin B. M., Gene expression, v. 1—3, N. Y., 1974—77; Carlberg D. M., Essentials of bacterial and viral genetics, Springfield, 1976; Monographs on theoretical and applied genetics, v. 1—7, B.— [u. a.], 1975—1983; Bodmer W. F., Cawalli-Sforza L. L., Genetics, evolution and man, S. F., 1976; Bohme H., Beiträge zur Genetik und Abstammungslehre, B., 1976; Goodenough U., Genetics, 2 ed., N. J., 1978; Fincham J. R. St., Day P. R., Radford A., Fungal genetics, 4 ed., Oxf.— [a. o.], 1979; Fishbein L., Potential industrial carcinogens and mutagens, Amst.— [a. o.], 1979; Birge E. A., Bacterial and bacteriophage genetics, N. Y.— [a. o.], 1981; Advances in genetics, development and evolution of drosophila, N. Y., 1982; Sankarayanan K., Genetic effects of ionizing radiation in multicellular eukaryotes and the assessment of genetic radiation hazards in man, Amst., 1982; Gottschalk W., Wolff G., Induced mutations in plant breeding, B.— [u. a.], Mobile genetic elements, N. Y., 1983; Ayala F., Kiger J. A., Modern genetics, N. Y., 1984; Human population genetics, N. Y., 1984; Hay D. A., Essentials of behavior genetics, Melbourne, 1985.

История. Гайсинович А. Е., Зарождение генетики, М., 1967; Классики советской генетики, 1920—1940, Л., 1968; Бляхер Л. Я., Проблема наследования приобретенных признаков. История априорных и эмпирических попыток ее решения, М., 1971; Бабков В. В., Московская школа эволюционной генетики, М., 1985; Roberts H. F., Plant hybridization before Mendel.

Princeton, 1929; Zircle C., The beginnings of plant hybridization, Phil., 1935; Bartelmess A., Vererbungswissenschaft, Freiburg — Münch., 1952; Dunn L. C., A short history of genetics, St. Louis - San Francisco, 1965; Sturtevant A. H., A history of genetics, N. Y., 1965; Carlson E. A., The gene. A critical history, Phil., 1966; Olby R., Origins of mendelism, L., 1966; его же, The path to the double helix, L., 1974; Provine W. B., The origins of theoretical population genetics, Ch., 1971; Stubbe H., History of genetics from prehistoric times to the rediscovery of Mendel's laws, Camb. (Mass.), 1972; Portugal F. H., Cohen J. S., A century of DNA. A history of the discovery of the structure and function of the genetic substance, Camb. (Mass.), 1978; Watson I. D., Tooze I., The DNA story, S. F., 1981.

II. «Генетика» (М., 1965 -); «Цитология и генетика» (К., 1967—); «Успехи современной генетики» (М., 1967—); «Молекулярная генетика, микробиология и вирусология» (М., 1983 -); «Journal of Heredity» (Wash., 1909 -); «Journal of Genetics» (Camb., 1910—); «Genetics» (Brooklyn — N. Y., 1916—); «Hereditas» (Lund, 1920—); «Theoretical and Applied Genetics» (B., 1929—); «Advances in genetics» (N. Y., 1947—); «Heredity» (Edinburgh, 1947—); «Genetical Research» (L.— N. Y., 1960 -); «Cytogenetics and Cell Genetics» (Basel— [e. a.], 1973—; 1962 -72 —«Cytogenetics»); «Mutation Research» (Amst., 1964—); «Folia Mendeliana» (Brno, 1966—); «Annual Review of Genetics» (California, 1967—); «Biochemical Genetics» (N. Y., 1967—); «Molecular and General Genetics» (B.— [a. o.], 1967) (1908 -67— «Zeitschrift für induktive Abstamungs- und Vererbungslehre»); «Behavior Genetics» (N. Y. - L., 1971—); «Somatic Cell Genetics» (N. Y.— L., 1975—); «Current Genetics» (B.— [a. o.], 1977—); Plasmid (An International Journal Devoted to Extrachromosomal Gene systems) (N. Y.— L., 1978 -); «Developmental Genetics» (N. Y., 1979—); «Environmental Mutagenesis» (N. Y., 1979—); «Journal of Molecular and Applied Genetics» (N. Y., 1981—); «Current Advances in Genetics and Molecular Biology» (Oxf., 1984—).

III. Ригер Р., Михаэлис А., Генетический и цитогенетический словарь, пер. с нем., М., 1967; Салганик Л. М., Англо-русский словарь генетических и цитологических терминов, Новосиб., 1973; Гуляев Г. В., Мальченко В. В., Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению, 2 изд., М., 1983; Handbook of genetics, v. 1—5, N.Y.— L., 1974—76; King R., A dictionary of genetics, 2 ed., N. Y.— [a. o.], 1974; Rieger R. [a. o.], Glossary of genetics and cytogenetics, 4 ed., B.— [a. o.], 1976; L'Heritter Ph., Dictionnaire de génétique, P. [e. a.], 1979.

IV. «Реферативный журнал. Генетика человека» (М., 1969—); «Реферативный журнал. Генетика и селекция возделываемых растений» (М., 1978—); Отдаленная гибридизация растений. Библиогр. указатель. Отеч. лит-ра 1759—1967 гг., М., 1970; Иностр. лит-ра 1694—1975 гг., М., 1979; Drosophila. Information Service» (N. Y., 1934—; в наст. время — Lawrence, Kansas); «Genetics Abstracts» (Bethesda, 1969 -); «Pascal explore. Bibliogr. internat. Génétique» (P., 1984—; до 1984— «Bulletin signalétique», sér. 363).

Раздел 6. Физико-химическая биология (биохимия, биофизика, молекулярная биология, радиобиология) и биотехнология.

I. Кизель А. Р., Химия протоплазмы, М.— Л., 1940; Лазарев П. П., Современные проблемы биофизики, М.— Л., 1945; Гурвич А. Г., Митогенетическое излучение, 3 изд., М., 1945; Браунштейн А. Е., Биохимия аминокислотного обмена, М.— Л., 1949; Бах А. Н., Собр. трудов по химии и биохимии, М., 1950; Граевский Э. Я., Шапиро Н. И., Современные вопросы радиобиологии, М., 1957; Энгельгардт В. А., Нек-рые проблемы современной биохимии, М., 1959; Михлин Д. М., Биохимия клеточного дыхания, М., 1960; Белозерский А. Н., Нуклеиновые кислоты и их биологическое значение, М., 1961; Северин С. Е., Биохимические основы жизни, М., 1961; Современные проблемы биофизики, т. 1—2, пер. с англ., М., 1961; Анфинсен К., Молекулярные основы эволюции, пер. с англ., М., 1962; Тарусов Б. Н., Первичные процессы лучевого поражения, М., 1962; Кузин А. М., Радиационная биохимия, М., 1962; его же, Структурно-метаболическая гипотеза в радиобиологии, М., 1970; его же, Молекулярная радиобиология клеточного ядра, М., 1973; Пасынский А. Г., Биофизическая химия, М., 1963; Молекулярная биология, пер. с англ., М., 1963; Бак З., Александер П., Основы радиобиологии, пер. с англ., М., 1963; Аккерман Ю., Биофизика, пер. с англ., М., 1964; Биофизика клетки, М., 1965; Волькенштейн М. В., Молекулы и жизнь. Введение в молекулярную биофизику, М., 1965; Биофизика мышцы, М., 1966; Гродзенский Д. Э., Радиобиология. Биологическое действие ионизирующих излучений, 3 изд., М., 1966; Корогодин В. И., Проблемы пострадиационного восстановления, М., 1966; Молекулы и клетки, пер. с англ., т. 1—7, М., 1966—82; Биохимия растений, пер. с англ., М., 1968; Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И., Корогодин В. И., Применение принципа попадания в радиобиологии, М., 1968; Хуг О., Келлерер А. М., Стохастическая радиобиология, пер. с нем., М., 1969; Ратнер В. А., Принципы организации и механизмы молекулярно-генетических процессов, Новосиб., 1972; Бреслер С. Е., Введение в молекулярную биологию, 3 изд., М.— Л., 1973; Овчинников Ю. А. и др., Мембранно-активные комплексы, М., 1974; Ньюсхолм Э., Старт К., Регуляция метаболизма, пер. с англ., 1977; Уотсон Дж., Молекулярная биология гена, пер. с англ., М., 1978; Беккер М. Е., Введение в биотехнологию, М., 1978; Крю Ж., Биохимия. Медицинский и биологический аспекты, пер. с фр., М., 1979; Лукнер М., Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных, пер. с англ., М., 1979; Кретович В. Л., Биохимия растений, М., 1980; его же, Введение в энзимологию, 3 изд., М., 1986; Мецлер Д., Биохимия, т. 1—3, пер. с англ., 1980; Фершт Э., Структура и механизм действия ферментов, пер. с англ., М., 1980; Основы биохимии, т. 1—3 (Уайт А. и др.), пер. с англ., М., 1981; Букин В. Н., Биохимия витаминов. Избр. труды, М., 1982; Франк Г. М., Биофизика живой клетки. Избр. труды, М., 1982; Диксон М., Уэбб Э., Ферменты, т. 1—3, пер. с англ., М., 1982; Зенгбуш П., Молекулярная и клеточная биология, т. 1—3, пер. с нем., М., 1982; Эйген М., Шустер П., Гиперцикл: принципы самоорганизации макромолекул, пер. с англ., 1982; Дюга Г., Пенни К., Биоорганическая химия. Химические подходы к механизму действия ферментов, пер. с англ., М., 1983; Кантор Ч., Шиммел П., Биофизическая химия, пер. с англ., т. 1—3, М., 1984; Биотехнология, под ред. А. А. Баева, М., 1984; Мусил Я., Новакова О., Кунц К., Современная биохимия в схемах, пер. с англ., 2 изд., М., 1984; Ленинджер А., Основы биохимии, т. 1—3, пер. с англ., М., 1985; Гудвин Т., Мерсер Э., Введение в биохимию растений, т. 1—2, пер. с англ., 1986 (в печати); Уотсон Дж., Туз Дж., Курц Д., Рекомбинантные ДНК. Краткий курс, пер. с англ. (в печати); Бохинский Р., Современные воззрения в биохимии, пер. с англ., М. (в печати); Сим Э., Биохимия мембран, пер. с англ., М., 1985; «Annual Review of Biochemistry», v. 1—52— (Palo Alto (Calif.), 1932—83—); «Advances in Enzymology and Related Subjects of Biochemistry», v. 1—56— (N. Y., 1941—84—); «Advances in Protein Chemistry» (N. Y., 1945—); «Advances in Carbohydrate Chemistry and Biochemistry», v. 1—41— (N. Y., 1945—83—); «Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry», v. 1—28—(N. Y.— L., 1950 -74—); «Advances in Comparative Physiology and Biochemistry», v. 1—8— (N. Y.— L., 1962—82—); «Advances in Lipid Research», v. 1—20— (N. Y.— [a. o.], 1963—83—); «Advances in Enzyme Regulation», v. 1—22— (Oxf.— [a. o.], 1963—84—); «Progress in Nucleic Acid Research», v. 1—29— (N. Y.— L., 1963—83—); «Molecular Biology, Biochemistry and Biophysics», v. 1—35— (B., 1968—82—); «Progress in Molecular and Subcellular Biology», v. 1—8— (B.— [u. a.], 1969—83—); «Advances in Biophysics», v. 1—17— (Tokyo— [a. o.], 1970—84—); «Advances in Steroid Biochemistry», v. 1—7— (L.— N. Y., 1970—79—); «Advances in Cell and Molecular Biology», v. 1—3 (N. Y.— [a. o.], 1971—74); «Advances in Biochemical Engineering», v. 1—24— (B.—[a. o.], 1971—83—); «Annual Review of Biophysics and Bioengineering», v. 1 -12— (Palo Alto (California), 1972—83—); Photochemical and Photobiological Reviews, v. 1—7— (N. Y.,— L., 1976—83—); Radiation biology, v. 1, N. Y.— Toronto — L., 1954; Physical techniques in biological research, v. 1—5, N. Y., 1955—64; Casey E., Biophysics, Concepts and mechanisms, N. Y. — L., 1962; Romanoff A. L., Biochemistry of the Avia Embryo, N. Y., 1967; Neuhoff V., Micromethods in molecular biology, B., 1973; Haggis G. H., Introduction to molecular biology, 2 ed., L., 1974; Banks P., Bartley W., Birt L. M., The biochemistry of the tissues, 2 ed., N. Y. —[a. o.], 1976; Freifelder D., Physical biochemistry. Application to biochemistry and molecular biology, S. F., 1976; Hopfinger A. J., Intermolecular interactions and biomolecular organization, N. Y.— [a. o.], 1977; Mathematical models in molecular biology, Camb.— [a. o.], 1980; The biochemistry of plants. A comprehensive treatise, v. 1—8, N. Y.— [a. o.], 1980 -81; Principles of metabolic control in mommalian systems, N. Y., 1980; Robertis E. D. P., Robertis E. M. F., Essentials of cell and molecular biology, Phil. — [a. o.], 1981; Schleif R. F., Wensink P. C., Practical methods in molecular biology, N. Y.— [a. o.], 1981; Jardetzky O., Roberts G. C. K., NMR in molecular biology, N. Y.— [a. o.], 1981; Biophysik, 2 Aufl., B., 1982; Nucleic acid biochemistry and molecular biology, Oxf., 1982; Genetic engineering (biotechnology sourcebook), L., 1982; Genetic engineering and biotechnology jearbook, Amst.— [a. o.], 1983; Robertson R. N., The lively membranes, Camb., 1983; Glover D. M., Gene cloning, The mechanism of DNA manipulation, L., 1984; Biotechnology. Principles and Applications, Oxf., 1985; Mantell S. H., Matthews J. A., McKee R. A., Principles of plant biotechnology, Oxf., 1985; DNA cloning. A practical approach, v. 1—2, Oxf., 1985.

История. Толкачевская Н. Ф., Развитие биохимии животных, М., 1963; Кретович В. Л., Очерки по истории биохимии в СССР, М., 1984; Мирзоян Э. Н., Развитие сравнительно-эволюционной биохимии в России, М., 1984; Lieben F., Geschichte der physiologischen Chemie, Lpz.— [u. a.], 1935; Fruton I. S., Molecules and life. Historical essays on the interplay of chemistry and biology, N. Y., 1972; Selected topics in the history of biochemistry, Amst., 1983 (Comprehensiv biochemistry, v. 35).

II. «Украинский биохимический журнал» (К., 1926—); «Биохимия» (М., 1936—); «Бюллетень экспериментальной биологии и медицины» (М., 1936—); «Вопросы медицинской химии» (М., 1949—; с 1955 — новая нумерация); «Успехи биологической химии» (М., 1950—); «Биофизика» (М., 1956—); «Радиобиология» (М., 1961—); «Журнал эволюционной биохимии и физиологии» (М.— Л., 1965—); «Прикладная биохимия и микробиология» (М., 1965—); «Молекулярная биология» (М., 1967—); «Биоорганическая химия» (М., 1975—); «Биотехнология» (М., 1985—); «Proceedings of the Society for Experimental biology and Medicine» (N. Y.— L., 1903/1904—); «Journal of Biological Chemistry» (Baltimore, 1905 -); «Biochemical Journal» (L., 1906—; в начале издания — Liverpool); «Biochimie» (P., 1914—); «Bulletin de la société de chimie biologique» (P., 1914—); «The Journal of Biochemistry» (Tokyo, 1922—); «Bulletin of Mathematical Biophysics» (Chi., 1936—); «Archives of Biochemistry and Biophysics» (N. Y.— L., 1942—; в 1942 -51 - «Archives of Biochemistry»); «Experientia» (Basel, 1945 -); «Biochimica et Biophysica Acta» (Amst., 1947—); «Advances in Biological and Medical Physics» (N. Y., 1948 -); «Acta vitaminologica et enzymologica. Rivista internazionale di vitaminologia e di enzymologia» (Milano, 1948—); «Progress in Biophysics and Molecular Biology. An International Review Journal», Oxf.— N. Y., L., 1950—); «Progress in Biophysics

and Biophysical Chemistry» (L., 1950—); «Radiation Research» (N. Y.— L., 1954 -); «Giornale di Biochimica» (Rome, 1955—); «Journal of Inorganic and Nuclear Chemistry» (L.— N. Y., 1955—); «Cellular and Molecular Biology» (Oxf.— [a. o.], 1956—); «Journal of Neurochemistry» (Oxf. - [a. o.], 1956 -); «Biochemical Pharmacology» (L. [a. o.], 1958 -); «Journal of Chromatography» (Amst., 1958); «Biotechnology and Bioengineering» (N. Y., 1959 -; в 1959 - 61 - «Journal of Biochemical and Microbiological Technology and Engineering»); «Journal of Molecular Biology» (N. Y. - L., 1959 -); «International Journal of Radiation Biology» (L., 1959); «Biochemical and Biophysical Research Communications» (N. Y.— L., 1959); «Biophysical Journal» (N. Y., 1960—); «Analytical Biochemistry» (N. Y.— L., 1960—); «Comparative Biochemistry and Physiology. B. Comparative Biochemistry» (L. [a. o.], 1960-); «Enzyme» (Basel, 1961—); «Radiation Botany» (L. - N. Y., 1961—); «Phytochemistry» (Oxf.— [a. o.], 1961 -); «Biochemistry» (Wash., 1962—); «Photochemistry and Photobiology» (Oxf. - [a. o.], 1962 -); «Lipids» (Chi., 1966—); «Studia Biophysica» (B., 1966—); «The Isozyme Bulletin» (N. Y., 1968 -); «The Journal of Membrane Biology» (N. Y., 1969—); «Hormone Research» (Basel - [a. o.], 1970 -); «International Journal of Biochemistry» (L.- - [a. o.], 1970 -); «Journal of Bioenergetics and Biomembranes» (N. Y.— L., 1970 -); «Journal of Molecular Evolution» (B.— [a. o.], 1971—); «Molecular and Cellular Biochemistry» (Hague, 1973—); «Bioelectrochemistry and Bioenergetics» (Basel, 1947 -); «Applied Biochemistry and Biotechnology» (Clifton, 1976—; в 1976 80 — «Journal of Solidphase Biochemistry»); «Membrane Biochemistry» (N. Y., 1978 -); «Journal of Applied Biochemistry» (N. Y., 1979 -); «Journal of Biochemical and Biophysical Methods» (Amst., 1979—); «The Journal of Histochemistry and Cytochemistry» (Baltimore, 1979—); «Photobiochemistry and Photobiophysics» (Amst., 1979—); «Enzyme and Microbial Technology» (Guildford, 1979 -); «International Journal of Biological Macromolecules. Structure and Function» (Guildford, 1979—); «Biochemistry International» (North Ryde, 1980—); «Bioelectromagnetics» (N. Y., 1980 -); «Molecular and Biochemical Parasitology» (Amst., 1980 -); «Journal of Bioelectricity» (N. Y., 1981—); «Plant Molecular Biology» (Hague, 1981 -); «Nucleosides and Nucleotides» (N. Y., 1982 -); «Plant Physiology and Biochemistry» (New Delhi, 1982 -; по 1981 - «Plant Biochemical Journal»); «Journal of Biomolecular Structure and Dynamics» (N. Y., 1983—); «Bio/Technology» (N. Y., 1983—); «Trends in Biotechnology» (Amst., 1983-); «Journal of Biotechnology» (Amst., 1984—); «Current Advances in Biochemistry» (Oxf.— [a. o.], 1984—); «Biological Chemistry Hoppe Seyler» (B.— N. Y., 1985—; 1896—1984 - «Hoppe-Seyler's Zeitschrift für physiologische Chemie»; 1877 95 — «Zeitschrift für physiologische Chemie»).

III. Биохимический справочник, К., 1979; Molekularbiologie, Lpz., 1972 (Meyers Taschen-Lexikon); E v a n s A., Glossary of molecular biology, L., 1974; Brockhaus ABC, Biochemie, Lpz., 1975; Handbook of biochemistry and molecular biology, v. 1—3, 3 ed., Cleveland, 1975 -76; S t e n e s h J., Dictionary of biochemistry, N. Y.— [a. o.], 1975; Wörterbuch der Biochemie: Dt., Engl., Fr., Russ., Span., Fr./M., 1978; Concise encyclopedia of biochemistry, B.— N. Y., 1983.

IV. Биохимия растений. Библиографический указатель отечественной литературы за 1938—52, М., 1956; П е р е в е р з е в А. Е., Радиобиология клетки. Библиография советской литературы. 1917—1967 гг., Л., 1970; «Реферативный журнал. Физико-химическая биология и биотехнология» (М., 1964—; 1964—83— «Р. ж. Биологическая химия»): серии «Биофизика» (с 1983), «Молекулярная биология» (с 1983), «Биотехнология» (с 1982); «Реферативный журнал. Радиобиология» (М., 1973—); Biochemistry Abstracts [Camb. (USA), 1971 -; с 1985 — Cambridge Scientific Biochemistry Abstracts, Bethesda (USA); part 1 — Biological Membranes; part 2—Nucleic Acids; part 3 — Amino-acids, Peptides and Proteins]; Biosynthesis. A Review of the Literature, v. 1—7,— 1972—83— (за 1970—81 гг.); Nucleic Acid Research. Spec. publ., v. 1 (L.— Wash., 1974—); Immunology Abstracts (L.— Wash., 1977—); Biotechnology research abstracts, Camb. (USA), 1984—; «Pascal folio, F. 52, Bibliogr. internat. Biochimie et biophysique moléculaire, biologie moléculaire et cellulaire», P., 1985— (1984— «Bulletin signalétique», sér. 320, Bioch., biophys...); Biotechnology. A review and anot. bibliogr., L., 1981; F r u t o n J. S., A bio-bibliography short history of the biochemical sciences, since 1800, Phil., 1982; «Pascal folio F. 52 Bibliogr. internat. Biochimie et biophysique moléculaire, biologic moléculaire et cellulaire», P., 1985— (1984— «Bulletin signalétique», sér. 320, Bioch., biophys...).

Раздел 7. Экология, популяционная биология, жизненные формы.

I. С е в е р ц о в С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, М.— Л., 1941; К а ш к а р о в Д. Н., Основы экологии животных, М.—Л., 1945; Ш е н н и к о в А. П., Экология растений, М., 1950; Б е л о п о л ь с к и й Л. О., Экология морских колониальных птиц Баренцева моря, М., 1957; Л э к Д., Численность животных и её регуляция в природе, пер. с англ., М., 1957; Н а у м о в Н. П., Экология животных, 2 изд., М., 1963; М а к ф е д ь е н Э., Экология животных, пер. с англ., М., 1965; Б и б л ь Р., Цитологические основы экологии растений, пер. с нем., М., 1965; Г р е й г-С м и т П., Количественная экология растений, пер. с англ., М., 1967; Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций, М., 1968; Ш в а р ц С. С., Эволюционная экология животных, Свердловск, 1969; Т и ш л е р В., Сельскохозяйственная экология, пер. с нем., М., 1971; У а т т К., Экология и управление природными ресурсами, пер. с англ., 1971; С е р е б р я к о в а Т. И., Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков, М., 1971; Современные проблемы экологии, М., 1973; Т и м о ф е е в-Р е с о в с к и й Н. В., Я б л о к о в А. В., Г л о т о в Н. В., Очерк учения о популяции, М., 1973; К о в а л ь с к и й В. В., Геохимическая экология, М., 1974; Д а ж о Р., Основы экологии, пер. с франц., М., 1975; О д у м Ю., Основы экологии, пер. с англ., М., 1975; е г о ж е, Экология, т. 1—2, пер. с англ., М., 1986; У и л ь я м с о в М., Анализ биологических популяций, пер. с англ., М., 1975; Ш и л о в И. А., Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных, М., 1977; е г о ж е, Физиологическая экология животных, М., 1985; В а р л и Д ж. К., Г р о д у э л л Д ж. Р., Х а с с е л М. П., Экология популяций насекомых (аналитический подход), пер. с англ., М., 1978; Б а р б ь е М., Введение в химическую экологию, пер. с франц., М., 1978; Л а р х е р В., Экология растений, пер. с нем., М., 1978; Экологическое прогнозирование, М., 1979; Н о в и к о в Г. А., Основы общей экологии и охраны природы, Л., 1979; Р и к е р У. Е., Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб, пер. с англ., М., 1979; К о л и Г., Анализ популяций позвоночных, пер. с англ., М., 1979; Р и к л е ф с Р., Основы общей экологии, пер. с англ., М., 1979; М а н т е й ф е л ь Б. П., Экология поведения животных, М., 1980; Жизненные формы: структура, спектры и эволюция, М., 1981; П и а н к а Э., Эволюционная экология, пер. с англ., М., 1981; К у л ь т и а с о в И. М., Экология растений, М., 1982; М а к с и м о в А. А., Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз, Новосиб., 1984; О у э н Д. Ф., Что такое экология, пер. с англ., М., 1984; Экология и эволюционная теория, Л., 1984; Динамика ценопопуляций растений, М., 1985; Р а б о т н о в Т. А., Экология луговых трав, М., 1985; Х а р б о р н Д ж., Введение в экологическую биохимию, пер. с англ., М., 1985; W e a v e r J. E., C l e m e n t s F. E., Plant ecologie, 2 ed., N. Y. - L., 1938; C l e m e n t s F. E., S h e l f o r d V. E., Bioecology, N. Y., 1939; A l l e e W. C., E m e r s o n A. E., [a. o.], Principles of animal ecology, Phil. - L., 1949; A n d r e w a r t h a H. G., Introduction to the study of animal populations, Chi., 1961; C l a r k e G. L., Elements of ecology, N. Y., 1965; E l t o n C h., The pattern of animol communities, L., 1966; M a r g a l e f R., Perspectives in ecological theory, Chi. - L., 1968; A l e x a n d e r M., Microbial ecology, N. Y.—[a. o.], 1971; D u v i g n e a u d P., La synthese écologique. Populations communantes, ecosystemes, biosphere, noosphere, P., 1971; G a u s e G. F., The struggle for existence, 3 ed., N. Y., 1972; M a c - A r t h u r R. H., Geographical ecology. Patterns in the distribution of species, N. Y., 1972; E m l e r J. M., Ecology: an evolutionary approach, Mass., 1973; M c N a u g h t o n S. J., W o l f L. L., General ecology, N. Y., 1973; K e n d e i g h S. C h., Ecology with special reference to animals and man, 2 ed., N. Y., 1974; C o l l e r B. D., C o x G. W., J o h n s o n A. W., M i l l e r P. C., Dynamic ecology, L., 1974; Ecology and evolution of communities, Camb. — L., 1975; P r i c e P. W., Insect ecology, N. Y.- - [a. o.], 1975; P i e l o u E. C., Population and community ecology. Principles and methods, N. Y. - [a. o.], 1976; Methods in plant ecology, Oxf., 1976; S c h w e r d t f e g e r F r., Lehrbuch der Tierökologie, Hamb. — B., 1978; S t u g r e n B., Grundlagen der allgemeinen Ökologie, 3 Aufl., Jena, 1978; H u t c h i n s o n G. E., An introduction to population biology, New Haven, 1978; Systems ecology, Stroudsburg, 1979; B e g o n M., M o r t i m e r M., Population ecology. A unifield study of animals and plants, Oxf.— [a. o.], 1981; B e r r y m a n A. A., Population systems. A general introduction, N. Y.— L., 1981; C a m p b e l l R., Mikrobielle Ökologie, - B., 1981; E l s e t h G. D., B a u m g a r d n e r K. D., Population biology, N. Y.— [a. o.], 1981; S i l s e r t o n J. W., Introduction to plant population ecology, L. - N. Y., 1982; P i j l L. v a n d e r, Principles of dispersal in higher plants, 3 ed., B., 1982; O d u m H. T., Systems ecology: an introduction, N. Y., 1983; L a r c h e r W., Ökologie der Pflonzen auf physiologischer Grundlage, 4 Aufl., Stuttg., 1984; L i e b e r m a n N. Z., A r t h u r S., Landscape ecology. Theory and aplication, N. Y.— [a. o.], 1984; A n d r e w a r t h a H. G., B i r c h L. C., The ecological web: more on the distribution and abundance of animals, Chi., 1984; Perspectives on plant population ecology, Sunderland, 1984; T i s c h l e r W., Einführung in die Ökologie, 3 Aufl., Stuttg. - N. Y., 1984; Agricultural ecosystems. Unifying concepts, N. Y., 1985; K r e b s C. J., Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance, 3 ed., N. Y., 1985.

История. Очерки по истории экологии, М., 1970; Н о в и к о в Г. А., Очерк истории экологии животных, Л., 1980.

II. «Экология» (Свердловск, 1970 -); «Journal of Ecology» (— [a. o.], 1913—); «Ecology» (Brooklyn — N. Y.— [a. o.], 1920—); «Journal of Animal Ecology» (Camb., 1932); «Ecological Monographs» (Durham, 1931—); Advances in Ecologial Research (L.— N. Y., 1962 -); «Journal of Applied Ecology» (Oxf., 1964—); «Oecologia» (West-Berlin, 1968 -; до 1968— «Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere»); «Theoretical Population Biology» (N. Y.- L., 1970 -); «Annual Review of Ecology and Systematics» (Palo Alto, 1970—); «Biochemical Systematics and Ecology» (L., 1973); «International Journal of Ecology and Environmental Sciences» (Jaipur, 1975 -); «Behavioral Ecology and Sociobiology» (B.— [u. a.], 1976—); «Journal of Chemical Ecology» (N. Y.— L., 1975—); «Experimental Ecology» (N. Y., 1977—); «Acta Oecologica» (P., 1980 -; до 1980 - «Oecologia plantarum»); «Chemistry in Ecology» (N. Y.— L., 1982—).

III. Б ы к о в Б. А., Экологический словарь, А.-А., 1983; C a r p e n t e r J. R., An ecological glossary, Oklahoma, 1938; A l l a b y M., A dictionary of the environment, L., 1977; D a g e t P h., G o r d o n M., Vocabulaire d'écologie, 2 éd., P., 1979.

IV. «Ecology abstracts» (Bethesda, 1975—; v. 1—5, 1975—79 — «Applied Ecology Abstracts»); «Current Advances in Ecological Sciences. A monthly Subject Categorised Listings of Titles in Ecological Sciences from the Current Literature» (Oxf.— N. Y., 1975—); A bibliography of quantitative ecology, Stroudsburg, 1976; Pascal folio: Bibliogr. intern. F. 56. Ecologie animale et végétale, P., 1984 (до 1984 — Bull. signalétique...).

Раздел 8. Учение о биосфере, биогеоценология, биогеохимия.

I. В е р н а д с к и й В. И., Химическое строение биосферы Земли и её окружения, М., 1965; е г о ж е, Биосфера, М., 1967; е г о ж е, Размышления натуралиста, кн. 1—2, М., 1975—77; е г о

же, Живое вещество, М., 1978; его же, Проблемы биогеохимии, М., 1980; Дювиньо П., Танг М., Биосфера и место в ней человека, пер. с франц., М., 1968; Биосфера и её ресурсы, М., 1971; Биосфера, пер. с англ., М., 1972; Сукачев В. Н., Избр. труды, т. 1—3, Л., 1972—75; Уорд Б., Дюбо Р., Земля только одна, сокр. пер. с англ., М., 1975; Ковда В. А., Биохимические циклы в биосфере, М., 1976; Будыко М. И., Глобальная экология, М., 1977; его же, Эволюция биосферы, Л., 1984; Перельман А. И., Биокосные системы земли, М., 1977; Дылис Н. В., Основы биогеоценологии, М., 1978; Одум Г., Одум Э., Энергетический базис человека и природы, пер. с англ., М., 1978; Свирежев Ю. М., Логофет Д. О., Устойчивость биологических сообществ, М., 1978; Программа «Человек и биосфера» в странах социализма, М., 1979; Камшилов М. М., Эволюция биосферы, 2 изд., М., 1979; Структурно функциональная организация биогеоценозов, М., 1980; Уиттекер Р. Х., Сообщества и экосистемы, пер. с англ., М., 1980; Шипунов Ф. Я., Организованность биосферы, М., 1980; Разумовский С. М., Закономерности динамики биоценозов, М., 1981; Фамад Ф., Основы прикладной экологии. Воздействие человека на биосферу, пер. с франц., Л., 1981; Ковальский В. В., Геохимическая среда и жизнь, М., 1982; Крапивин В. Ф., Свирежев Ю. М., Тарко А. М., Математическое моделирование глобальных биосферных процессов, М., 1982; Виноградов Б. В., Аэрокосмический мониторинг экосистемы, М., 1984; Chapman W. B., Natural ecosystems, N. Y.— L., 1973; Rodgers C. L., Korstetter R. E., The ecosphere. Organisms, habitats and disturbances, N. Y. – [a. o.], 1974; Wilson R., Jones W. J., Energy, ecology and the environment, N. Y., 1974; Primary productivity of the biosphere, B.— N. Y., 1975; Walter H., Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre). Prinzipen ihrer Gliederung mit Beispielen, Stutt., N. Y., 1976; Patterns of primary production in the biosphere, Stroudsburg, 1978; Larsen J. A., The boreal ecosystem, N. Y.— [a. o.], 1980; Ecosystem theory and application, N. Y., 1983.

II. «Journal of environmental systems» (Farmigdale (N. Y.), 1971—).

III. Реймерс Н. Ф., Азбука природы. Микроэнциклопедия биосферы, М., 1980.

Раздел 9. Микробиология, вирусология, иммунология.

I. Виноградский С. Н., Микробиология почвы. Проблемы и методы. Пятьдесят лет исследований, М., 1952; Ивановский Д. И., Избр. произв., М., 1953; Костычев С. П., Избр. труды по физиологии и биохимии микроорганизмов, т. 1—2, М., 1956; Зильбер Л. А., Основы иммунологии, М., 1958; Пастер Л., Избр. труды, т. 1—2, М., 1960; Перфильев Б. В., Габе Д. Р., Капиллярные методы изучения микроорганизмов, М.— Л., 1961; Стэнли У., Вэленс Э., Вирусы и природа жизни, пер. с англ., М., 1963; Вирусология и иммунология, М., 1964; Актуальные вопросы вирусологии, М., 1965; Стент Г., Молекулярная биология вирусов бактерий, пер. с англ., М., 1965; Гадсон Г. А., Избр. труды, т. 1—2, М., 1967; Мейнелл Дж., Мейнелл Э., Экспериментальная микробиология, пер. с англ., М., 1967; Бойд У., Основы иммунологии, пер. с англ., М., 1969; Уэбб Ф., Биохимическая технология и микробиологический синтез, пер. с англ., М., 1969; Эндрюс К., Естественная история вирусов, пер. с англ., М., 1969; Атабеков И. Г., Реализация генетической информации вирусных РНК, М., 1972; Шлегель Г., Общая микробиология, пер. с нем., М., 1972; Френкель-Конрат Х., Химия и биология вирусов, пер. с англ., М., 1972; Гендон Ю. З., Молекулярная генетика вирусов человека и животных, М., 1975; Скрябин Г. К., Головлева Л. А., Использование микроорганизмов в органическом синтезе, М., 1976; Биология вирусов животных, пер. с англ., т. 1—2, М., 1977; Молекулярная микробиология, пер. с англ., М., 1977; Международный кодекс номенклатуры бактерий, М., 1978; Гиббс А., Харрисон Б., Основы вирусологии растений, пер. с англ., М., 1978; Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрем Дж., Мир микробов, пер. с англ., т. 1—3, М., 1979; Краткий определитель бактерий Берги, пер. с англ., М., 1980; Жизнь микробов в экстремальных условиях, М., 1981; Общая вирусология, пер. с англ., М., 1981; Общая и частная вирусология, т. 1 -2, М., 1982; Методы общей бактериологии, пер. с англ., т. 1—3, М., 1983—84; Фримель Х., Брок Й., Основы иммунологии, пер. с нем., 1986; «Annual Review of Microbiology», v. 1—38 - (Palo Alto (Calif.), 1947—84—); «Advances in Virus Research», v. 1—29— (N. Y., 1953—84—); «Advances in Microbial Physiology», v. 1—24—(L.—[a. o.], 1967—1983—); «Virology Monographs. Continuing Handbook of Virus Research», v. 1—18 (Wien — N. Y., 1968—81); «Methods in Microbiology», v. 2—14— (L.—N. Y., 1969—84—); «Contemporary Topics in Immunobiology», v. 1—14—(N. Y.—L., 1972—84); «Comprehensine Virology», v. 1—18 –, N. Y.—L., 1974—84—; The viruses (eds. F. M. Burnet and W. M. Stanley), v. 1—3, N. Y. -L., 1959; Brock T. D., Biology of microorganisms, 2 ed., N. Y., 1974; Starke G., Hlinak P., Grundriss der allgemeinen Virologie, 2 Aufl., Jena, 1974; Viruses evolution and cancer, N. Y., [a. o.], 1974; Collins C. H., Lyne P. M., Microbiological methods, 4 ed., L.— [a. o.], 1976; Comparative immunology, Oxf., 1976; Klinkowski M., Pflanzliche Virologie, Bd 1—4, B., 1977—80; Pelczar M. J., Reid R. D., Chan E. C. S., Microbiology, 4 ed., N. Y.—[a. o.], 1977; Moat A. G., Microbial physiology, N. Y.—[a. o.], 1979; Sieburth J. McNeill, Sea microbes, N. Y., 1979; The Mycoplasmas, v. 1—3, N. Y. —[a. o.], 1979; Thompson J. P., Skerman V. B. D., Azotobacteraceae. The taxonomy and ecology of the aerobic nitrogen-fixing bacteria, L.—[a. o.], 1979; Immunological defects in laboratory animals, v. 1—2, N. Y., 1981; Microorganismes: function, form and environment, 2 ed., L., 1981; The Prokaryotes. A handbook on habitats, isolation, and identification of bacteria, v. 1—2, B.—[a. o.], 1981; Recent advances in germfree research, Tokyo, 1981; Immunology, 2 ed., 1982; 1983; Bergeys Manual of systematic Bacteriology, v. 1, Baltimore — L., 1984; Fundamental immunology, N. Y., 1984; The mycobacteria. A soucebook, v. 1—2, N. Y., 1984; Interferons and their applications, B., 1984; Schlegel H. G., Allgemeine Microbiologie, 6 Aufl., Stuttg., 1985; Immunology, L., 1985.

История. Достижения советской микробиологии, М., 1959; Waterson A. P., Wilkinson L., Introduction the history of virology, Camb., 1978; Bulloch, W., The history of bacteriology, N. Y., 1979.

II. «Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии» (М., 1924—); «Микробиологический журнал» (К., 1925—); «Микробиология» (М.—Л., 1932—); «Вопросы вирусологии» (М., 1956 -); «Успехи микробиологии» (ежегодный сб. ст., М., 1964 -); «Иммунология» (М., 1980—); «Journal of Bacteriology» (Wash., 1916—; в нач. изд.— Baltimore); «Archives of Microbiology» (B.—[u. a.], 1930—; по 1973, v. 1—94— «Archiv für Mikrobiologie»); «Antonie van Leeuwenhoek Journal of Microbiology and Serology» (Amst., 1934 -); «Archives of Virology» (Wien — N. Y., 1939—; по 1974, Bd 1—46, — «Archiv für gesamte Virusforschung»); «Journal of General Microbiology» (N. Y., 1947; в нач. изд. - L. [a. o.],); «International Journal of Systematic Bacteriology» (Wash., 1966—; 1951—65 - «Internat. Bulletin of Bacteriological Nomenclature and Taxonomy»); «Virus» (Kyoto, 1951—); «Applied Microbiology» (Baltimore, 1953—); «Applied and Environmental Microbiology» (Wash., 1953—); «Journal of General and Applied Microbiology» (Tokyo, 1955—); «Virology» (N. Y. –L., 1955); «Acta Virologica» (Praha, 1957—); «Immunology» (Oxf., 1958 -); «Zeitschrift für allgemeine Mikrobiologie. Morphologie, Physiologie, Genetik und Ökologie der Mikroorganismen» (B., 1960—); «Juornal of General Virology» (L.—N. Y., 1967—); «Journal of Virology» (Baltimore, 1967—); «Annales d'Immunologie» (P., 1973 –; в 1887—1973—«Annales de l'Institut Pasteur»); «Microbios» (Camb., 1969—); «Cellular immunology» (N. Y.—L., 1970—); «Intervirology» (Basel, 1973); «Microbiological Reviews» (Wash., 1978—; по 1977— «Bacteriological Reviews»); «Current Microbiology» (B., 1978—); «Journal of Virological Methods» (Amst., 1980); «Zentralblatt für Mikrobiologie. Landwirtschaft, Technologie, Umweltschutz» (Jena, 1982—; 1956—81— «Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene»); «Applied Microbiology and Biotechnology» (B.—Heidelberg, 1984—; 1975—77 - «European Journal of Applied Microbiology», 1978—83— «European Journal of Applied Microbiology and Biotechnology»); «Virus Research» (An International Journal of Molecular a Cellular Virology, Amst., 1984).

III. Гришин Ю. И., Понятия и термины микробиологической промышленности, М., 1979; Иммунология. Справочник, 2 изд., пер. с нем., К., 1981; Samson P., Glossary of bacteriological terms, L.—Bost., 1975; Singleton P., Sainsbury D., Dictionary of microbiology, Chichester—[a. o.], 1978; Catalogue of strains. 1. Algae, bacteria, bacteriophages, fungi and mycoviruses, plant viruses and antisera plasmids, recombinant DNA vectors, protozoa, 15 ed., Rockville, 1982; там же, 2. Cell lines, viruses antisera, 4 ed., Rockville, 1983; Drößler K., Immunologie. Wörterbücher der Biologie, Jena, 1982.

IV. Вирусные болезни растений. Библиография отечественной литературы за 1924—1966 гг., М., 1967; Вирусы растений, микоплазмы. Библиогр. указатель отечеств. лит-ры за 1892—1973 гг., М., 1975; «Microbiology Abstracts» (Sect. A. Industrial and Applied Microbiology, Bethesda, 1966—; Sect. B. Bacteriology Abstracts, Bethesda, 1966—, в 1966—71— General Microbiology and Bacteriology); Sect. C. Algology, Mycology, Protozoology, Bethesda, 1971—; «Virology abstracts» (Bethesda (USA) 1967—); Beale H. P., Bibliography of plant viruses and index to research, N. Y. -L., 1976.

Раздел 10. Микология.

I. Курсанов Л. И., Микология, 2 изд., М., 1940; Бондарцев А. С., Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа, М.—Л., 1953; Купревич В. Ф., Траншель В. Г., Ржавчинные грибы, в. 1, М.—Л., 1957 (Флора споровых растений СССР, т. 4, Грибы, 1); Николаева Т. Л., Ежовиковые грибы, М. –Л., 1961 (Флора споровых растений СССР, т. 6, Грибы, 2); Литвинов М. А., Определитель микроскопических почвенных грибов, Л., 1967; Определитель ржавчинных грибов СССР, ч. 1—2, Минск — Л., 1975 78; Новотельнова Н. С., Фитофторовые грибы (сем. Phytophthoraceae), Л., 1974; Билай В. И., Фузарии, 2 изд., К., 1977; Подопличко Н. М., Грибы — паразиты культурных растений. Определитель, т. 1—3, К., 1977 -78; Кашкин П. Н., Хохряков М. К., Кашкин А. П., Определитель патогенных токсикогенных и вредных для человека грибов, Л., 1979; Грибы СССР, М., 1980; Каратыгин И. В., Головневые грибы. Онтогенез и филогенез, Л., 1981; Эволюция и систематика грибов. Теоретические и прикладные аспекты, Л., 1984; Все о грибах, М., 1985; Alexopoulos C. J., Einführung in die Mykologie, 2 Aufl, Stuttg., 1966; Kreisel H., Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze, Jena, 1969; Beckett A., Heath I. B., McLaughlin D. J., An atlas of fungal ultrastructure, L., 1974; Cooke R., The biology of symbiotic fungi, L.—[a. o.], 1977; Kohlmeyer J., Kohlmeyer E., Marine mycology. The higher fungi, N. Y.—[a. o.], 1979; Biology of conidial fungi, v. 1—2, N. Y.—[a. o.], 1981; Onions A. H., Allsopp D., Eggins H. O. W., Smith's introduction to industrial mycology, 7 ed., L., 1981; Moser M., Die Röhrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales), 5 Aufl., Stuttg. N. Y., 1983; Deacon I. W., Introduction to modern mycology, 2 ed., Oxf., 1984.

II. «Микология и фитопатология» (Л., 1967—); «Mycologia» (Lancaster, 1909—); «Ceska Mykologie» (Praha, 1947—); «Mycotaxon» (Ithaca — N. Y., 1975—); «Experimental Mycology» (N. Y., L., 1977 -); «Zeitschrift für Mycologie» (Schwaebisch Gmünd Strassdorf, 1978).

III. Методы экспериментальной микологии. Справочник, К., 1982; Moreau Cl., Hawksworth D. L., Mycologist's handbook. An introduction to the principles of taxonomy and nomenclature in the fungi and lichens, Kew, Surrey (England), 1974; Ainsworth and Bisbys. Dictionary of the fungi, 7 ed., 1983.

IV. «Bibliography of systematic mycology» (Surrey, 1943—84 –); «Abstracts of mycology» (Phil., 1967—).

Раздел. 11. Ботаника (систематика, морфология и анатомия, эмбриология растений).

I. Монтеверде Н. А., Ботанический атлас. Описание и изображение растений русской флоры, 4 изд., Птрг., 1916; Крылов П. Н., Флора Западной Сибири, т. 1—12, Томск, 1927—64; Вавилов Н. И., Линнеевский вид как система, М.—Л., 1931; Флора СССР, т. 1—30, М.—Л., 1934—60; Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. 1—30, М.—Л., 1964; Культурная флора СССР, т. 1—21, М.—Л., 1935—85; Голенкин М. И., Курс высших растений, М., 1937; Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 1—4, Л., 1938—63; Гроссгейм А. А., Флора Кавказа, 2 изд., т. 1—3, Баку, 1939—45; его же, то же, т. 4—6, М.—Л., 1950—62; его же, Определитель растений Кавказа, М., 1949; Комаров В. Л., Учение о виде у растений, М., 1940; его же, Введение в ботанику, М., 1949; Синская Е. Н., Динамика вида, М.—Л., 1948; Деревья и кустарники СССР, т. 1—6, М.—Л., 1949—62; Проблемы ботаники, т. 1—8, М.—Л., 1950—66; Кречетович Л. М., Вопросы эволюции растительного мира, М., 1952; Серебряков И. Г., Морфология вегетативных органов высших растений, М., 1952; его же, Экологическая морфология растений, М., 1962; Флора споровых растений СССР, т. 1—11, М.—Л., 1952—85; Флора Киргизской ССР, т. 1—11, Фр., 1952—65; Справочное пособие по систематике высших растений, в. 1: Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Сокращения, условные обозначения, географические названия, М.—Л., 1954; Флора Армении, т. 1—5, Ереван, 1954—66; Эрдтман Г., Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию), пер. с англ., т. 1, М., 1956; Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т., Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист, М.—Л., 1956; то же, Стебель и корень, М.—Л., 1962; Флора Казахстана, т. 1—9, 1956—66; Попов М. Г., Флора Средней Сибири, т. 1—2, М.—Л., 1957—1959; его же, Филогения, флорогенетика, флорография, систематика, т. 1—2, К., 1983; Флора Таджикской ССР, т. 1—3, М.—Л., 1957—68; Проблема вида в ботанике, т. 1, М.—Л., 1958; Мейер К. И., Морфология высших растений, М., 1958; его же, Практический курс морфологии архегониальных растений, М., 1982; Арктическая флора СССР, т. 1—9, М.—Л., 1960—84; Яценко-Хмелевский А. А., Краткий курс анатомии растений, М., 1961; Ботанический атлас, М.—Л., 1963; Тихомиров Б. А., Очерки по биологии растений Арктики, М.—Л., 1963; Синнот Э., Морфогенез растений, пер. с англ., М., 1963; Маевский П. Ф., Флора средней полосы Европейской части СССР, 9 изд., Л., 1964; Тахтаджян А. Л., Основы эволюционной морфологии покрытосеменных, М.—Л., 1964; его же, Система и филогения цветковых растений, М.—Л., 1966; его же, Происхождение и расселение цветковых растений, Л., 1970; Имс А. Д., Морфология цветковых растений, пер. с англ., М., 1964; Новости систематики низших растений, т. 1—22, Л., 1964—81; Новости систематики высших растений, т. 1—22, Л., 1964—85; Козо-Полянский Б. М., Курс систематики высших растений, Воронеж, 1965; Проблемы филогении растений, М., 1965; Ворошилов В. Н., Флора Советского Дальнего Востока, М., 1966; его же, Определитель растений Советского Дальнего Востока, М., 1983; Определитель растений Средней Азии, т. 1—7, Таш., 1968—83; Вульф Е. В., Малеева О. Ф., Мировые ресурсы полезных растений, Л., 1969; Травянистые растения СССР, т. 1—2, М., 1971; Жуковский П. М., Культурные растения и их сородичи, 3 изд., Л., 1971; его же, Ботаника, 5 изд., М., 1982; Вент Ф., В мире растений, пер. с англ., М., 1972; Определитель высших растений Крыма, Л., 1972; Куприянова Л. А., Алешина Л. А., Пыльца и споры растений Европейской части СССР, Л., 1972; их же, Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР, Л., 1978; Даддингтон К., Эволюционная ботаника, пер. с англ., М., 1972; Атлас ультраструктуры растительных клеток, Петрозаводск, 1972; Растения Центральной Азии, в. 1—7, М.—Л., 1973—77; Черепанов С. К., Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. I—XXX), Л., 1973; его же, Сосудистые растения СССР, Л., 1981; Данилова М. Ф., Структурные основы поглощения веществ корнем, Л., 1974; Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов, Л., 1974; Проблемы филогении высших растений, М., 1974; Клейн Р. М., Клейн Д. Т., Методы исследования растений, пер. с англ., М., 1974; Флора Северо-Востока Европейской части СССР, т. 1—4, М.—Л., 1974—77; Флора Европейской части СССР, т. 1—5, Л., 1974—81; Жизнь растений, т. 1—6, М., 1974—82; Биологическая флора Московской области, в. 1—7, М., 1974—83; Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А., Ботаника, т. 2, Систематика растений, 7 изд., М., 1975; Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР, М., 1975; Лекарственные растения, 2 изд., М., 1975; Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т., Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок, Л., 1975; их же, то же, Соцветие, Л., 1979; Цвелев Н. Н., Злаки СССР, Л., 1976; Губанов И. А., Крылова И. Л., Тихонова В. А., Дикорастущие полезные растения СССР, М., 1976; Поддубная-Арнольди В. А., Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы, М., 1976; ее же, Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам, М., 1982; Скворцов А. К., Гербарий. Пособие по методике и технике, М., 1977; Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И., Ботаника. Анатомия и морфология растений, М., 1978; Вехов В. Н., Губанов И. А., Лебедева Г. Ф., Культурные растения СССР, М., 1978; Водоросли, лишайники и мхообразные СССР, М., 1972; Кордюм Е. Л., Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений, К., 1978; Петерман И., Чирнер В., Интересна ли ботаника?, пер. с нем., 1979; Флора Центральной Сибири, т. 1—2, Новосиб., 1979; Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый 12-м Междунар. ботаническим конгрессом (Ленинград, июль, 1975), пер. с англ.,Л., 1980; Систематика и эволюция высших растений, Л., 1980; Атлас ультраструктуры растительных тканей, Петрозаводск, 1980; Эзау К., Анатомия семенных растений, пер. с англ., кн. 1—2, М., 1980; Курс низших растений, М., 1981; Сравнительная эмбриология цветковых растений, т. 1—2, Л., 1981—83; Никитин А. А., Панкова И. А., Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений, Л., 1982; Хржановский В. Г., Курс общей ботаники, 2 изд., ч. 1-2, 1982; Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений Европейской части СССР, Л., 1983; Гелстон А., Девис П., Сэттер Р., Жизнь зеленого растения, пер. с англ., М., 1983; Сааков С. Г., Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними, Л., 1983; Грант В., Видообразование у растений, пер. с англ., М., 1984; Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae—Limoniaceae, Л., 1985; Сравнительная анатомия семян, т. 1, Л., 1985; Сосудистые растения Советского Дальнего Востока, т. 1, Л., 1985; Index Kewensis plantarum phanerogamarum, t. 1—2, Suppl. 1—16, Oxonii, 1893—1981; Engler A. [u. a.], Das Pflanzenreich, H. 1-108, B., 1900—68; ihre, Die natürlichen Pflanzenfamilien..., 2 Aufl., Lpz.—B., 1924—80; Christensen C., Index filicum, Hafniae, 1906, suppl. 1—4, Hafniae, Utrecht, 1913—65; Handbuch der Pflanzenanatomie, 2 Aufl., Bd 1—3, B. Stuttg., 1921—84; Göbel K., Lemee A., Dictionnaire descriptif et synonimigue des genres plantes phanerogams, v. 1—10, Brest, 1929—1959; Fortschritte der Botanik, Bd 1—35, B., 1931—73; продолжение — Progress in botany, v. 36—42, B., 1974—80; Troll W., Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Tl 1—2, Jena, 1954—57; его же, Die Infloreszenzen, Bd 1—2, Jena, 1964—69; его же, Allgemeine Botanik, 4 Aufl., Stuttg., 1973; Johansen D. A., Plant embryology, Waltham (Mass.), 1950; Handbuch der Pflanzenanatomie, 2 Aufl., Bd 2—10, B. u. a., 1951—84; McLean, Ivimey-Cook W. R., Texbook of theoretical botany, v. 1—3, L., 1951—67; Engler A., Syllabus der Pflanzenfamilien, 12 Aufl., Bd 1—2, Stuttg., 1954—64; Benson L., Plant taxonomy. Methods and principles, N. Y., 1962; Index muscorum, v. 1—5, Utrecht, 1950-69; Zimmerman W., Geschichte der Pflanzen, 2 Aufl., Stuttg., 1969; Anatomy of the Monocotyledons, v. 1—7, Oxf., 1960—82; Botanical monographs, N 1—16, New Delhi, 1961-1981; Hegnauer R., Chemotaxonomie der Pflanzen, v. 1-6, Basel-Stuttg., 1962—73; Advances in botanical research, v. 1—10-, L.—N. Y., 1963—83—; Faegri K., Iversen I., Texbook of modern pollen analysis, 2 ed., Oxf., 1964; Flora Europaea, v. 1—5, Camb., 1964—80—; Wardlaw C., Organization and evolution in plants, L., 1965; Davis G. L., Systematic embryology of the Angiosperms, N. Y.—[a. o.], 1966; Dallimore W., Jackson A. B., A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae, 4 ed., L., 1966; Porter C. L., Taxonomy of flowering plants, 2 ed., S. F., 1967; Solbrig O., Principles and methods of plant biosystematics, L., 1970; Stafleu F., Linnaeus and the Linneans. The spreading of their ideas in systematic botany, Utrecht, 1971; Biernhorst D. W., Morphology of vascular plants, N. Y.— L., 1971; Bracegirdle B., Miles P. H., An atlas of plants structure, v. 1-2, L., 1971-73; Bold H. Ch., Morphology of plants, 3 ed., N. Y.—[a. o.], 1973; Hutchinson J., The families of flowering plant, 3 ed., Oxf., 1973; Stebbins G. L., Flowering plants evolution above species level, Camb., 1974; Muller W. H., Botany. A functional approach, 3 ed., N. Y.—L., 1974; Radford A. E.—[a. o.], Vascular plant systematics, N. Y.—[a. o.], 1974; Foster A. S., Gifford E. M., Comparative morphology of vascular plants, 2 ed., San F., 1974; Gibbs R. D., Chemotaxonomy of flowering plants, v. 1—4, Montreal — L., 1974; Weier T. E., Stocking C. R., Barlour M. G., Botany. An introduction to plant biology, 5 ed., N. Y.—[a. o.], 1974; Krüssmann G., Handbuch der Laubgehölze, 2 Aufl., Bd 1—2, B.—Hamb., 1976—78; его же, Handbuch der Nadelgehölze, 2 Aufl., B.— Hamb., 1983; Urania Pflanzenreich, 2 Aufl., Bd 1—3, Lpz.— [u. a.], 1976—77; Brücher H., Tropische Nutzplanzen, B., 1977; Roth I., Fruits of angiosperms, B.— Stuttg., 1977; Flowering plants of the world, Oxf. [a. o.], 1978; Singh H., Embryology of gymnosperms, B.— Stuttg., 1978; Index nominum genericorum, v. 1—3, Utrecht, 1979; Braune W., Lehman A., Taubert H., Pflanzenanatomisches Praktikum. Einführung in die Anatomie der höheren Pflanzen, 3 Aufl., Jena, 1979; Metcalfe C. R., Chalk L., Anatomy of the Dicotyledons, 2 ed., v. 1, Oxf., 1979; Cronquist A., An integrated system of classification of flowering plants, N. Y., 1981; его же, Basic botany, 2 ed., N. Y., 1982; Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 32 Aufl., Jena, 1983; Proteins and nucleic acids in plant systematics, B., 1983; International Code of botanical nomenclature, adopted by the 13 th International Botanical Congress, Hague 1984; Napp-Zinn K., Anatomie des Blattes, Bd 1—2, B.— Stuttg., 1984; Dalgren R. M. T. a. o., The families of the Monocotyledons, B., 1985.

История. Серебряков К. К., Очерки по истории ботаники, ч. I, М., 1941; Очерки по истории русской ботаники, М., 1947; Баранов П. А., История эмбриологии растений в связи с развитием представлений о зарождении организмов, М.—Л., 1955; Модилевский Я. С., История отечественной эмбриологии высших растений, К., 1956; Базилевская Н. А., Белоконь И. П., Щербакова А. А., Краткая история ботаники, М., 1968; Щербакова А. А., История ботаники в России

до 60-х гг. 19 в. Додарвиновский период, Новосиб., 1979; Щербакова А. А., Базилевская Н. А., Калмыков К. Ф., История ботаники в России. Дарвиновский период (1861—1977 гг.), Новосиб., 1983; Reed H. S., A short history of plant sciences, waltham (Mass.), 1942; Möbius M., Geschichte der Botanik, 2 Aufl., Stuttg., 1968; Morton A., History of botanical science, L., 1981; Green E. L., Landmarks of botanical history, v. 1—2, Stanford, 1983.

II. «Ботанический журнал» (Л., 1932—; в 1916—32 — «Журнал Русского ботанического общества»); «Лесное хозяйство» (М., 1928—); «Український ботанічний журнал» (К., 1931—; название менялось); «Труды Ботанического ин-та АН СССР», Л., 1933—; в 1871—1915— «Труды Санкт-Петербургского ботанического сада», 1920—31 — «Труды Ботанического сада АН СССР»); «Морфология и анатомия растений» (сб. трудов БИН АН СССР, Л., 1950—); «Лесной журнал» (Архангельск, 1958—); «Растительные ресурсы» (Л., 1965—); «Лесоведение» (М., 1967—); «Kongl. svenska Vetenskaps Academiens Handlingar» (Stockh., 1739—); «Flora oder allgemeine botanische Zeitung» (Regensburg, 1818—); «Annales des sciences naturelles» (P., 1824—); «Botaniska Notiser» (Lund, 1839—); «Botanische Zeitung» (B.-Lpz., 1843—); «Botanical Journal of the Linnean Society» (L., 1855—); «Beiträge zur Biologie der Pflanzen» (West-Berlin, 1870—; в нач. издания — Breslau, в 1945—49 не выходил); «Bulletin of the Torrey botanical Club» (N. Y., 1870—); «Botanical gazette» (Chi., 1875—); «Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft» (B., 1883—; в начале издания — Stuttg.); «Annals of Botany» (L., 1887—; с 1937 — New series); «Kew Bulletin» (L., 1887—); «Revue generale de botanique» (P.,1889—); «American Journal of Botany» [Baltimore (Maryland), 1914—]; «Preslia» (Phaha, 1914—); The Journal of the Arnold Arboretum» [Camb. (Mass.), 1919—]; «Candollea» (Geneve, 1922—); «Planta» (B.—[a. o.], 1925—); «Progress in Botany — Fortschritte der Botanik» (B.—[u. a.], 1932—); «Blumea» (Leiden, 1934—); «Botanical Review» [Lancaster (Pennsylvania), 1935—]; «Boissiera» (Geneve, 1936—); «Economic Botany» (N. Y., 1947—); «Journal of Experimental Botany» (L., 1950—); «Phytomorphology» (Delhi, 1951—); «Taxon. Journal of the International Association for Plant Taxonomy» (Utrecht —[a. o.], 1951—); «Planta medica» (Stuttg., 1953—); «Wildenowia» (B.-Dahlem, 1953—); «Excerpta botanica». Ser. A. B. (Stuttg., 1959—); «Botanica marina» (Hamb., 1959—66, B., 1967—); «Phycologia» [Vancouver (USA), 1961—]; «Environmental and Experimental Botany» (Oxf.— [a. o.], 1961—; 1961—75— «Radiation botany»); «Journal of Phycology» (N. Y., 1965—); «Current Advances in Plant Sciences» (Oxf., 1972—); «Plant Systematics and Evolution» (Wien—N. Y., 1974—; 1851—1973 — «Entwicklungsgeschichte und Systematik der Pflanzen»); «Plant Cell Reports» (West-Berlin 1982—); «Plant Science» [Limerick (Ireland), 1985—; 1972—84— «Plant Science Letters», Amst.].

III. Анненков Н., Ботанический словарь..., М., 1859; Энциклопедический словарь лекарственных, эфирномасличных и ядовитых растений, М., 1951; Викторов Д. П., Краткий словарь ботанических терминов, 2 изд., М.—Л., 1964; Словарь полезных растений на 20 европейских языках, М., 1970; Каден Н. Н., Терентьева Н. Н., Этимологический словарь научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР, в. I, М., 1979; Новак Ф. А., Иллюстрированная энциклопедия растений, пер. с чеш., Прага, 1982; Словарь ботанических терминов, К., 1984; Jackson B. D., A glossary of botanic terms, 4 ed., Phil., 1928; Font y Quer P., Dictionario de botanica, Barcelona, 1953; Steinmetz E. F., Vocabularium botanicum, 2 ed., Amst., 1953; Swartz D., Collegiate dictionary of botany, N. Y., 1971; Smith A. W., A gardeners dictionary of plant names, N. Y., 1972; Ullstein Lexikon der Pflanzenwelt, Fr. /M.—[u. a.], 1973; Willis J. C., A dictionary of the flowering plants and ferns, 8 ed. Camb., 1973; Genaust H., Etymologisches Wörterbuch der botanischen Pflanzennamen, Basel-Stuttg., 1976; Boerner F., Taschenwörterbuch der botanischen Pflanzennamen, 3 Aufl., B.-Hamb. 1978; Little R. J., Jones C. E., A dictionary of plants used by man, L., 1980; Vaczy C., Dictionar botanic poliglot, Buc., 1980; Podbielkowski Z., Slownik roslin uzytkoych, 4 wyd., Wars., 1980; Everett T. E., The New York Botanical Garden Encyclopedia of Horticulture, v. 1—10, N. Y.— L., 1981—82; Schubert R., Wagner G., Pflanzennamen und botanische Fachwörter, 8 Aufl., Radebeul, 1984; Zander R., Handwörterbuch der Pflanzennamen, 13 Aufl., Stuttg., 1984.

IV. Липшиц С. Ю., Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь, т. 1—4, М., 1947—56; его же, Литературные источники по флоре СССР, Л., 1975; Лебедев Д. В., Введение в ботаническую литературу СССР, М.—Л., 1956; Голлербах М. М., Красавина Л. К., Водоросли. Сводный указатель к отечественной библиографии по водорослям за 1734—1960 гг., Л., 1971; Александрова К. В., Ботаника. Основные библиогр. источники и словари, Л., 1975; Каталог литературы по мохообразным (Bryophyta) 1961—1970, Л., 1975, то же, 1946—60, Л., 1976; то же, 1971—75, Л., 1977; Nissen C., Die botanische Buchillustration, ihre Geschichte und Bibliographie, Bd 1—2, Suppl., Stuttg., 1951—66; Catalogye of botanical books in the collection of Rachel McMasters Miller Hunt, v. 1—2, Pittsburgh, 1958—61; Barnhart J. H., Biographical notes upon botanists, v. 1—3, Boston, 1966; Kenth H., Index to botanical monographs, L., 1967; B—P—H. Botanico — Periodicum — Huntianum. Pittsburgh, 1968; Swift L. H., Botanical bibliographies, Minneapolis, 1970; Solbrig O., Biosystematic literature, Utrecht, 1970; Author catalogue of the Royal botanic gardens Library, Kew, v. 1—5, Boston, 1974; Classified catalogue of the Royal botanic gardens Library, Kew, v. 1—4, Boston, 1974; The Kew Record of taxonomic literature, 1974—85; Stafleu F. A., Cowan R. S., Taxonomic literature, v. 1—5, Utrecht—[a. o.], 1976—85; Burdet H. M., Ouvrage botaniques anciens, Geneve, 1985.

Раздел 12. Физиология растений.

I. Фаминцын А. С., Обмен веществ и превращение энергии в растениях, СПб., 1883; Ивановский Д. И., Физиология растений, 2 изд., М., 1923; Костычев С. П., Физиология растений, ч. 1—2, М.—Л., 1924—33; Палладин В. И., Физиология растений, 9 изд., М.—Л., 1924; его же, Избр. труды, М., 1960; Цвет М. С., Хроматографический адсорбционный анализ. Избр. работы, М.—Л., 1946; Тимирязев К. А., Избр. работы по хлорофиллу и усвоению света растением, М., 1948; Кренке Н. П., Регенерация растений, М.—Л., 1950; его же, Трансплантация растений, М., 1966; Максимов Н. А., Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1—2, М., 1952; его же, Краткий курс физиологии растений, 9 изд., М., 1958; Гунар И. И., Проблема раздражимости растений и её значение для дальнейшего развития физиологии растений, М., 1953; Сабинин Д. А., Физиологические основы питания растений, М., 1955; его же, Физиология развития растений, М., 1963; его же, Избр. труды по минеральному питанию растений, М., 1971; Ничипорович А. А., Световое и углеродное питание растений — фотосинтез, М., 1955; его же, Фотосинтез и теория получения высоких урожаев, М., 1956; Холодный Н. Г., Избр. труды, т. 1—3, К., 1956—58; Чайлахян М. Х., Основные закономерности онтогенеза высших растений, М., 1958; его же, Факторы генеративного развития растений, М., 1964; Курсанов А. Л., Взаимосвязь физиологических процессов в растении, М., 1960; его же, Транспорт ассимилятов в растении, М., 1976; Бутенко Р. Г., Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений, М., 1964; Физиология сельскохозяйственных растений, т. 1—12, М., 1967—71; Леопольд А., Рост и развитие растений, пер. с англ., М., 1968; Леман В. М., Культура растений при электрическом свете (светокультура растений), М., 1971; Школьник М. Я., Микроэлементы в жизни растений, Л., 1974; Генкель П. А., Физиология растений, 4 изд., М., 1975; его же, Физиология жаро- и засухоустойчивости растений, М., 1982; Скрипчинский В. В., Фотопериодизм, его происхождение и эволюция, Л., 1975; Рубин Б. А., Курс физиологии растений, 4 изд., М., 1976; Либберт Э., Физиология растений, пер. с нем., М., 1976; Туманов И. И., Физиология закаливания и морозостойкости растений, М., 1979; Мокроносов А. Т., Онтогенетический аспект фотосинтеза, М., 1981; Физиология фотосинтеза, М., 1982; Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н., Пол растений и его гормональная регуляция, М., 1982; Гродзинский Д. М., Надежность растительных систем, К., 1983; Холл Д., Рао К., Фотосинтез, пер. с англ., М., 1983; Крамер П. Д., Козловский Т. Т., Физиология древесных растений, пер. с англ., М., 1983; Кефели В. И., Рост растений, 2 изд., М., 1984; Люттге У., Хигинботам Н., Передвижение веществ в растениях, пер. с англ., М., 1984; Уоринг Ф., Филлипс И., Рост растений и дифференцировка, пер. с англ., М., 1984; Гормональная регуляция онтогенеза растений, М., 1984; Новые направления в физиологии растений, М., 1985; Юсуфов А. Г., Лекции по эволюционной физиологии растений. Учебное пособие для университетов, М., 1985; «Annual Review of Plant Physiology, v. 1—35—[Palo Alto (Calif.), 1950—84—]; Plant physiology. A treatise, v. 1—8, N. Y.—L., 1959—83; Lundegärdh H., Pflanzenphysiologie, Jena, 1960; Goss J. A., Physiology of Plants and their cells, N. Y.—[a. o.], 1973; Wiessner W., Bioenergetik bei Pflanzen, Jena, 1975; Smith H., Light and plant development, L.—[a. o.], 1976; Mohr H., Schopfer P., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 3 Aufl., B.—[u. a.], 1978; Levitt I., Responses of plants to environmental stress, v. 1—2, N. Y.— L., 1980; The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination, 2 ed., Amst., 1980; Photomorphogenesis, pt, A—B, B.—[a. o.], 1983; Advanced plant physiology, L., 1984; Mengel K., Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze, 6 Aufl, Jena, 1984.

История. История и современное состояние физиологии растений в Академии наук, М., 1967; Манойленко К. В., Развитие эволюционного направления в физиологии растений. Исторические очерки, Л., 1974.

II. «Физиология растений» (М., 1954—); «Физиология и биохимия культурных растений» (К., 1969—); «The New Phytologist» (L., 1902—); «Journal of Plant Physiology» (Stuttg., 1909—; по 1983— «Zeitschrift für Pflanzephysiologie»); «Planta» (B., 1925—); «Plant Physiology» [Bethesda (Meryland), 1926—]; «Physiologia Plantarum» (1948—); «Plant and Cell Physiology» (Kyoto, 1950—); «Fyton. Revista Enternational Botanica Experimental» (Buenos Aires, 1951—); «Plant Pathology» (L., 1952—); «Soil Sciences and Plant Nutrition» (Tokyo, 1955—); «Photochemistry and Photobiology» (Oxf.— N. Y.— Braunschweig, 1962—); «Physiologie vegetale» (P., 1963—); «Photosynthetica» (Praha, 1967—); «Biochemie und Physiologie der Pflanzen» (Jena, 1970—); «Physiological Plant Pathology» (L.—N. Y., 1971—); «Plant, Cell and Environment» (L., 1978—); «Photosynthesis Research» (Hague — Boston — N. Y., 1980—); «Plant growth regulation» (Hague, 1983—).

III. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М., Краткий справочник по физиологии растений, 2 изд., К., 1973; Терминология роста и развития высших растений, М., 1982; Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd 1—18, B.—[u. a.], 1955—67; Handbuch der Pflanzenphysiologie (Encyclopedia of plant physiology), New ser., v. 1—16, pt A—B, B.—Hdlb.—N. Y., 1975—83; Pflanzenphysiologie, Wörterbücher der Biologie, Jena, 1984.

IV. Арциховская Н. В., Фотосинтез. Указатель отечественной и иностранной литературы, т. 1, ч. 1—3, т. 2, ч. 1—2, М., 1951—62; Фотосинтез и использование энергии солнечной радиации. Библиогр. указатель отеч. работ, изд. в 1967—72 гг., Л., 1975; «Pascal folio. Bibliogr. internat. Biologie vegetale» (P., 1984—; до 1984 — «Bulletin signalétigue». Sect. 370 Biologie et physiologie vegetales).

Раздел 14. Зоология (систематика животных).

I. Фауна СССР, т. 1—142 -, Л., 1911- 84—; Определители по фауне СССР, вып. 1—130—, Л., 1927—81—; Руководство по зоологии, т. 1, 2, 3 (ч. 2), 6, М.—Л., 1937—51; Огнев С. И., Звери СССР и прилежащих стран, т. 1—9, М.—Л., 1928 -57; его же, Зоология позвоночных, 4 изд., М., 1945; Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1 -3, М., 1948—49; Цалкин В. И., Горные бараны Европы и Азии, М., 1951; Птицы Советского Союза, т. 1—6, М., 1951—54; Птицы СССР, т. 1—4, М.—Л., 1951—60; Догель В. А., Общая протистология, М., 1951; его же, Зоология беспозвоночных, 7 изд., М., 1981; Жадин В. И., Моллюски пресных и солоноватых вод СССР, М.—Л., 1952; Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С., Наземные моллюски фауны СССР, М. -Л., 1952; Иванов А. В., Промысловые водные беспозвоночные, М., 1955; Орнитология, в. 1—19, М., 1958—84; Боголюбский С. Н., Происхождение и преобразование домашних животных, М., 1959; Верещагин Н. К., Млекопитающие Кавказа, М., 1959; Млекопитающие Советского Союза, т. 1 -3, М., 1961—76; Догель В. А., Полянский Ю. И., Хесин Е. М., Общая протозоология, М.—Л., 1962; Томилин А. Г., Китообразные фауны морей СССР, М., 1962; Барабаш—Никифоров И. И., Формозов А. Н., Териология, М., 1963; Гладков Н. А., Дементьев Г. П., Судиловская А. М., Определитель птиц СССР, М., 1964; Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П., Определитель млекопитающих СССР, 2 изд., М., 1965; Гиляров М. С., Зоологический метод диагностики почвы, М., 1965; его же, Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше, М., 1970; Жизнь животных, т. 1—6, М., 1968—71; 2 изд., т. 3—5, 1983—85; Рыбы СССР, М., 1969; Линдберг Г. У., Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны, Л., 1971; Майр Э., Принципы зоологической систематики, пер. с англ., М., 1971; Никольский Г. В., Частная ихтиология, 3 изд., М., 1971; его же, Экология рыб, М., 1974; Соколов В. Е., Систематика млекопитающих, т. 1—3, М., 1973—79; Степанян Л. С., Состав и распределение птиц фауны СССР, т. 1—2, М., 1974—78; Сыроечковский Е. Е., Рогачева Э. В., Животный мир СССР. География ресурсов, М., 1975; Фабр П., Насекомые, пер. с англ., М., 1975; Иванов А. И., Каталог птиц СССР, Л., 1976; Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К., Земноводные и пресмыкающиеся СССР, М., 1977; Успехи современной териологии, М., 1977; Атлас морских млекопитающих СССР, М., 1980; Наумов Н. П., Карташев Н. Н., Зоология позвоночных, ч. 1—2, М., 1979; Бей-Биенко Г. Я., Общая энтомология, 3 изд., М., 1980; Бёме Р. Л., Кузнецов А. А., Птицы лесов и гор СССР. Полевой определитель, 2 изд., М., 1981; Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен—современность, Л., 1981; Воронцов А. И., Лесная энтомология, 4 изд., М., 1982; Ильичев В. Д., Карташев Н. Н., Шилов И. А., Общая орнитология, М., 1982; Вилер А., Определитель рыб морских и пресных вод Северо-Европейского бассейна, пер. с англ., М., 1983; Распространение и систематика птиц. Исследования по фауне Советского Союза, М., 1983; Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Определитель, М., 1984; Териология в СССР, М., 1984 (лит.); Росс Ч., Росс Д., Энтомология, пер. с англ., М., 1985; Hyman L. H., The Invertebrates, v. 1—6, N. Y.— L., 1940—67; Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologic. Publie sous la direction de P.— P. Grasse, t. 1—17, P., 1948—58; Simpson G. G., Horses, Oxf., 1951; «Annual Review of Entomology», v. 1—28 [Palo Alto (Calif.), 1956—83—]; Walker E. P., Mammals of the world, v. 1—3, Baltimore, 1964; Anderson S., Knox I., Recent mammals of the world. A synopsis of families, N. Y., 1967; «Annual Review of Ecology and Systematics», v. 1—15—[Palo Alto (Calif.), 1970—84—]; Avian Biology, v. 1—5, N. Y.— L., 1971 -75; Grell K., Protozoology, B.— N. Y., 1973; Hureau J. C., Monod T., Check list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean, v. 1—2, P., 1973; Jacobs W., Seidel Fr., Systematische Zoologie-Embyologie, Jena, 1975; Van Tyne J., Berger A. J., Fundamentals of ornithology, 2 ed., N. Y.—L.— Sydny — Toronto, 1976; Nelson J. S., Fishes of the world, N. Y., 1976; Ichthyology, 2 ed., N. Y., 1977; Richard O. W., Davies R. G., Imms general textbook of entomology, 10 ed., v. 1—2, L., 1977; The origin of major invertebrate groups, L.— N. Y.— S. F., 1979; Habe T., Shells of the world in colour, v. 1—2, Osaka, 1979; Lehrbuch der speziellen Zoologie, Tl 1—3, Jena, 1980—84; Tylinek E., Berger G., Das große Affenbuch, Lpz., 1983; Ontogeny and systematics of fishes, Lawrence, 1984; Villee C. A., Wfalker W. F., Barnes R. D., General zoology, 6 ed., Phil., 1984.

История. Богданов А. П., Материалы для истории научной и прикладной деятельности в России по зоологии и соприкасающимся с нею отраслям знания, т. 1—4, М., 1888—92; Плавильщиков Н. Н., Очерки по истории зоологии, М., 1941; Burckhardt R., Geschichte der Zoologie und ihrer wissenschaftlichen Probleme, 2 Aufl., Bd 1—2, B.— Lpz., 1921.

II. «Энтомологическое обозрение» (Л., 1901—); «Зоологический журнал» (М., 1916—; в № 10 за 1977 г. статья — «Зоологические издания за 60 лет Советской власти»); «Труды Зоологического института АН СССР» (Л., 1932—); «Вопросы ихтиологии» (М., 1961—); «Вестник зоологии», К., 1967—; «Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie» (Lpz., 1843—); «Archives de zoologie experimentale et générale» (P., 1872—); «Zoologischer Anzeiger» (Lpz., 1878—); «Zoologischer Jahrbücher» (Jena, 1888 —); «Journal of Experimental Zoology» (Phill., 1904--); «Systematic Zoology» (Wash., 1952—); «The Journal of Protozoology» [Lawrence (Kansas), 1954 -]; «Applied Entomology and Zoology» (Tokyo, 1966—); «International Journal of Primatology» (N. Y.— L., 1980—).

III. Словарь-справочник энтомолога, 2 изд., М.— Л., 1958; Линдберг Г. У., Герд А. С., Словарь названий пресноводных рыб СССР, Л., 1972; Станек В. Я., Иллюстрированная энциклопедия животных, пер. с чеш., Прага, 1972; его же, Иллюстрированная энциклопедия насекомых, пер. с чеш., Прага, 1977; Ганзак Я., Иллюстрированная энциклопедия птиц, пер. с чеш., Прага, 1974; Франк С., Иллюстрированная энциклопедия рыб, пер. с чеш., 3 изд., Прага, 1983; Линдберг Г. У., Герд А. С., Расс Т. С., Словарь названий морских промысловых рыб мировой фауны, Л., 1980; Крапивный А. П., Радкевич В. А., Тихонова Н. И., Краткий зоологический словарь, Минск, 1982; Котляр А. Н., Словарь названий морских рыб на шести языках, М., 1984; Соколов В. Е., Пятиязычный словарь названий животных (латинский, русский, английский, немецкий, французский). Млекопитающие, М., 1984; Keller S. V., Entomologisches Wörterbuch, B., 1955; Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches, Bd 1—8, B., 1956—72; Wörterbuch de Zoologie. Russisch - Deutsch, Lpz., 1969; Burton M., Systematic dictionary of mammals of the world, 2 ed., L., 1965; Grzimek B., Tierleben. Enzyklopädie des Tierreiches, Bd 1—13, Zürich, 1967—72 (Erg.— Bd 1 -, Zürich, 1972—); Gosner K. L., Guide to identification of marine and estuarine invertebrates, N. Y. [a. o.], 1971; Klemm M., Zoologisches Wörterbuch. Paläarktische Tiere. Deutsch Lateinisch Russisch. Russisch Lateinisch Deutsch, B. — Hamb., 1973; Larousse encyclopedia of the animal world, N. Y., 1975; Hentschel E., Wagner G., Tiernamen und zoologische Fachwörter, Jena, 1976; Gotch A. F., Mammals — their latin names explaind. A. Guide to animal classification, Pool, Dorset (U. K.), 1979.

Раздел 14. Морфология и анатомия животных.

I. Сушкин П. П., К морфологии скелета птиц. Сравнительная остеология дневных хищных птиц (Aceipitres) и вопросы классификации, ч. 1—2, М., 1902; Северцов А. Н., Собр. соч., т. 1 -5, М.— Л., 1945—50; Шмальгаузен И. И., Основы сравнительной анатомии позвоночных животных, 4 изд., М., 1947; Домбровский Б. А., Основы сравнительной морфологии животных, А.— А., 1961; Беклемишев В. Н., Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 3 изд., т. 1—2, М., 1964; Бляхер Л. Я., Проблемы морфологии животных, М., 1976; Иванов А. В., Полянский Ю. И., Стрелков А. А., Большой практикум по зоологии беспозвоночных, 3 изд., ч. 1—3, 1981—85 (аннотир. лит.), ч. 2— те же авторы и Мончадский А. С.; Weber M., Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia, 2 Aufl., Bd 1—2, Jena, 1927—28; Bolk L., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd 1—6, B.— Wien, 1931—38; Cunningham's textbook of anatomy, 12 ed, L., 1972; Gray's anatomy, 35 ed., L., 1973; Dullemeijer P., Concepts and approches in animal morphology, Assen, 1974; Fretter V., Graham A., A functional anatomy of invertebrates, L.— [a. o.], 1976; Krstic R. V., Die Gewebe des Menschen und der Säugetiere, B.— [u. a.], 1978; Starck D., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd 1—3, B.— [u. a.], 1978—82; Romer A. S., Parsons Th. S., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 5 Aufl., Hamb.— B., 1983.

История. Бляхер Л. Я., Очерк истории морфологии животных, М., 1962; Канаев И. И., Очерки по истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии, М.— Л., 1963; его же, Очерки по истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней, М.— Л., 1966; Cole F. J., A history of comparative anatomy, L., 1944.

II. «Anatomischer Anzeiger» (Jena, 1886—); «Journal of morphology» [Boston (Phil.), 1887—]; «Jahrbuch für Morphologie und mikroskopische Anatomie» (Lpz., 1924—); «Acta anatomica» (Basel—[a. o.], 1945—);

IV. Anatomical record, v. 1—207— (Phil.— Baltimore, 1906—1983—).

Раздел 15. Физиология животных.

I. Орбели Л. А., Лекции по вопросам высшей нервной деятельности, М.— Л., 1945; его же, Избр. труды, т. 1—5, М.— Л., 1961—68; Кузнецов Н. Я., Основы физиологии насекомых, т. 1—2, М.— Л., 1948 -53; Коштоянц Х. С., Основы сравнительной физиологии, т. 1—2, М.— Л., 1950—57; Введенский Н. Е., Избр. произв., ч. 1—2, М., 1951; Павлов И. П., Полн. собр. соч., 2 изд., т. 1—6, М., 1951—52; Сеченов И. М., Избр. произв., т. 1—2, М., 1952; Быков К. М., Избр. произв., т. 1—2, М., 1953—58; Бехтерев В. М., Избр. произв., М., 1954; Овсянников Ф. В., Избр. произв., М., 1955; Беритов И. С., Общая физиология мышечной и нервной системы, 3 изд., т. 1—2, М., 1959—66; его же (Бериташвили), Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение, 2 изд., М., 1974; Турпаев Т. М., Медиаторная функция ацетилхолина и природа холинорецептора, М., 1962; Саркисов С. А., Очерки по структуре и функции мозга, М., 1964; Бернштейн Н. А., Очерки по физиологии движений и физиологии активности, М., 1966; Ходжкин А., Нервный импульс, пер. с англ., М., 1965; Говырин В. А., Трофическая функция симпатических нервов сердца и скелетных мышц, Л., 1967; Волохов А. А., Очерки по физиологии нервной системы в раннем онтогенезе, Л., 1968; Коган А. Б., Электрофизиология, М., 1969; Русинов В. С., Доминанта, М., 1969; Шеррингтон Ч., Интегративная деятельность нервной системы, пер. с англ., Л., 1969; Судаков К. В., Биологические мотивации, М., 1971; Ливанов М. Н., Пространственная организация процессов головного мозга, М., 1972; Уголев А. М., Мембранное пищеварение, Л., 1972; его же, Энтериновая (кишечная гормональная) система. Трофологические очерки, Л., 1978; его же, Эволюция

пищеварения и принципы эволюции функций, Л., 1985; Руководство по эндокринологии, М., 1973; Гранит Р., Основы регуляции движений, пер. с англ., М., 1973; Милнер П., Физиологическая психология, пер. с англ., М., 1973; Анохин П. К., Очерки по физиологии функциональных систем, М., 1975; его же, Избр. труды. Системные механизмы высшей нервной деятельности, М., 1979; Адрианов О. С., О принципах организации интегративной деятельности мозга, М., 1976; Гомеостаз, М., 1976; Шаде Дж., Форд Д., Основы неврологии, пер. с англ., М., 1976; Физиология сенсорных систем, Л., 1976; Костюк П. Г., Физиология центральной нервной системы, 2 изд., К., 1977; Крушинский Л. В., Биологические основы рассудочной деятельности, М., 1977; Саркисов Д. С., Очерки по структурным основам гомеостаза, М., 1977; Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 1–3, М., 1977–78; Ухтомский А. А., Избр. труды, Л., 1978; Воронин Л. Г., Физиология высшей нервной деятельности, М., 1979; Соколов Е. Н., Нейронные механизмы памяти и обучения, М., 1981; Батуев А. С., Высшие интегративные системы мозга, Л., 1981; Симонов П. В., Эмоциональный мозг, М., 1981; Шмидт Ниельсен К., Физиология животных. Приспособление и среда, пер. с англ., кн. 1—2, М., 1982; Асратян Э. А., Рефлекторная теория высшей нервной деятельности. Избр. труды, М., 1983; Бредберн М., Концепция гематоэнцефалического барьера, пер. с англ., М., 1983; Основы физиологии, пер. с англ., М., 1984; Основы сенсорной физиологии, пер. с англ., М., 1984; Физиология человека, пер. с англ., т. 1—4, М., 1985—86; Серия «Руководство по физиологии»: Физиология мышечной деятельности, труда и спорта, Л., 1969; Общая и частная физиология нервной системы, Л., 1969; Физиология высшей нервной деятельности, ч. 1–2, Л., 1970—71; Физиология сенсорных систем, ч. 1–3, Л., 1971—75; Физиология почки, Л., 1972; Клиническая нейрофизиология, Л., 1972; Физиология дыхания, Л., 1973; Физиология лактации, общая и сравнительная, Л., 1973; Физиология пищеварения, Л., 1974; Возрастная физиология, Л., 1975; Физиология движений, Л., 1976; Физиология речи, Л., 1976; Физиология всасывания, Л., 1977; Физиология сельскохозяйственных животных, Л., 1978; Физиология эндокринной системы, 1979; Физиология системы крови. Физиология эритропоэза, Л., 1979; Экологическая физиология человека, ч. 1—2, Л., 1979—80; Экологическая физиология животных, ч. 1–3, Л., 1979–82; Эволюционная физиология, ч. 1—2, Л., 1979–83; Физиология кровообращения. Физиология сердца, Л., 1980; Физиология вегетативной нервной системы, Л., 1981; Биология старения, Л., 1982; Физиология терморегуляции, Л., 1984; Физиология кровообращения. Физиология сосудистой системы, Л., 1984; Физиология кровообращения. Регуляция кровообращения, Л., 1986; Физиология поведения. Нейрофизические закономерности, Л., 1986; Annual Review of Physiology, v. 1—46— [Palo Alto (Calif.), 1939—84—]; Morshall's physiology of reproduction, 3 ed., v. 1–3, L., 1952–66; Dauson H., A textbook of general physiology, 4 ed., v. 1—2, L., 1970; Young J. Z., The life of mammals. Their anatomy and physiology, 2 ed., Oxf., 1975; Wood D. W., Principles of animal physiology, 2 ed., L., 1975; Nalbandov A. V., Reproductive physiology of mammals and birds. The comparative physiology of domestic and laboratory animals and man, 3 ed., S. F., 1976; Eckert R., Randall D., Animal physiology, S. F., 1978.

История. Российский Д. М., Очерк истории развития эндокринологии в России, М., 1926; Анохин П. К., От Декарта до Павлова, М., 1945; Коштоянц Х. С., Очерки по истории физиологии в России, Л., 1946; Майоров Ф. П., История учения об условных рефлексах, 2 изд., М.— Л., 1954; Ланге К. А., Развитие и организация физиологической науки в СССР, Л., 1978; Очерки истории физиологических наук в СССР. Истоки и особенности развития, Л., 1984; Handbook of physiology: a critical comprehensive concepts, Wash., 1959 –; Hall T. S., History of general physiology, v. 1—2, Chi., 1969; History of physiology, Bdpst, 1981.

II. «Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова» (Л., 1917—); «Проблемы эндокринологии» (М., 1936—41, 1967 –); «Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова» (М., 1951 –); «Проблемы эндокринологии и гормонотерапии» (М., 1955–66); «Фізіологічний журнал» (К., 1955—); «Нейрофизиология» (К., 1969—); «Успехи физиологических наук» (М., 1970—); «Космическая биология и авиакосмическая медицина» (М., 1974—; в 1967–73 – «Космическая биология и медицина»); «Физиология человека» (М., 1975—); «Archiv für Anatomie und Physiologie» (Lpz., 1796—); «The journal of physiology» (Camb., 1878—); «American Journal of Physiology» (Balt.— Wash., 1898—); «Journal de physiologie et de pathologie générale» (P., 1899—; c 1946 — «Journal de physiologie»); «Archives internationeles de physiologie et biochimie» (P.— Liege, 1904—; 1904—54 — Arch. intern. de physiologie»); «Endocrinology» (Phil., 1917—); «Journal of General Physiology» (N. Y.— [e. a.], 1918—); «Physiological Rewiews» (Wash., 1921—); «The Journal of Experimental Biology» (L., 1923—); «Endokrinologie» (Lpz., 1928 –); «Annales d'endocrinology» (P., 1939 –); «The Journal of Endocrinology» (Camb., 1939 –); «Acta endocrinologia» (Cph., 1948—); «Endocrinologia» (Buc., 1956—); «Comparative Biochemistry and physiology. A Comparative Physiology» (L.— [a. o.], 1960—); «Endocrinologia experimentalis» (Brat., 1967—); «Journal of Cellular physiology» (Phil., 1967—; до 1967 — «Journal of cellular and comparative Physiology»); «Pfluger's Archiv. European journal of physiology» (B.— Heidelberg, 1968 –); «Journal of Comparative Physiology» (West-Berlin, 1972—); «Motivation and Emotion» (N.Y., 1977—).

III. Краткий справочник по космической биологии и медицине, М., 1983.

IV. Реферативный журнал «Физиология и морфология животных», М., 1959—; «Pascal folio: Bibliogr. internat. Anatomie et physiologie des vertébrés» (P., 1984—; до 1984 — «Bulletin singalétique», Sect. 365).

Раздел 16. Гидробиология, океанология.

I. Жизнь пресных вод СССР, т. 1—4, М., 1940–59; Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. 1—2, М., 1947–51; его же, Избр. труды (вкл. «Биология морей СССР»), т. 1–2, М., 1977; Зернов С. А., Общая гидробиология, 2 изд., М.– Л., 1949; Скадовский С. Н., Экологическая физиология водных организмов, М., 1955; Жадин В. И., Методы гидробиологического исследования, М., 1960; Кожов М. М., Биология озера Байкал, М., 1962; Винберг Г. Г., Первичная продукция водоемов, Минск, 1960; Романовский В., Френсис-Беф К., Буркар Ж., Море, пер. с франц., М., 1960; Океанология. Биология океана, т. 1—2, М., 1977; Общие основы изучения водных экосистем, Л., 1979; Парсонс Т. Р., Танахаши М., Харгрейв Б., Биологическая океанография, пер. с англ., М., 1982; Раймонт Дж., Планктон и продуктивность океана, пер. с англ., 2 изд., т. 1–2, М., 1983; Воронина Н. М., Экосистемы пелагиали Южного океана, М., 1984; Биологические ресурсы океана, М., 1985; Константинов А. С., Общая гидробиология, 4 изд., М., 1986; Hutchinson G. E., A treatise on limnology, v. 1—3, N. Y.— L., 1957–75; Advances in marine biology, v. 1—20—, L.— N. Y., 1963—82—; The ecology of the seas, Oxf.— [a. o.], 1976; Cushing D. H., Marine ecology and fisheries, Camb.– [a. o.], 1977; The functioning of freshwater ecosystems, Camb.— [a. o.], 1980; Fundamentals of aquatic ecosystems, Oxf., 1980; Langhurst A. R., Analysis of marine ecosystems, L.— [a. o.], 1981; Mann K. H., Ecology of coastal waters. A systems approach, Berkeley (Calif.), 1982; Ecology of European rivers, Oxf.— [a. o.], 1984.

История. Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР, М., 1981.

II. «Рыбное хозяйство СССР» (М., 1933—); «Океанология» (М., 1961 –); «Гидробиологический журнал» (К., 1965—); «Водные ресурсы» (М., 1972—); «Биология моря» (Владивосток, 1975—); «Archiv für Hydrobiologe» (Stuttg., 1906—); «Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie» (Lpz., 1908—); «Journal of Marine Research» [New Haven (Conn.), 1937—]; «Limnology and Oceanography» (Balt., 1956—); «Limnologica» (B., 1962—); «Ergebnisse der Limnologie Arhiv für Hydrobiologie» (Stuttg., 1964—; «Deep—Sea Research» (Oxf.— L. — N.Y.— P., 1964—); «Marine Biology» (B., 1967—); «Journal of Experimental Marine Biology and Ecology» (Amst., 1968—).

III. Кисилев И. А., Планктон морей и континентальных водоемов, Справочник, т. 1—2, Л., 1969—80.

IV. «Биология внутренних вод. Информационный бюллетень» (Л., 1967—); «Aquatic sciences and fisheries abstracts» (Bethesda, 1971).

Раздел 17. Паразитология.

I. Скрябин К. И., Шульц Р. С., Основы общей гельминтологии, М., 1940; Павловский Е. Н., Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней, 5 изд., т. 1—2, М. – Л., 1946—48; его же, Общие проблемы паразитологии и зоологии, М. – Л., 1961; Скрябин К. И., Трематоды животных и человека. Основы трематодологии, т. 1—26, М.— Л., 1947–78; Основы нематодологии, т. 1—28, М., 1949—77; Основы цестодологии, т. 1—12, М., 1951—85; Догель В. А., Общая паразитология, Л., 1962; Парамонов А. А., Основы фитогельминтологии, т. 1—2, М., 1962—64; Бейлин И. Г., Цветковые полупаразиты и паразиты, М., 1968; Беклемишев В. Н., Биоценологические основы сравнительной паразитологии, М., 1970; Шульц Р. С., Гвоздев Е. В., Основы общей гельминтологии, т. 1—3, М., 1970—76; Терехин Э. С., Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни, Л., 1977; Определитель гельминтов фауны СССР, М., 1978; Гинецинская Т. А., Добровольский А. А., Частная паразитология. Паразитические черви, моллюски и членистоногие, т. 1—2, М., 1978; Кеннеди К. Р., Экологическая паразитология, пер. с англ., М., 1978; Балашов Ю. С., Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными, Л. 1982; Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы, К., 1985; Garnham P. C. C., Progress in parasitology, L., 1971; Noble E., Noble G., Parasitology. The biology of animal parasites, 5 ed., Phil.— L., 1971; Ecological aspects of parasitology, Amst.— Oxf., 1976; Regulation of parasite populations, N. Y.— [a. o.], 1977; Parasitic protozoa, v. 2, N. Y.— [a. o.], 1978; Vectors of plant pathogens, N. Y.— [a. o.], 1980; Price P. W., Evolutionary biology of parasits, Princeton (N. J.), 1980; Maggenti A., General nematology, N. Y.— [a. o.], 1981; Vanderplank J. E., Hostpathogen interactions in plant disease, N. Y. – [a. o.], 1982; The populations dynamics of infections diseases: theory and application, L. – N. Y., 1982.

История. Строительство гельминтологической науки и практики в СССР, т. 1–5, М., 1962–72.

II. «Паразитология» (М., 1967–); «Parasitology» (Camb. — L.— N. Y., 1908–); «Journal of Parasitology» (Lawrence, 1914—); «Annales de parasitologie humaine et comparée» (P., 1923—); «Journal of helmintology» (L., 1923—); «Zeitschrift für Parasitenkunde» (B. – [u. a.], 1928—); «Helminthological Abstracts» (St. Albans, 1930 –); «Experimental parasitology» (N. Y.— L., 1951—); «Acta Parasitologica Polonica» (Warsz., 1953—); «Folia Parasitologica» (Praha, 1954—); «Journal of Nematology» (St. Paul, 1969–); «International Journal of Parasitology» (Oxf. e. a., 1971—); «Indian Journal of Nematology» (N. Delhi, 1971 –); «Phytoparasitica» (Bet-dagan, 1973—); «Parasite Immunology» (Oxf., 1978—); «Systematic parasytology» (Dordecht, 1979—).

Раздел 18. Биогеография (география растений, геоботаника, фитоценология, зоогеография).

I. Сукачев В. Н., Растительные сообщества (введение в фитоценологию), 4 изд., Л.— М., 1928; его же, Руководство к исследованию лесов, 3 изд., М.— Л., 1973; Мензбир М. А., Очерк истории фауны Европейской части СССР, М.— Л., 1934; Гептнер В. Г., Общая зоогеография, М.— Л., 1936; Вульф Е. В., Историческая география растений. История флор земного шара, М.- Л., 1944; Морозов Г. Ф., Учение о лесе, 2 изд., М.— Л., 1949; Ареал, в. 1—2, М.— Л., 1952—72; Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», масштаб 1:4 000 000, ч. 1—2, М.— Л., 1956; Полевая геоботаника, т. 1—5, М.— Л., 1959—76; Бобринский Н. А., Гладков Н. А., География животных, 2 изд., М., 1961; Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д., Введение в индикационную геоботанику, М., 1962; Лавренко Е. М., Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки, Л., 1962; Толмачев А. И., Основы учения об ареалах, Л., 1962; его же, Введение в географию растений, Л., 1974; его же, Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза, Новосиб., 1986; Шенников А. П., Введение в геоботанику, Л., 1964; Основы лесной биогеоценологии, М., 1964; Ареалы растений флоры СССР, в. 1—3, Л., 1965—76; Дарлингтон Ф. Дж., Зоогеография, пер. с англ., М., 1966; Шмитхюзен И., Общая география растительности, пер. с нем., М., 1966; Вальтер Г., Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика, пер. с нем., т. 1—3, М., 1968—1975; его же, Общая геоботаника, пер. с нем., М., 1982; Синская Е. Н., Историческая география культурных растений, Л., 1969; Александрова В. Д., Классификация растительности, Л., 1969; Воронов А. Г., Геоботаника, 2 изд., 1973; Нейл У., География жизни, пер. с англ., М., 1973; Петров М. П., Пустыни земного шара, Л., 1973; Типы болот СССР и принципы их классификации, Л., 1974; Юрцев Б. А., Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии, Л., 1974; его же, Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии, Новосиб., 1981; Зедлаг У., Животный мир Земли, пер. с нем., М., 1975; Леме Ж., Основы биогеографии, пер. с франц., М., 1976; Ареалы деревьев и кустарников СССР, т. 1—2, 1977—80; Сочава В. Б., Введение в учение о геосистемах, Новосиб., 1978; Второв П. П., Дроздов Н. Н., Биогеография, М., 1978; Растительность Европейской части СССР, Л., 1980; Теоретические и прикладные аспекты биогеографии, М., 1982; Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р., Растительный мир земли, пер. с нем., т. 1—2, М., 1982; Дарвин Ч., Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль», пер. с англ., 4 изд., М., 1983; Василевич В. И., Очерки теоретической фитоценологии, Л., 1983; Работнов Т. А., Фитоценология, 2 изд., М., 1983; его же, Луговедение, М., 1984; Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Мяло Е. Г., Биогеография материков, М., 1985; Миркин Б. М., Теоретические основы современной фитоценологии, М., 1985; Clements F. E., Dynamics of vegetatio, N. Y., 1949; его же, Plant succession and indicators, N. Y., 1973; Gaussen H., Géographie des plantes, 2 ed., P., 1954; Braun-Blanquet J., Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde, 3 Aufl., Wien — N. Y., 1964; Meusel H. [u. a.], Vergleichende Chorologie der zentraleuropaischen Flora, Bd 1—2, Jena, 1965—78; Daubenmire R., Plant communities, N. Y., 1968; Index Holmensis, v. 1—4, Stockholm, 1969—74; Knapp R., Einführung in die Pflanzensociologie, 3 Aufl., Stuttg., 1971; Handbook of vegetation science, v. 5—6, 8, 12—13, Hague, 1973—82—; Cain S. A., Foundation of plant geography, N. Y., 1971; Seddon B., Introduction to biogeography, N. Y. [a. o.], 1974; Good R., The geography of the flowering plants, 4 ed., L., 1974; Cox B. C., Biogeography. An ecological and evolutionara approach, 2 ed., Oxf. [a. o.], 1976; Pielou E. C., Biogeography, N. Y.— [a. o.], 1979; Miller P., Arealsysteme und Biogeographie, Stuttg., 1981; Furley P. A., Newly W. W., Geography of the biosphere, L.— [a. o.], 1983.

История. Наумов Г. В., Краткая история биогеографии, М., 1969; Дохман Г. И., История геоботаники в России, М., 1973; Трасс Х. Х., Геоботаника. История и современные тенденции развития, Л., 1976.

II. «Phytocoenologia» (B.— Stuttg., 1973—); «Journal of Biogeography» (Oxf.— [a. o.], 1974—).

III. Гребенщиков О. С., Геоботанический словарь, М., 1965; Быков Б. А., Геоботанический словарь, 2 изд., А.-А., 1973; Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Толковый словарь современной фитоценологии, М., 1983.

IV. Реферативный журнал «Биогеография» (М., 1967—).

Раздел 19. Этология.

I. Кашкаров Д. Н., Современные успехи зоопсихологии, М., 1928; Кёлер В., Исследование интеллекта человекообразных обезьян, М., 1930; Боровский В. М., Психическая деятельность животных, М., 1936; Детьер В., Стеллер Э., Поведение животных, пер. с англ., Л., 1967; Шовен Р., Поведение животных, пер. с фр., М., 1972; Павлов И. П., Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных, 10 изд., М., 1973; Хайнд Р., Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии, пер. с англ., М., 1975; Слоним А. Д., Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения, Л., 1976; Фабри К. Э., Основы зоопсихологии, М., 1976; Крушинский Л. В., Биологические основы рассудочной деятельности. Эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения, М., 1977; Дьюсбери Д., Поведение животных: сравнительные аспекты, пер. с англ., М., 1981; Меннинг О., Поведение животных. Вводный курс, пер. с англ., М., 1982; Панов Е. Н., Поведение животных и этологическая структура популяций, М., 1983; Тинберген Н., Поведение животных, пер. с англ., 2 изд., М., 1985; Баскин Л. М., Этология стадных животных, М., 1986; Тушмалова Н. А., Функциональные механизмы приобретенного поведения у низших беспозвоночных, М., 1986; Lorenz K., Studies in animal and human behaviour, v. 1—2, Camb. (Mass.), 1971; Tembrok G., Grundlagen des Tierverhaltens, B., 1977; Brown J. L., The evolution of behavior, N. Y., 1975; Wilson E. O., Sociology. The new synthesis, Camb. (Mass.) — L., 1977; Perspectives in ethology, v. 5, N. Y., 1982; Grier J. W., Biology of animal behavior, St. Louis, 1984; Eibl-Eibesfeldt I., Die Biologie des menschlichen Verhaltens, München, 1984; «Advances in the Study of Behavior», v. 1—14—(N. Y.— L., 1965—84—); «Advances in Behavioral Biology», v. 1—27—(N. Y.— L., 1971—84—).

История. Панов Е. Н., Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения, М., 1975.

II. «Zeitschrift für Tierpsychologie» (B.— Hamb., 1937—); «Behaviour» (Leyden, 1947—); «Animal Behaviour» (L., 1953—; 1953—1957 — «British Journal of Animal Behaviour»), «Applied Animal Ethology» (Amst., 1974—); «Biology of Behaviour» (P., 1976—); «Behavioral Ecology and Sociobiology» (B., 1976—).

III. Heymer A., Ethologisches Wörterbuch, B., 1977; Dictionary of behavioral science, N. Y., 1979; Immelmann K., Wörterbuch der Verhaltensforschung, B., 1982.

IV. Герасимова Л. М., Гун С. Е., Фрид А. А., Поведение животных. Указатель лит-ры за 1965—1976 гг., отеч. и иностранной, ч. 1—2, Л., 1980; Animal behavior abstracts, v. 1—12—[L. (USA), 1973—84—].

Раздел 20. Палеонтология.

I. Ромер А. Ш., Палеонтология позвоночных, пер. с англ., М.— Л., 1939; Ковалевский В. О., Палеонтология лошадей, М., 1948; Вопросы микропалеонтологии, вып. 1—16, М., 1956—73; Криштофович А. Н., Палеоботаника, 4 изд., Л., 1957; Геккер Р. Ф., Введение в палеоэкологию, М., 1957; Орлов Ю. А., В мире древних животных, М., 1961; Палеопалинология, т. 1—3, Л., 1966; Давиташвили Л. Ш., Причины вымирания организмов, М., 1969; Современные проблемы палеонтологии, М., 1971; Друщиц В. В., Обручева О. П., Палеонтология, 2 изд., М., 1971; Палеонтология, М., 1972; Красилов В. А., Палеоэкология наземных растений, Владивосток, 1972; Борисяк А. А., Избр. труды, М., 1973; Методика палеонтологических исследований, пер. с англ., М., 1973; Друщиц В. В., Палеонтология беспозвоночных, М., 1974; Рауп Д., Стэнли С., Основы палеонтологии, пер. с англ., М., 1974; Ископаемые цветковые растения СССР, т. 1—2, Л., 1974—82; Буко А., Эволюция и темпы вымирания, пер. с англ., М., 1979; Крумбигель Г., Вальтер Х., Ископаемые. Сбор, препарирование, определение, использование, пер. с нем., М., 1980; Девятилова А. Д., Волобуева В. И., Атлас фауны палеогена и неогена Северо-Востока СССР, М., 1981; Проблематики позднего докембрия и палеозоя, М., 1981; Проблематики фанерозоя, М., 1981; Коуэн Р., История жизни, пер. с англ., К., 1982; Шиманский В. Н., Соловьев А. Н., Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира, М., 1982; Янин Б. Т., Основы тафономии, М., 1983; Проблематики палеозоя и мезозоя, М., 1984; Бондаренко О. ., Михайлова И. А., Краткий определитель ископаемых беспозвоночных, 2 изд., М., 1984; их же, Методическое пособие по изучению ископаемых беспозвоночных, М., 1986; Müller A. H., Lehrbuch der Paläozoologie, Bd 1—3, Jena, 1957—70; Pokorny V., Grundzüge der zoologischen Micropaläontologie, Bd 1—2, B., 1958; Nemejc F., Paleobotanika, cv. 1—3, Praha, 1959—68; Delevoryas Th., Morphology and evolution of fossil plants, N. Y.— [a. o.], 1962; Glaessner M. F., Principies of micropalaeontology, N. Y.— L., 1963; Gothan W., Weyland H., Lehrbuch der Paläobotanik, 2 Aufl., B., 1964; Traité de paléobotanique, t. 2—4, P., 1967—70; Mägdefrau K., Paläobiologie der Pflanzen, 4 Aufl., Jena, 1968; Olson E. C., Vertebrate paleozoology, N. Y.— L.— Sydney, 1971; Raup D. M., Stanly S. M., Principles of paleontology, 2 ed., S. F., 1978; Babin C., Elements of paleontology, Chichester — [a. o.], 1980; Schafer W., Fossilen, Fr./M., 1980; Daber R., Helms J., Fossile Schatze, Lpz., 1981; Simpson G. G., Vossili and the history of life, N. Y., 1983; Stewart W. N., Paleobotany and the evolution of plants, Camb., 1983.

История. Павлов А. П., Полвека в истории науки об ископаемых организмах, М., 1897; Давиташвили Л. Ш., История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней, М.— Л., 1948; Криштофович А. Н., История палеоботаники в СССР, М., 1956; Zittel K., Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des XIX Jahrhunderts, Münch.— Lpz., 1899.

II. «Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества» (М., 1917—); «Труды Палеонтологического института» (М., 1932—); «Палеонтология СССР» (М., 1935—); «Труды годичных сессий Всесоюзного палеонтологического общества» (М., 1957—); «Палеонтологический журнал» (М., 1959—); «Palaeontographica» (Abt. A. Palaeozoologie — Stratigraphie; Abt. B. Palaeophytologie, Stuttg., 1846—); «Palaeontographical Society Monographs» (L., 1847—); «Annales de paléontologie» (P., 1906—); «Palaeontologische Zeitschrift» (Stuttg., 1914—); «Journal of Palaeontology» [Tulsa (Oklahoma), 1927—]; «The Palaeobotanist» (Lucknow, 1952—); «Zentralblatt für Geologie und Paläontologie», Tl 2 Paläontologie (Stuttg., 1953—); «Micropalaeontology» (N. Y., 1955—); «Palaeontology» (L., 1957—); «Revue de micropaleontologie» (P., 1958—); «Pollen and Spores» (P., 1959—); «Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology» (Amst., 1965—); «Palaeontologische Abhandlungen» (B., 1965—); «Review of palaeobotany and Palynology» (Amst., 1967—); «Paleobios» (Berkeley, 1967—); «Lethaia. An International Journal of Palaeontology and Stratigraphy» (Oslo, 1968—); «Lethaia» (N. Y.— L., 1968—); «Biomineralisation»

(Stuttg.— N. Y., 1970—); «Paleobiology» (Chi., 1975—); «Palaeontological contributions» [Lawrence (Kansas), 1982—].

III. Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР, т. 1—15, М., 1958—64; Палеонтологический словарь, М., 1965; Кремп Т. О. У., Палинологическая энциклопедия, пер. с англ., М., 1967; Коробков И. А., Палеонтологические описания, 2 изд., Л., 1971; Справочник по систематике ископаемых организмов, М., 1984, Всесоюзное палеонтологическое общество, Л., 1984; Lehmann U., Paläontologisches Wörterbuch, Stuttg., 1964.

IV. «Реферативный журнал. Геология. Стратиграфия. Палеонтология» (М., 1954—); Бжеленко Л. К., Митрошина Л. Н., Шевырев А. А., Палеозоология СССР. Библиография отечественной литературы за 1917—67 гг., кн. 1—2, М., 1971; Пахомов М. М., Клопотовская Н. Б., Палинология кайнозоя Средней Азии и Кавказа (история и аннотир. библиогр., 1931—75 гг.), Душ., 1980; Salanon R., Bibliographie botanique et paléobotanique de L'Auvergne et des contrecs limitrophes, Clermont-Ferrand, 1970; Bibliography and index of micropalaeontology (BIM), v. 1—2, N. Y., 1972—83—; «Pascal folio: Bibliogr. internat. Paléontologie» (P., 1984—; до 1984—«Bulletin signalétique», sect. 227).

Раздел 21. Охрана живой природы.

I. Дорст Ж., До того как умрёт природа, пер. с франц., М., 1968; Парсон Р., Природа предъявляет счет, пер. с англ., М., 1969; Воронцов А. И., Харитонова Н. З., Охрана природы, М., 1971; Фишер Д., Саймон Н., Винсент Д., Красная книга. Дикая природа в опасности, пер. с англ., М., 1976; Биосферные заповедники, Л., 1977; Куражковский Ю. Н., Заповедное дело в СССР, Ростов н/Д., 1977; Генетические последствия загрязнения окружающей среды, М., 1977; Оуэн О. С., Охрана природных ресурсов, пер. с англ., М., 1977; Реймерс Н. Ф., Штильмарк Ф. Р., Особо охраняемые природные территории, М., 1978; Редкие виды млекопитающих и их охрана, М., 1978; Программа «Человек и биосфера» в странах социализма, М., 1979; Новиков Г. А., Основы общей экологии и охраны природы, Л., 1979; Никитин Д. П., Новиков Ю. В., Окружающая среда и человек, М., 1980; Общество и природная среда, М., 1980; Мартынов В. А., Новиков Р. А., Разрушение природной среды, М., 1981; Международная программа ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (МАБ) в СССР. Справочник, в. 1, М., 1981; Большаков В. Н., Экологические основы охраны природы, М., 1981; Колбасов О. С., Международно-правовая охрана окружающей среды, М., 1982; Колосов А. М., Охрана животных в РСФСР, М., 1982; Викулов В. Е., Режим особого природопользования. На примере озера Байкал, Новосиб., 1982; Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Редкие растения мира, М., 1983; Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны, М., 1983; Красная книга РСФСР, Животные, М., 1983; Алпатьев А. М., Развитие, преобразование и охрана природной среды. Проблемы, аспекты, Л., 1983; Яблоков А. В., Остроумов С. А., Охрана живой природы. Проблемы и перспективы, М., 1983; их же, Уровни охраны живой природы, М., 1985; Второв П. П., Второва В. Н., Эталоны природы (проблемы выбора и охраны), М., 1983; Заповедники СССР, Справочник, 2 изд., М., 1983; Вторжение в природную среду. Оценка воздействия, пер. с англ., М., 1983; Биология охраны природы, пер. с англ., М., 1983; Израэль Ю. А., Экология и контроль состояния природной среды, 2 изд., М., 1984; Красная книга СССР, 2 изд., т. 1—2, М., 1984; Николаевский А. Г., Национальные парки, М., 1985; Борисов В. А., Белоусова Л. С., Винокуров А. А., Охраняемые природные территории мира, М., 1985; Об охране окружающей среды. Сб. док-тов партии и правительства. 1917—1985, 3 изд., М., 1986; Red Date Book, v. 1 — Mammalia, v. 2—Aves, v. 3 — Amphibia and Reptilia, v. 4 — Pisces, v. 5—Plant, Morges, 1978—79 (IUCN); The IUCN Intertebrate Red Date Book, Camb., 1983; Kurt F., Naturschutz: Illusion und Wirklichkeit, Hamb., 1982; List of rare, threatened and eudemic plants in Europe, Strasbourg, 1983; Myers N., A wealth of wild species: storehouse for human welfare, Boulder, 1983; Bennet Ch. F. (with illustrations and cartography by N. Diaz), Conservation and management of natural resourses in the Unated States, Chichester, 1983.

II. «Человек и биосфера» (М., 1976—); «Природа и человек» (М., 1981—); «Природа и ресурсы» (М., 1983—); «Soil Conservation» (Wash., 1935—); «IUCN Bulletin» (International Union of Conservation of nature and Natural Resources), New series (Brussel, 1961—); «Ambio A. Journal of the Human Environment Research and Management» (Stockholm, 1972—); «Journal of Environmental Management» (L., 1973—); «Environmental Conservations» (Lausanne, 1974—; «Environmental Policy and Law» (Lausanne, 1975—); «Ecotoxicology and Environmental Safely» (N. Y.— L., 1977—).

III. Охрана окружающей среды. Справочник, Л., 1978; Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В., Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы, М., 1982; Охрана ландшафтов. Толковый словарь, М., 1982.

IV. «Реферативный журнал. Охрана природы и воспроизводство природных ресурсов» (М., 1975—).

СПИСОК ОСНОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

А — ампер
Å — ангстрем
абс. — абсолютный
альп. — альпийский
антропол. — антропологический
арх. — архипелаг
атм. — атмосферный
АТФ — аденозинтрифосфорная кислота
Б. — большой
б. или м. — более или менее
б. ч. — большая часть, большей частью
басс. — бассейн
биол. — биологический
ботан. — ботанический
В. — восток
в., вв. — век, века
в. д. — восточная долгота
в осн. — в основном
в т. ч. — в том числе
верх. — верхний
внеш. — внешний
внутр. — внутренний
вост. — восточный
выс. — высота
г — грамм
г — год
га — гектар
геогр. — географический
геол. — геологический
гл. — главный
гл. обр. — главным образом
глуб. — глубина
греч. — греческий
Д. Восток — Дальний Восток
декор. — декоративный
диам. — диаметр
дл. — длина
ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
Др. — Древний
др. — другой
европ. — европейский
ед. — единица
жен. — женский
З. — Запад
з. д. — западная долгота
зал. — залив
зап. — западный
зоол. — зоологический
им. — имени
кал. — калория
кг — килограмм
ккал — килокалория
к.-л. — какой-либо
км — километр
к.-н. — какой-нибудь
кол-во — количество
кон. — конец
коэфф. — коэффициент
кпд — коэффициент полезного действия
кр. — край
к-рый — который
к-та — кислота
л — литр
лат. — латинский
леч. — лечебный
лит. — литература
м — метр
м. — море
М — моль/л
М. — Малый
макс. — максимальный
мед. — медицинский
мес — месяц
микробиол. — микробиологический
мин — минута
миним. — минимальный
мкм — микрометр
млн. — миллион
млрд. — миллиард
мм — миллиметр
мм вод. ст. — миллиметр водного столба
мм рт. ст. — миллиметр ртутного столба
мн. — много, многие
мн. ч. — множественное число
мол. — молекулярный
мол. м. — молекулярная масса
мор. — морской
МПа — мегапаскаль
мс — миллисекунда
муж. — мужской
н. э. — наша эра
надсем. — надсемейство
наз. — называется, называемый
назв. — название
наиб. — наиболее
напр. — например
наруж. — наружный
наст. — настоящий
науч. — научный
нац. — национальный
нач. — начало
нед — неделя
нек-рый — некоторый
неск. — несколько
ниж. — нижний
низм. — низменность
нм — нанометр
Нов. — Новый
новолат. — новолатинский
о., о-ва — остров, острова
обл. — область
одноим. — одноимённый
оз. — озеро
ок. — около, океан
осн. — основной
отд. — отдельный
отр. — отряд
палеонтол. — палеонтологический
пер. — перевод
первонач. — первоначально, первоначальный
пищ. — пищевой
пл. — площадь
п-ов — полуостров
подотр. — подотряд
подсем. — подсемейство
пол. — половина
пр. — прочий
преим. — преимущественно
произ-во — производство
пром. — промышленный
пром-сть — промышленность
Р — рентген
р., рр. — река, реки
радиобиол. — радиобиологический
разл. — различный
рис. — рисунок
р-н — район
РНК — рибонуклеиновая кислота
род. п. — родительный падеж
с — секунда
С. — север
с. х-во — сельское хозяйство
с. ш. — северная широта
сб. — сборник
св. — свыше
С.-В. — северо-восток
сев. — северный
сев.-вост. — северо-восточный
сев.-зап. — северо-западный
сем. — семейство
сер. — середина
С.-З. — северо-запад
след. — следующий
см — сантиметр
см. — смотри
сов. — советский
совр. — современный
сокр. — сокращённо
соотв. — соответствующий
соч. — сочинение
спец. — специальный
ср. — сравни, средний
Ст. — Старый
ст. — статья
стр. — страница
сут — сутки
с.-х. — сельскохозяйственный
т — тонна
т., тт. — том, тома
т. е. — то есть
т. к. — так как
т. н. — так называемый
Т. о., т. обр. — таким образом
табл. — таблица
текст. — текстильный
темп-ра — температура
терр. — территория
толщ. — толщина
тыс. — тысячелетие (при цифре), тысяча
ур. м. — уровень моря
устар. — устарелый
физиол. — физиологический
функц. — функциональный
х-во — хозяйство
хоз. — хозяйственный
хр. — хребет
центр. — центральный
цитол. — цитологический
ЦНС — центральная нервная система
ч. — часть
числ. — численность
шир. — ширина
экв. — экваториальный
Ю. — юг
Ю.-В. — юго-восток
Ю.-З. — юго-запад
ю. ш. — южная широта

Примечания. 1. В прилагательных и причастиях допускается отсечение окончаний, включая суффиксы: «альный», «ельный», «енный», «еский», «ованный» и некоторые другие (напр., значит., экономич., автоматизир.).

2. Применяются сокращения слов, обозначающих государственную, национальную или языковую принадлежность (напр., англ. — английский).

АБРАМОВ И. В.
АБРАМОВ И. И.
АГАФОНОВ Н. П.
АГРЕ Н. С.
АДРИАНОВ О. С.
АЗОВА Л. Г.
АЙЗЕНШАДТ Т. Б.
АКСЁНОВА Н. Н.
АЛЕКСАНДРОВ В. Я.
АЛЕКСАНДРОВА М. С.
АЛЕКСЕЕВ Ю. Е.
АЛЕКСЕЕВА Л. В.
АЛЁХИНА Н. Д.
АЛЁШИН Б. В.
АЛПАТОВ А. М.
АЛЬТМАН Я. А.
АНАЩЕНКО А. В.
АНТОНОВ А. С.
АРЕНДТ Ю. А.
АРСЕНЬЕВ В. А.
АРТЮГИНА З. Д.
АРШАВСКИЙ Ю. И.
АСКОЧИНСКАЯ Н. А.
АСПИЗ М. Е.
АФИНОГЕНОВА С. А.
БАБИЧЕВ В. Н.
БАБЬЕВА И. Н.
БАВРИНА Т. В.
БАЕВ А. А.
БАЛАШОВ Ю. С.
БАЛНОКИН Ю. В.
БАРАНОВ В. С.
БАРЫШНИКОВ Г. Ф.
БАСКИН Л. М.
БАСКОВА И. П.
БАТУЕВ А. С.
БЕЙЕР Т. В.
БЕККЕР В. Э.
БЕЛОУСОВ Л. В.
БЕЛЯЕВ Г. М.
БЕЛЯЕВ Д. К.
БЕНЕВОЛЕНСКИЙ В. Н.
БИРШТЕЙН Я. А.
БЛЯХЕР Л. Я.
БОБЫЛЁВА Н. Н.
БОГДАНОВ Ю. Ф.
БООС Г. В.
БОРИСОВ В. А.
БРОДСКИЙ В. Я.
БУДАНОВА В. И.
БУДИН К. З.
БУЛАТОВ А. А.
БУРЕНИН В. Н.
БУТЕНКО Р. Г.
БУХТЕЕВА А. В.
БУШНЕВ А. А.
БЫЛОВА А. М.
ВАЛЬДМАН А. Д.
ВАСИЛЕВИЧ В. И.
ВАСИЛЕНКО И. А.
ВАСИЛЬЧЕНКО И. Т.
ВАХМИСТРОВ Д. Б.
ВАХРАМЕЕВ В. А.
ВЕРЕЩАГИН В. Н.
ВЕРЕЩАГИН Н. К.
ВИНБЕРГ Г. Г.
ВИНОГРАДОВА В. М.
ВИНОГРАДОВА Н. Г.
ВИТКОВСКИЙ В. Л.
ВЛАДИМИРОВ Ю. А.
ВОЛКОВА О. В.
ВОЛОДИНА Е. В.
ВОЛУЗНЕВА Т. А.
ВОРОБЬЁВ И. А.
ВОРОНИНА М. В.
ВОРОНОВ А. Г.
ВОРОНЦОВ Н. Н.
ВОСКРЕСЕНСКИЙ К. А.
ГАЙСИНОВИЧ А. Е.
ГАЛИМОВ Э. М.
ГАЛЛ Я. М.
ГАМАЛЕЙ Ю. В.
ГАРУТТ В. Е.
ГАТЦУК Л. Е.
ГЕНКЕЛЬ П. А.
ГЕОРГИЕВСКИЙ А. Б.
ГЕПТНЕР В. Г.
ГИЛЯРОВ А. М.
ГИЛЯРОВ М. С.
ГИНЕЦИНСКАЯ Т. А.
ГИНЗБУРГ А. С.
ГИРЕНКО М. М.
ГЛАДКОВА В. Н.
ГЛАДКОВА Т. Д.
ГЛОТОВ Н. В.
ГЛУЩЕНКО Е. Я.
ГОВОРУХИН В. С.
ГОВЫРИН В. А.
ГОЛОВАЧ С. И.
ГОЛУБКОВА Н. С.
ГОНЧАРОВА В. Н.
ГОРЛЕНКО В. М.
ГОРЯЧЕВ В. Н.
ГРАЧЁВ И. И.
ГРЕБЕЛЬНЫЙ С. Д.
ГРЕБЕНЩИКОВ О. С.
ГРИБОВА С. А.
ГРОДЗИНСКИЙ А. М.
ГРОЙСМАН С. Д.
ГРОМОВ И. М.
ГУЛЕНКОВА М. А.
ГУЛЯЕВА Н. В.
ГУРФИНКЕЛЬ В. С.
ДАВИДЯН Г. Г.
ДАВЛЕТОВА Л. В.
ДАНИЛКОВИЧ Н. М.
ДАНИЛОВА Л. В.
ДАРЕВСКИЙ И. С.
ДЕБОРИН Г. А.
ДЕМЕНТЬЕВ Г. П.
ДЁМИНА Р. Б.
ДЕНИСОВ В. П.
ДЕНИСОВ-НИКОЛЬСКИЙ Ю. И.
ДЕТЛАФ Т. А.
ДОБРОВОЛЬСКИЙ А. А.
ДОЛЬНИК В. Р.
ДОРОФЕЕВ В. Ф.
ДРУЩИЦ В. В.
ДУБИНИНА Г. А.
ДУДА В. И.
ДЬЯКОВ Ю. Т.
ДЬЯКОНОВА И. Н.
ДЫБАН П. А.
ДЫЛИС Н. В.
ЕВТОДИЕНКО Ю. В.
ЕГОРОВА Т. В.
ЕЛЕНЕВСКИЙ А. Г.
ЖАНТИЕВ Р. Д.
ЖИЗНЕВСКАЯ Г. Я.
ЖУКОВА Л. А.
ЗАВАРЗИН Г. А.
ЗАГРУЗИНА И. А.
ЗАЙЦЕВ В. Ф.
ЗАЙЦЕВА М. Г.
ЗАЛЕССКАЯ Н. Т.
ЗАХАРОВ А. А.
ЗАХАРОВ В. М.
ЗАЦЕПИНА О. В.
ЗИНОВЬЕВ А. Г.
ЗУЕВСКИЙ В. В.
ИВАНИЦКИЙ В. В.
ИВАНОВ А. И.
ИВАНОВ А. В.
ИВАНОВ В. И.
ИВАНОВ В. Т.
ИВАНОВ Д. Л.
ИВАНОВ П. Л.
ИВАНОВА-КАЗАС О. М.
ИВАХНЕНКО М. Ф.
ИГНАТЬЕВА Г. М.
ИЕЗУИТОВА Н. Н.
ИЛЬИН Ю. В.
ИЛЬИНСКИЙ О. Б.
ИЛЬЯШЕНКО Б. Н.
ИНГЕ-ВЕЧТОМОВ С. Г.
ИОРДАНСКИЙ Н. Н.
ИСАЕВА Г. М.
ИСАЧЕНКО Т. И
ИССИ И. В.
КАЗАКОВА А. А.
КАЙДАНОВ Л. З.
КАЛАБУХОВ Н. И.
КАЛАНДАДЗЕ Н. Н.
КАЛАШНИКОВА М. М.
КАЛИНИНСКАЯ Т. А.
КАРАВАЙКО Г. И.
КАРАГАНОВ Я. Л.
КАРАМЫШЕВА З. В.
КАРПЕНКО А. С.
КАРТАШЁВ Н. Н.
КВИТКО К. В.
КЕЛЛЕР Б. М.
КЕРЖНЕР И. М.
КЕФЕЛИ В. И.
КИРПИЧНИКОВ М. Э.
КИСЕЛЕВ Л. Л.
КЛЕВЕЗАЛЬ Г. А.
КОБЫЛЯНСКИЙ В. Д.
КОЖИН С. А.
КОЗЛОВ А. В.
КОЗЛОВ Ю. П.
КОКШАЙСКИЙ Н. В.
КОЛТУН В. М.
КОЛЧИНСКИЙ Э. И.
КОМАРОВА Р. А.
КОНДРАТЬЕВА Е. Н.
КОНСТАНТИНОВ А. С.
КОРБУТ В. В.
КОРОНЕЛЛИ Т. В.
КОРСАКОВ Н. И.
КОСТАНДОВ Э. А.
КОСТЮК П. Г.
КРАМАРЕНКО Н. Н.
КРАМЕРОВ Д. А.
КРЕТОВИЧ В. Л.
КРИВОВ Л. И.
КРИВОЛУЦКИЙ Д. А.
КРЫЖАНОВСКИЙ О. Л.
КРЫЛОВ И. Н.
КРЫЛОВ М. В.
КУДЕЛИЧ В. С.
КУДРЯШОВ Л. В.
КУЗИН А. М.
КУЗНЕЦОВА Р. Я.
КУЛАЕВ Б. С.
КУЛАЕВА О. Н.
КУЛИШ М. А.
КУПРИЯНОВ В. В.
КУРОЧКИН Е. Н.
КУЩ А. А.
ЛАТАШ Л. П.
ЛАЦИС Р. В.
ЛЕБЕДЕВ Д. В.
ЛЕБЕДЕВА М. И.
ЛЕБЁДКИНА Н. С.
ЛЕВИНА Р. Е.
ЛЕОКЕНЕ Л. В.
ЛЕОНОВА Т. Г.
ЛЕХНОВИЧ В. С.
ЛИМАНСКИЙ Ю. П.
ЛИПСКАЯ А. А.
ЛИТВИН Ф. Ф.
ЛОЖНИКОВА В. Н.
ЛОТОВА Л. И.
ЛУБЕНЕЦ П. А.
ЛУПАНДИН Ю. В.
ЛЯХ С. П.
ЛЯХОВКИН А. Г.
МАЗОХИН-ПОРШНЯКОВ Г. А.
МАКАШЕВА Р. Х.
МАКЕЕВ В. М.
МАКЕЕВА В. М.
МАКРОНОСОВ А. Т.
МАКСИМОВ В. Я.
МАЛАХОВ В. В.
МАЛИНИНА М. И.
МАЛЬЧЕВСКИЙ А. С.
МАСЛОВ С. П.
МАТВЕЕВА Р. А.
МАЦ А. Н.
МЕДВЕДЕВ Л. Н.
МЕДНИКОВ Б. М.
МЕЙЕН С. В.
МЕЙЕР Н. Р.
МЕЛИКЯН Н. Р.
МЕННЕР В. В.
МЕЩЕРОВ Э. Т.
МИГУШОВА Э. Ф.
МИНА М. В.
МИНОР А. В.
МИРСКИЙ М. Б.
МИРЧИНК Т. Г.
МИТАШОВ В. И.
МИТРОФАНОВ В. Г.
МИХАЙЛОВСКАЯ И. С.
МИХЕЕВ В. С.
МИЦНЕР Б. И.
МИЩЕНКО Л. Л.
МОЛОДЦОВ Н. В.
МОРЩИХИНА С. С.
МОСОЛОВ В. В.
МУРАДЯН Х. К.
МУХИНА Н. А.
МУШЕГЯН А. Р.
МЯЛО Е. Г.
НАЗАРОВ А. Г.
НАРЧУК Э. П.
НАТОЧИН Ю. В.
НАУМОВ Н. П.
НЕЖИНА В. М.
НЕЙФАХ А. А.
НЕСИС К. Н.
НИКОЛЬСКИЙ Г. В.
НИКОЛЬСКИЙ С. А.
НОЗДРАЧЁВ А. Д.
НОРИН Б. Н.
ОБРУЧЕВА Н. В.
ОБРУЧЕВА О. Н.
ОБУХОВА Л. К.
ОВЧИННИКОВ Л. П.
ОВЧИННИКОВ Ю. А.
ОРЛОВ И. В.
ОРЛОВ О. Ю.
ОРЛОВ С. А.
ОСТРОВСКИЙ М. А.
ОСТРОУМОВ С. А.
ПАНИЧКИН Л. А.
ПАНКОВ Ю. А.
ПАНОВ А. А.
ПАНОВ Е. Н.
ПАРИН Н. В.
ПАСТЕРНАК Р. К.
ПЕРЕЛЬ Т. С.
ПЕТРОВ Ю. Е.
ПЕТРОВА Е. Ф.
ПЕТРОВА Т. Ф.
ПЕТРУШЕВСКАЯ М. Г.
ПИСКУНОВА Т. М.
ПИЩИК В. Б.
ПОГЛАЗОВ Б. Ф
ПОДОЛЬНЫЙ В. З.
ПОКРОВСКИЙ Б. В.
ПОЛЕВОЙ В. В.
ПОЛЕНОВ А. Л.
ПОЛИВАНОВА Е. Н.
ПОЛИЩУК Л. В.
ПОЛЯНСКИЙ Ю. И.
ПОПОВ Е. Б.
ПОРЕШИНА Л. П.
ПРЕОБРАЖЕНСКАЯ Т. П.
ПРИСТУПА Н. А.
ПРОКОФЬЕВ А. А.
ПРОТАСОВ В. Р.
ПРОХОРОВ В. П.
ПУСТОВОЙТОВА Т. Н.
РАБОТНОВ Т. А.
РАБОТНОВА И. Л.
РАДБИЛЬ О. С.
РАДЮХИН В. А.
РАЙКОВ И. Б.
РАЙЦИНА С. С.
РАСС Т. С.
РИХТЕР В. А.
РОДИОНОВА Г. Б.
РОДМАН Л. С.
РОЖКОВА Г. И.
РОЗАНОВ А. Ю.
РОССОЛИМО О. Л.
РОТЕНБЕРГ В. С.
РОТТ Н. Н.
РУМЯНЦЕВА Л. Т.
РУСАЛОВ В. М.
РЫБАЛОВ Л. Б.
РЫБАЛОВА Б. А.
РЫКОВА Р. П.
РЯБОВА Н. И.
САЗОНОВ Ю. И.
САЗОНОВА Л. В.
САМСОНОВА В. М.
САПУНОВ В. Б.
САФОНОВ Н. Н.
САФОНОВА Э. Н.
САХАРОВ Д. А.
СВЕШНИКОВ В. А.
СВИРЕЖЕВ Ю. М.
СЕВЕРИН С. Е.
СЕВЕРЦОВ А. С.
СЕРЕБРЯКОВ Э. П.
СЕРЕБРЯКОВА Т. И.
СИМКИН Г. Н.
СИМОНОВ П. В.
СКУЛАЧЁВ В. П.
СЛЕПЯН Э. И.
СМАРАГДОВ М. Г.
СМИРЕНСКИЙ С. М.
СМИРНОВ А. Ф.
СОЙДЛА Т. Р.
СОКОЛОВ И. И.
СОКОЛОВА Н. А.
СОКОЛЬСКАЯ Н. Л.
СОЛОВЬЁВ А. Н.
СОЛОВЬЁВА В. С.
СОЛОВЬЁВА М. П.
СПИРИЧЕВ В. Б.
СТАРШОВА Н. П.
СТЕПАНОВА С. И.
СТРЕЛКОВ П. П.
СТРИГАНОВА Б. Р.
СТРОЕВА О. Г.
СТРУННИКОВ В. А.
СУМИНА Е. Б.
СУХАНОВ В. Б.
ТАИРОВ О. П.
ТАЛЬЯНСКИЙ М. Э.
ТАЛЫЗИН Ф. Ф.
ТАРАСЕВИЧ И. В.
ТАТАРИНОВ Л. П.
ТАХТАДЖЯН А. Л.
ТЕЛИТЧЕНКО М. М.
ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н. В.
ТИМОФЕЕВА Н. М.
ТИХАЯ Н. И.
ТИХОНОВИЧ И. А.
ТОБИАС В. И.
ТРОФИМОВ Б. А.
ТУРКИНА М. В.
УГОЛЕВ А. М.
УДАЛОВА Р. А.
УДОВЕНКО Г. В.
УРМАНЦЕВ Ю. А.
УРЫВАЕВА И. В.
УРЫСОН М. И.
УСОВ А. И.
УСПЕНСКАЯ А. В.
УСПЕНСКИЙ С. М.
УТКИН А. И.
УШАКОВ П. В.
ФАБРИ К. Э.
ФАЛЬКОВИЧ М. И.
ФЕДЕНКО Е. П.
ФЁДОРОВА И. Т.
ФЕОФИЛОВА Е. П.
ФИЛАТЕНКО А. А.
ФИЛИН В. Р.
ФРОЛЬКИС В. В.
ФУРСА Т. Б.
ХАРИТОНОВ В. М.
ХОЗАЦКИЙ Л. И.
ХРИСАНФОВА Е. Н.
ХРУЩОВ Н. Г.
ХУДЫЙ-ХОДОРОВ Б. И.
ЦВЕЛЁВ Н. Н.
ЧАПУРИН В. Ф.
ЧАХАВА О. В.
ЧЕРКАСОВА М. В.
ЧЕРНОВ Н. Н.
ЧЕРНЫШЕВ В. Б.
ЧЕХРАНОВА М. К.
ЧКАНИКОВ Д. И.
ЧТЕЦОВ В. П.
ЧУДИНОВ П. К.
ШАБАДАШ С. А.
ШАМАРДИНА И. П.
ШАПОВАЛОВ А. И.
ШАРОВА И. Х.
ШАХЛАМОВ В. А.
ШИГИНА Н. Г.
ШИЛЕЙКО А. А.
ШИЛЬНИКОВА В. К.
ШИМАНСКИЙ В. Н.
ШИТОВА Е. Г.
ШНИРЕЛЬМАН В. А.
ШОРИНА Н. И.
ШУЛЬЦ Г. Э.
ШУТОВА З. Н.
ЩЕРБАЧЁВ Ю. Н.
ЯБЛОКОВ А. В.
ЯКИМОВ В. П.
ЯКУШЕВСКИЙ Е. С.
ЯНКОВСКИЙ А. В.
ЯРЫГИН В. Н.

Б 63 **Биологический** энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Баев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. — М.: Сов. энциклопедия, 1986.—831 с., ил., 29 л. ил.

Словарь представляет собой справочное издание, включающее более 7500 статей по всем разделам биологии: физико-химической биологии, генетике, цитологии, анатомии и морфологии, эмбриологии, физиологии, экологии, эволюционному учению и др.; значительное место в Словаре уделено конкретным группам организмов от видов до царств, охране природы. В Словаре помещено около 1000 текстовых рисунков и 29 вклеек (58 таблиц). Словарь предназначен для биологов, специалистов смежных с биологией областей науки, преподавателей университетов, институтов, учителей средней школы, студентов и всех интересующихся живой природой.

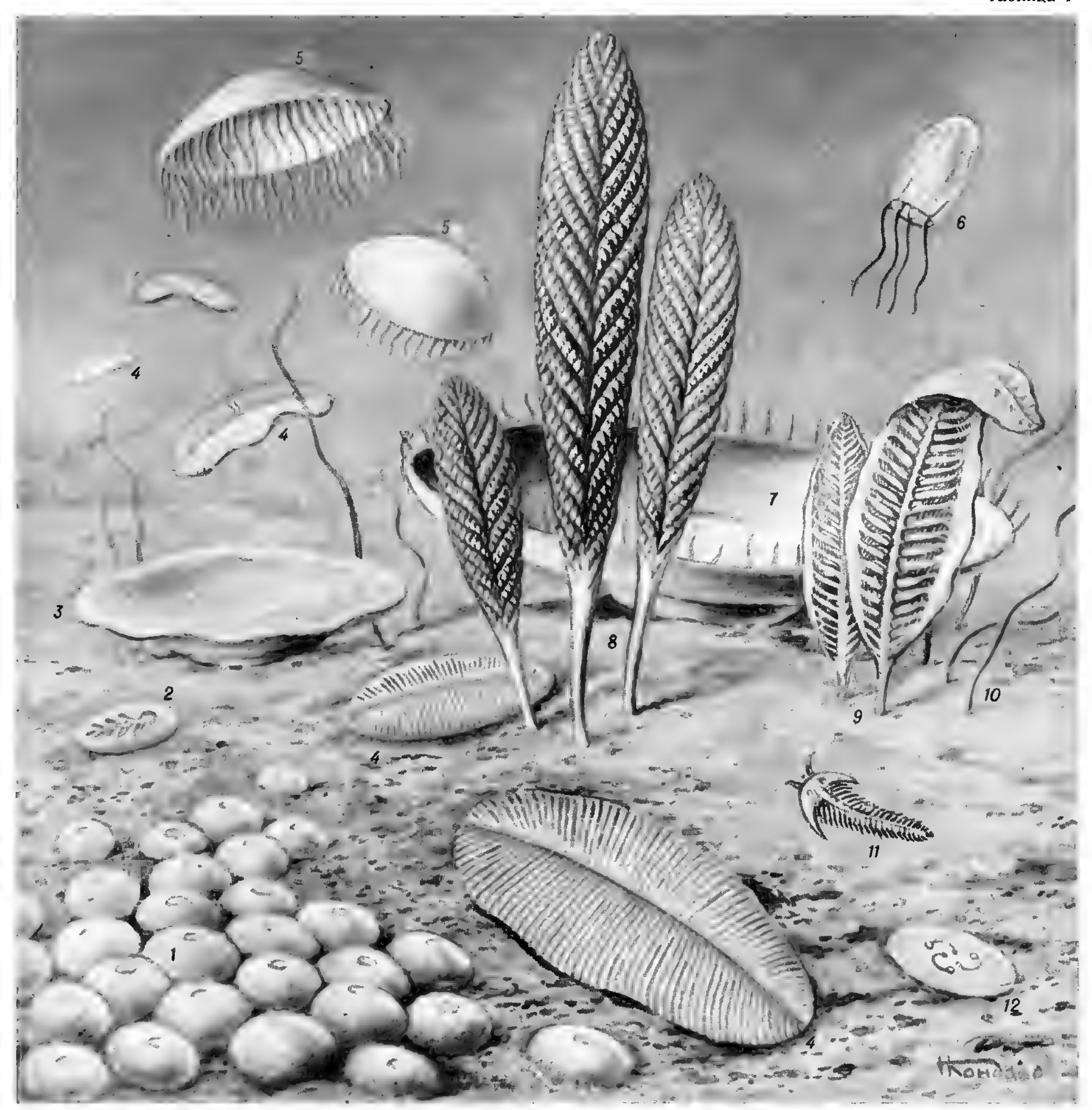
Б $\frac{2001000000-006}{007(01)-86}$ КБ-7-19-1986 **57(03)**

ИБ № 114

Сдано в набор 04.07.85. Подписано в печать 10.03.86. Т-00574. Формат 84×108[1]/16. Бумага типографская № 1. Кудряшовская энциклопедическая гарнитура. Печать текста высокая. Объём издания 93,66 усл. п. л.; 191,58 уч.-изд. л.; 106,89 усл. кр.-отт. Тираж 100 тыс. экз. Заказ № 2353. Цена 14 руб. 10 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Советская энциклопедия». 109817, Москва, Покровский бульвар, д. 8.

Ордена Трудового Красного Знамени Московская типография № 2 «Союзполиграфпрома» при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 129301, Москва, Проспект Мира, д. 105.



ВЕНД. Ландшафт морского дна: *1* — примитивный сидячий полип *Nemiana simplex*; *2* — *Vendia sokolovi* (билатерально-симметричный организм неясного систематич. положения); *3* — примитивная сидячая медуза *Cyclomedusa plana*; *4* — *Dickinsonia costata* (крупные листовидные сегментированные организмы, стоящие по уровню организации, очевидно, между кишечнополостными и плоскими червями); *5* — медуза *Hiemalora stellaris*; *6* — сцифомедуза *Kimberella quadrata*; *7* — примитивная сидячая медуза *Ediacaria flindersi* (до 1 м в диаметре); *8* — *Charnia masoni* и *9* — *Charniodiscus oppositus* — организмы неясного систематич. положения; *10* — многоклеточная слоевищная водоросль вендотения (*Vendotaenia*), возможно, древнейший представитель бурых водорослей; *11* — *Spriggina floundersi*, возможный предок трилобитов; *12* — представитель вымершей группы беспозвоночных *Tribrachidium heraldicum*, обладавших трёхлучевой симметрией.

Таблица 2А

КЕМБРИЙСКИЙ ПЕРИОД. **Представители морской фауны:** 1 — медузы; 2 — губки; 3—5 — трилобиты (3 — *Trilobita*, 4 — *Paradoxides*, 5 — *Lusatiops*); 6 — хиолит *Hyolithes*; 7 — беззамковые плеченогие (Inarticulata); 8 — археоциаты; 9 — водоросли.

Таблица 2Б

ОРДОВИКСКИЙ ПЕРИОД. **Представители морской фауны:** 1 — граптолиты *Orthograptus*; 2 — мшанки (*Dianulites*) на водорослях; 3 — колония трубчатых коралловых полипов *Tabulata*; 4 — морские лилии *Protaxocrinus*; 5 — коралловый полип; 6 — морская звезда; 7 — плеченогие; 8 — офнура; 9 — головоногий моллюск с прямой раковиной (Orthoceratoidea); 10, 11 — трилобиты; 12, 13 — брюхоногие моллюски Murchisonia; 14, 15 — иглокожие (14 — цистоидея *Echinosphaerites*, 15 — эокриноидея *Bockia*).

Таблица 3А

СИЛУРИЙСКИЙ ПЕРИОД. Представители морской фауны: *1* — брюхоногий моллюск *Cyclotropis*; *2, 7* — коралловые полипы (*2* — Tabulata, *7* — *Favosites*); *3* — беспанцирные бесчелюстные *Birkenia*; *4* — морские лилии *Scyphocrinus*; *5* — рыбы из класса акантод; *6, 8, 9* — головоногие моллюски (*6* — *Octamerella*, *8* — *Rhizoceras* с согнутой раковиной, *9* — из сем. Orthoceratidae); *10* — брюхоногий моллюск *Murchisonia*; *11* — пустые раковины тентакулит; *12, 13* — замковые плеченогие (*12* — *Pentamerus*, *13* — *Conchidium*); *14, 15* — трилобиты (*14* — *Illaenus*, *15* — Dionidae); *16, 17* — примитивные иглокожие; *18* — одиночные четырёхлучевые кораллы; *19* — двустворчатые моллюски; *20* — водоросли.

Таблица 3Б

ДЕВОНСКИЙ ПЕРИОД. Представители наземных растений: *1, 4, 5, 7, 10* — плауновидные (*1* — *Sawdonia*, *4* — *Archaeosigillaria*, *5* — *Asteroxylon*, *7* — *Duisbergia*, *10* — *Barrandeina*); *2, 3, 9* — древнейшие голосеменные (Progymnospermopsida); *6, 8* — папоротниковидные (*6* — *Cladoxylon*, *8* — *Pseudosporochnus*).

Представители донной фауны: *11* — гетеростракк *Psammolepis*; *14* — плакодерма *Bothriolepis*; *17* — *Coccosteus*; *13* — двоякодышащие рыбы *Dipterus*; *12, 16* — кистепёрые рыбы (*12* — *Eusthenopteron*, *16* — *Holoptychius*); *15* — гигантское членистоногое *Pterygotus* (лежит брюшной стороной вверх).

Таблица 4А

КАМЕННОУГОЛЬНЫЙ ПЕРИОД. Представители флоры и фауны: *1* — лепидодендрон *Lepidodendron*; *2* — сигиллярия *Sigillaria*; *3* — каламит *Calamites*; *4* — птеридосперм *Neuropteris*; *5* — гигантское насекомое *Meganeura*; *6, 7, 8* — земноводные (*6* — *Dolichosoma*, *7* — *Branchiosaurus*, *8* — *Microbrachis*).

Таблица 4Б

ПЕРМСКИЙ ПЕРИОД. Представители фауны пресмыкающихся: *1* — скутозавр (*Scutosaurus karpinskii*); *2* — иностранцевия (*Inostrancevia alexandri*); *3* — пермоцинодон (*Permocynodon*).

Таблица 5А

ТРИАСОВЫЙ ПЕРИОД. Представители флоры и фауны: *1, 2* — цикадофиты (*1* — *Dioonitocarpidium*, *2* — *Pterophyllum*), *3* — хвойные *Voltzia*; *4* — папоротник *Crematopteris*; *5* — хвощ *Equisetites*; *6* — лабиринтодонт *Mastodonsaurus*.

Таблица 5Б

ЮРСКИЙ ПЕРИОД. Представители наземной фауны: *1* — археоптерикс (*Archaeopteryx*); *2, 3* — динозавры (*2* — стегозавр, *3* — диплодок). **Представители морской фауны:** *4, 5* — пресмыкающиеся (*4* — ихтиозавр, *5* — плезиозавр *Cryptocleidus*); *6, 7, 8* — головоногие моллюски (*6* — аммонит *Virgatites*, *7* — раковина аммонита *Euaspidoceras*, *8* — белемнит).

Таблица 6А

МЕЛОВОЙ ПЕРИОД. Представители фауны: *1, 2, 3* — динозавры (*1* – *Styracosaurus*, *2* – *Ornithomimus*, *3* – *Parasaurolophus*); *4* — мозазавр *Tylosaurus*.

Таблица 6Б

ПАЛЕОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД. Представители фауны: *1* — лемур *Lemur*; *2* — птица; *3* – титанотерий *Dolichorhinus*; *4* – диноцерат *Uintatherium*; *5* — кондилатр *Phenacodus*; *6* – примитивное хищное *Oxyaena*

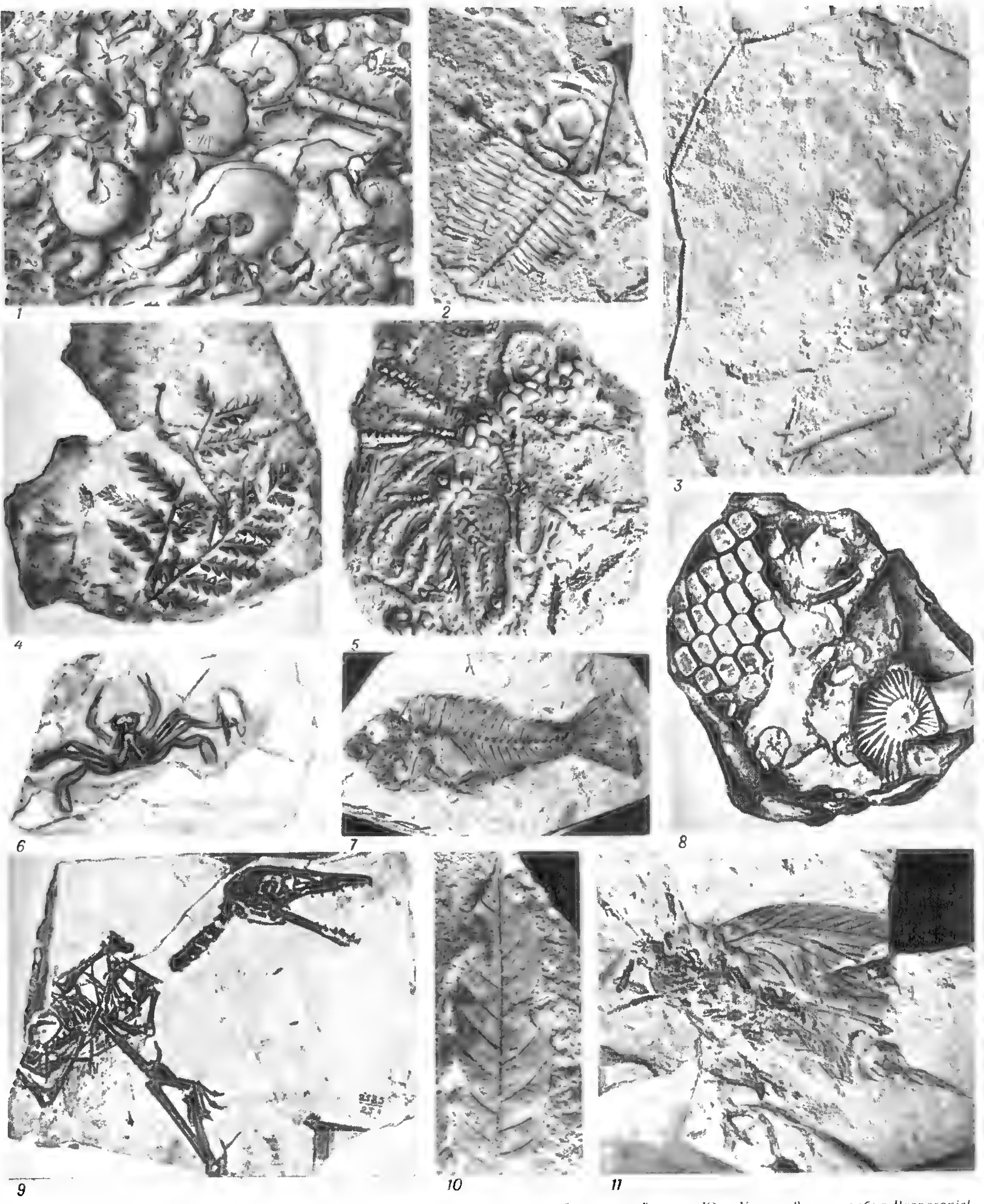
Таблица 7А

НЕОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД. Представители фауны: *1* — мастодонт *Gomphotherium*; *2, 3* — олени (*2* — *Palaeomeryx*, *3* — *Dicroceras*); *4* — древний фламинго *Palaeolodus*.

Таблица 7Б

АНТРОПОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД (плейстоценовая эпоха). Типичные млекопитающие: *1* — мамонт (*Mammuthus primigenius*); *2* — волосатый носорог (*Coelodonta antiquitatis*).

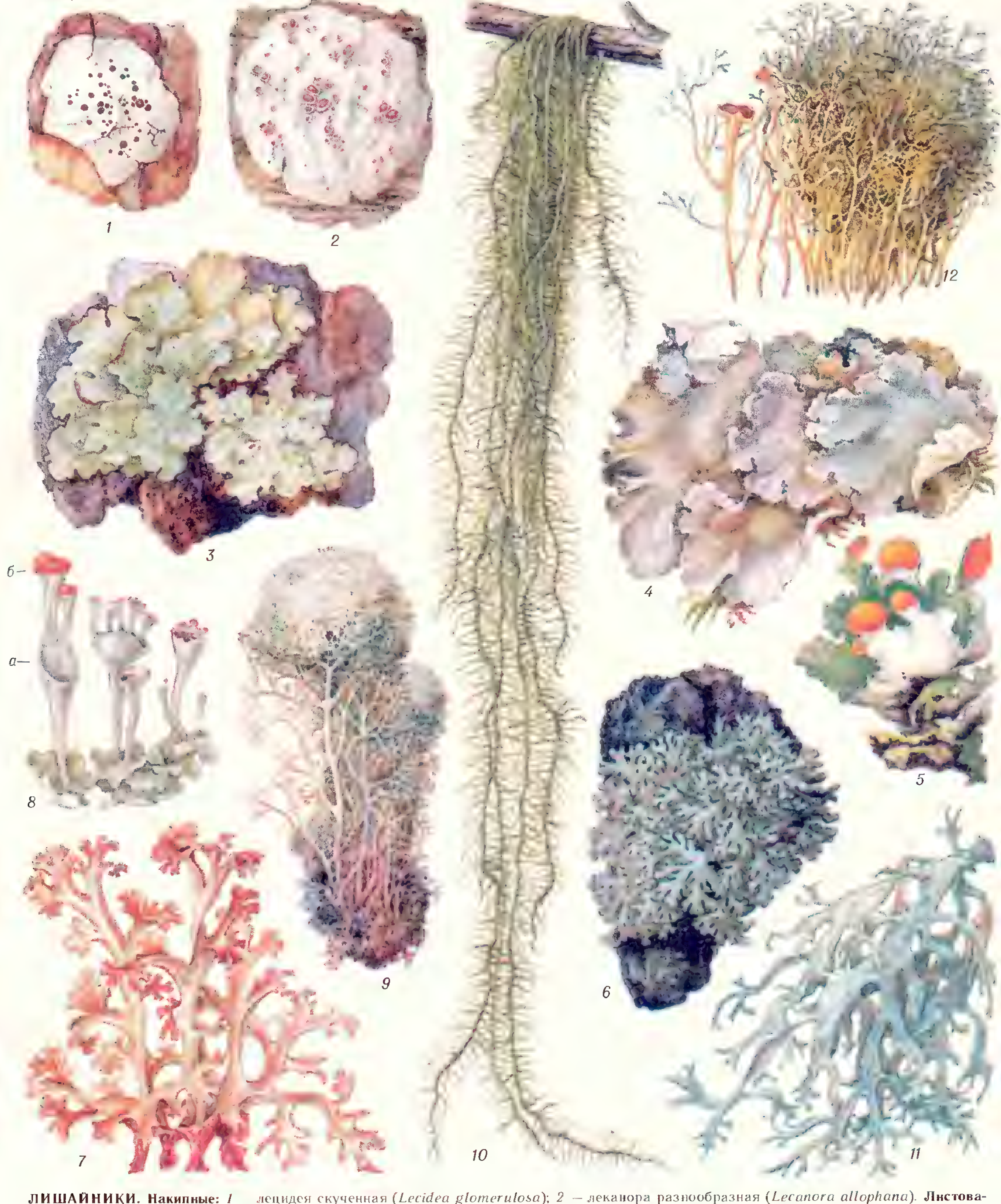
Таблица 8



Ископаемые остатки организмов: *1* — раковины аммоноидей и ортоцератоидей из нижней перми Юж. Урала; *2* — трилобит *Bergeroniellus* из кембрия Сибири; *3* — сегментированная колония мшанок *Moyerella* из силура Эстонии; *4* — часть листа (вайи) птеридосперма из карбона; *5* — морские лилии *Miatshkovocrinus trautscholdi* из среднего карбона Подмосковья; *6* — ракообразное *Portunus lancetidactylus* из неогена (майкопские глины) Чёрной речки (Крым); *7* — рыба из группы колючепёрых из палеогена Кавказа; *8* — отпечатки раковины аммонита *Deshaesites* (внизу справа) и ласта (фрагмент) ихтиозавра из апта (мел) Ульяновской области, *9* — птерозавр *Sordus pilosus* из верхней юры Кара-Тау (Казахстан); *10* — лист цветкового растения *Lithocarpus karasorianus* из эоцена Казахстана; *11* — отпечаток насекомого *Kunguroblattina microdictya* из нижней перми Приуралья.

ВОДОРОСЛИ. Бурые: *1* — фукус пузырчатый (*Fucus vesiculosus*), *2* — ламинария сахаристая (*Laminaria saccharina*), *3* — алария съедобная (*Alaria esculenta*); *4* — саргассум смешанный (*Sargassum confusum*). **Красные:** *5* — порфира лопастная (*Porfira variegata*), *6* — филлофора жилковатая (*Phyllophora nevrosa*); *7* — анфельция складчатая (*Ahnfeltia plicata*). **Зелёные:** *8* — ацетабулярия метельчатая (*Acetabularia peniculus*); *9* — кодиум хрупкий (*Codium fragile*); *10* — ульва салатная (*Ulva lactuca*); *11* — хара обыкновенная (*Chara vulgaris*)

Таблица 16



ЛИШАЙНИКИ. Накипные: *1* — лецидея скученная (*Lecidea glomerulosa*); *2* — леканора разнообразная (*Lecanora allophana*). **Листоватые:** *3* — пармелия козлиная (*Parmelia caperata*); *4* — пельтигера собачья (*Peltigera canina*); *5* — нефрома арктическая (*Nephroma arcticum*); *6* — гипогимния вздутая (*Hypohymnia physodes*); *7* — цетрария исландская (*Cetraria islandica*). **Кустистые:** *8* — кладония пальчатая (*Cladonia digitata*), подеции (*а*) с апотециями (*б*), *9* — кладония альпийская (*Cladonia alpestris*); *10* — уснея длиннейшая (*Usnea longissima*), *11* — эверния сливовая (*Evernia prunastri*); *12* — алектория бледноохряная (*Alectoria ochroleuca*)

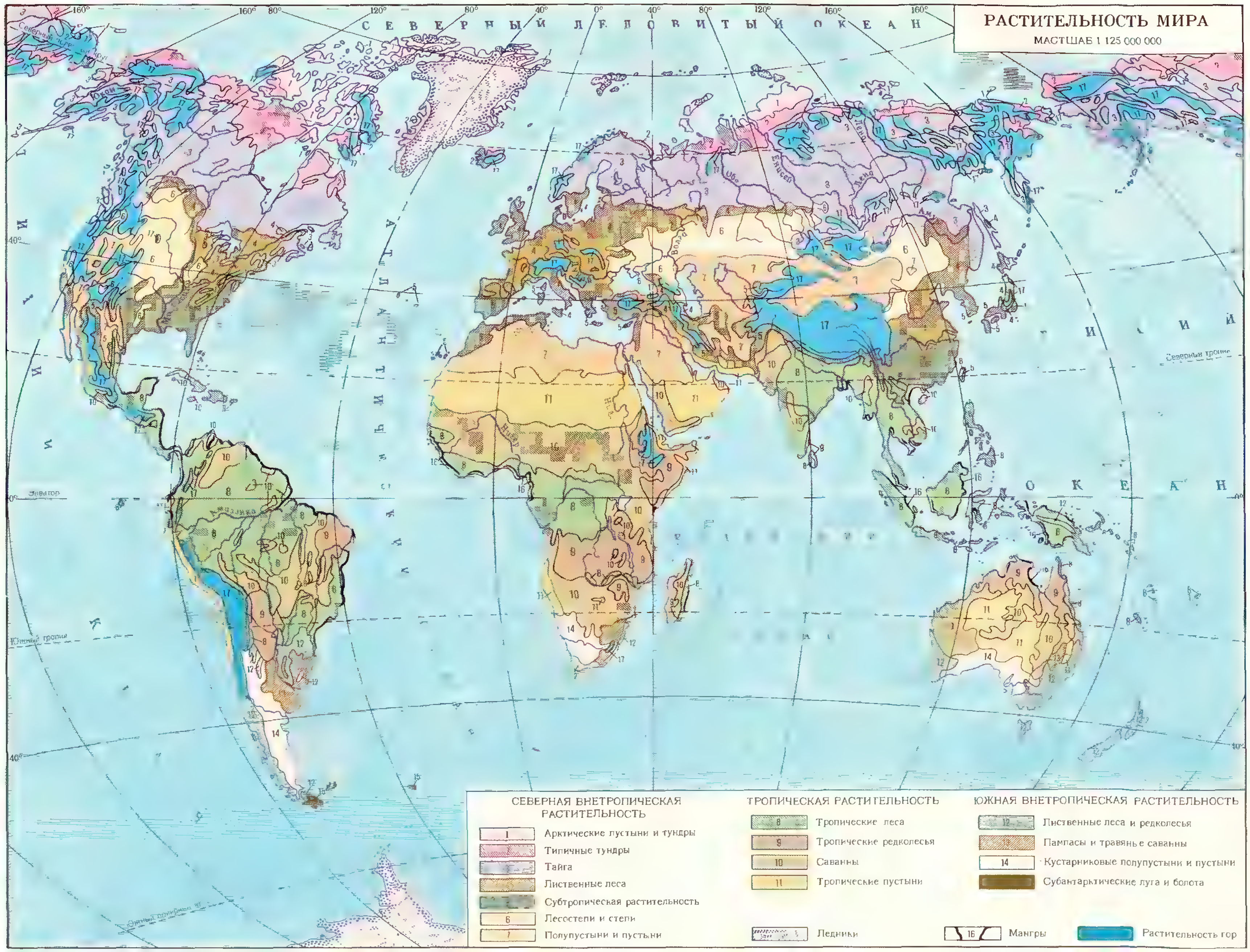
МОХОВИДНЫЕ. Антоцеротовые мхи: *1* — антоцерос гладкий (*Anthoceros laevis*). **Печеночные мхи:** *2* — риччия плывущая (*Riccia fluitans*); *3* — маршанция многообразная (*Marchantia polymorpha*), *3а* — слоевище с женскими подставками, *3б* — с мужскими подставками, *3в* — выводковая корзиночка (увеличено); *4* — пеллия Нееса (*Pellia neessiana*), *4а* — женское слоевище, *4б* — мужское слоевище. **Листостебельные мхи:** *5* — сфагнум магелланский (*Sphagnum magellanicum*); *6* — сфагнум Гиргензона (*Sphagnum girgensohnii*), *6а* — отдельная веточка; *7* — политрихум обыкновенный, или кукушкин лён (*Polytrichum commune*), *7а* — лист, *7б* — коробочка; *8* — мний точечный (*Mnium punctatum*); *9* — мний волнистый (*Mnium undulatum*).

ГОЛОСЕМЕННЫЕ. Саговниковые: *1* — энцефаляртос кафрский (*Encephalartos caffra*), *1а* — мегастробил, *1б* — мегаспорофилл; *2* — замия широколистная (*Zamia latifolia*), растение со стробилами. **Сосновые:** *3* — лиственница сибирская (*Larix sibirica*), *3а* — укороченные и удлинённый побеги, *3б* — веточка с микро- и мегастробилами; *3в* — зрелая (слева) и молодая шишки, *3г* — семена, *4* — ель обыкновенная (*Picea abies*), *4а* — вегетативные почки, *4б* — микростробилы, *4в* — молодая (слева) и зрелая шишки; *5* — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), *5а* — молодые побеги, *5б* — ветвь с шишкой и микростробилами, *5в* — зрелая шишка

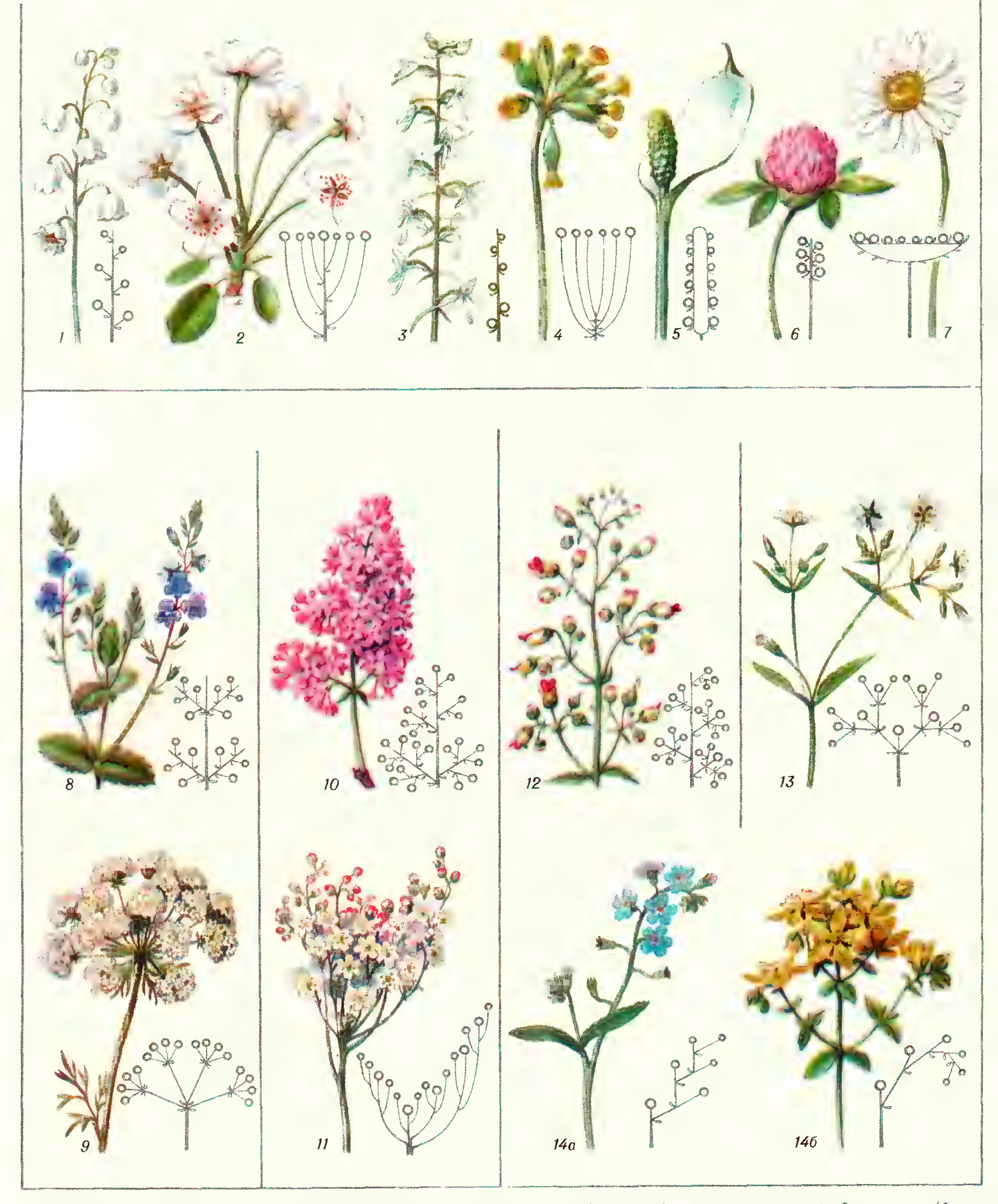
ГОЛОСЕМЕННЫЕ. Кипарисовые: *1* — кипарис вечнозелёный (*Cupressus sempervirens*), ветвь с микростробилами и шишками, *1a* — раскрывшаяся шишка; *2* — туя восточная (*Thuja orientalis*), ветвь с молодыми шишками, *2a* — раскрытая шишка, *2б* — отдельная веточка (увеличено); *3* — можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*), ветвь с шишками, *3a* — отдельная веточка (увеличено). **Подокарповые:** *4* — подокарп крупнолистный (*Podocarpus macrophyllus*), ветвь со зрелыми семенами на красной мясистой ножке. **Тиссовые:** *5* — тисс ягодный (*Taxus baccata*), ветвь с семенами, *5a* — ветвь с микростробилами, *5б* — ветвь с мегастробилами.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. Двудольные. Лотосовые: *1* — лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera*), справа плод. **Кувшинковые:** *2* — эвриала устрашающая (*Euryale ferox*), слева плод; *3* — кувшинка чисто-белая (*Nymphaea candida*), справа плод; *4* — бразения Шребера (*Brasenia screberi*); *5* — виктория Круса (*Victoria cruciana*); *6* — кубышка жёлтая (*Nuphar luteum*)

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. Двудольные. Насекомоядные растения: *1а* — жирянка обыкновенная (*Pingvicula vulgaris*), *1б* — часть листа; *2а* — росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*), *2б* — лист с попавшим на него насекомым; *3а* — непентес гибридный (*Nepenthes hybrida*), ветвь с кувшинчиками на разных стадиях развития, *3б* — кувшинчик в разрезе с попавшими в него насекомыми; *4а* — саррацения Друммонди (*Sarracenia drummondii*), *4б* — лист-кувшинчик в разрезе; *5а* — дарлингтония калифорнийская (*Darlingtonia californica*), *5б* — лист-кувшинчик (в разрезе) с насекомыми; *6а* — венерина мухоловка (*Dionea muscipula*) с попавшим на лист насекомым и с захлопывающимся листом; *6б* — закрывшийся лист; *7а* — пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris*), *7б* — пузырёк с рачком; *8а* — альдрованда пузырчатая (*Aldrovanda vesiculosa*), *8б* — лист с жертвой.


РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МИРА
МАСШТАБ 1:125 000 000
СЕВЕРНЫЙ ЛЕДОВИТЫЙ ОКЕАН
АТЛАНТИЧЕСКИЙ ОКЕАН
ИНДИЙСКИЙ ОКЕАН
Северный тропик
Экватор
Южный тропик
Амазонка
Волга
Обь
Енисей
Лена
Амур
Нигер
Юкон
СЕВЕРНАЯ ВНЕТРОПИЧЕСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
1 Арктические пустыни и тундры
2 Типичные тундры
3 Тайга
4 Лиственные леса
5 Субтропическая растительность
6 Лесостепи и степи
7 Полупустыни и пустыни
ТРОПИЧЕСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
8 Тропические леса
9 Тропические редколесья
10 Саванны
11 Тропические пустыни
ЮЖНАЯ ВНЕТРОПИЧЕСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
12 Лиственные леса и редколесья
13 Пампасы и травяные саванны
14 Кустарниковые полупустыни и пустыни
Субантарктические луга и болота
Ледники
16 Мангры
Растительность гор

ЦВЕТОК. *I* **Цветки без околоцветника или с редуцированным околоцветником:** *1* — пшеница, *2* — лебеда (пестичный цветок); *3* — ива (*3а* — тычиночный цветок, *3б* — пестичный цветок); *4* — ясень; *5* — молочай (*5а* — тычиночный цветок, *5б* — пестичный цветок); *6* — ильм; *7* — камыш. *II* **Правильные актиноморфные цветки:** *8* — энотера; *9* — стрелолист; *10* — табак, *11* — колокольчик, *12* — тюльпан, *13* — нарцисс; *14* — адонис; *15* — звездчатка; *16* — водосбор. *III* **Зигоморфные цветки:** *17* — кирказон; *18* — фиалка; *19* — аконит; *20* — василёк; *21* — орхидея, *22* — пикульник, *23* — вероника; *24* — наперстянка; *25* — цикорий.



СОЦВЕТИЯ. Простые: *1* — кисть (ландыш); *2* — щиток (груша); *3* — колос (любка); *4* — зонтик (первоцвет); *5* — початок (белокрыльник); *6* — головка (клевер); *7* — корзинка (нивяник). **Сложные.** Частные рацемозные: *8* — двойная кисть (вероника), *9* — двойной сложный зонтик (морковь); метёлки: *10* — пирамидальная (сирень), *11* — щитковидная (рябина); цимозные: *12* — тирс (норичник); цимоиды: *13* — дихазий (звездчатка), *14* — монохазии (*14а* — извилина у незабудки, *14б* — завиток у зверобоя, частное соцветие на ранних этапах развития).

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. Двудольные. Сложноцветные: *1* — мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*), *2* — нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*); *3* — пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare*), *4* — кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*), *5* — тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*); *6* — календула лекарственная (*Calendula officinalis*); *7* — эдельвейс бледно-жёлтый (*Leontopodium ochroleucum*); *8* — ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum*); *9* — цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*); *10* — василёк перистый (*Centaurea scabiosa*); *11* — бодяк полевой (*Cirsium arvense*); *12* — одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*); *13* — чертополох поникающий (*Carduus nutans*); *14* — крестовник тонколистный (*Senecio erucifolius*); *15* — золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea*); *16* — астра ромашковидная (*Aster amelloides*).

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. Двудольные. Бобовые: *1* — робиния лжеакация (*Robinia pseudacacia*), ветвь с соцветием и плод; *2* — акация серебристая (*Acacia dealbata*); *3* — мимоза стыдливая (*Mimosa pudica*), цветущая ветвь и соплодие; *4* — цезальпиния Джиллиса (*Caesalpinia gilliesii*); *5* — чина лесная (*Lathyrus sylvestris*); *6* — фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris*), цветущий побег и плод; *7* — термопсис ланцетный (*Thermopsis lanceolata*); *8* — остролодочник углублённый (*Oxytropis immersa*); *9* — иудино дерево (*Cercis siliquastrum*), побег с соцветием, листья, плод; *10* — карагана кустарник (*Caragana frutex*); *11* — солодка гладкая (*Glycyrrhiza glabra*), ветвь с соцветием и соплодие; *12* — вязель разноцветный (*Coronilla varia*); *13* — метельник прутьевидный (*Spartium junceum*); *14* — дрок красильный (*Genista tinctoria*); *15* — лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus*); *16* — верблюжья колючка обыкновенная (*Alhagi pseudalhagi*), верхняя часть цветущего растения и плод; *17* — астрагал эспарцетовый (*Astragalus onobrychis*); *18* — эспарцет кормовой (*Onobrychis sativa*)

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. Однодольные. Злаки: *1* — мятлик обыкновенный (*Poa trivialis*), *2* — ежа сборная (*Dactylis glomerata*), *3* — овсяница высокая (*Festuca arundinacea*); *4* — тростник обыкновенный (*Phragmites communis*); *5* — ковыль волосатик (*Stipa capillata*); *6* — лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*); *7* — пшеница Урарту (*Triticum urartu*); *8* — бамбук (*Olyra ciatifolia*); *9* — овёс посевной (*Avena sativa*); *10* — кукуруза (*Zea mays*); *11* — свинорой пальчатый (*Cynodon dactylon*).

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. Двудольные. Лютиковые: *1* — лютик едкий (*Ranunculus acris*); *2* — аконит клобучковый (*Aconitum napellus*), *3* — ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*), *4* — купальница европейская (*Trollius europaeus*), *5* — прострел раскрытый (*Pulsatilla pratensis*), *6* — морозник белоцветный (*Helleborus niger*), *7* — адонис летний (*Adonis aestivalis*); *8* — водосбор обыкновенный (*Aquilegia vulgaris*), *9* — василистник водосборолистный (*Thalictrum aquilegifolium*); *10* — живокость высокая (*Delphinium elatum*), *11* — ломонос цельнолистный (*Clematis integrifolia*), *12* — воронец колосовидный (*Actaea spicata*), слева плоды

1 2 3 4

5 6 7 8

9 10 11 12

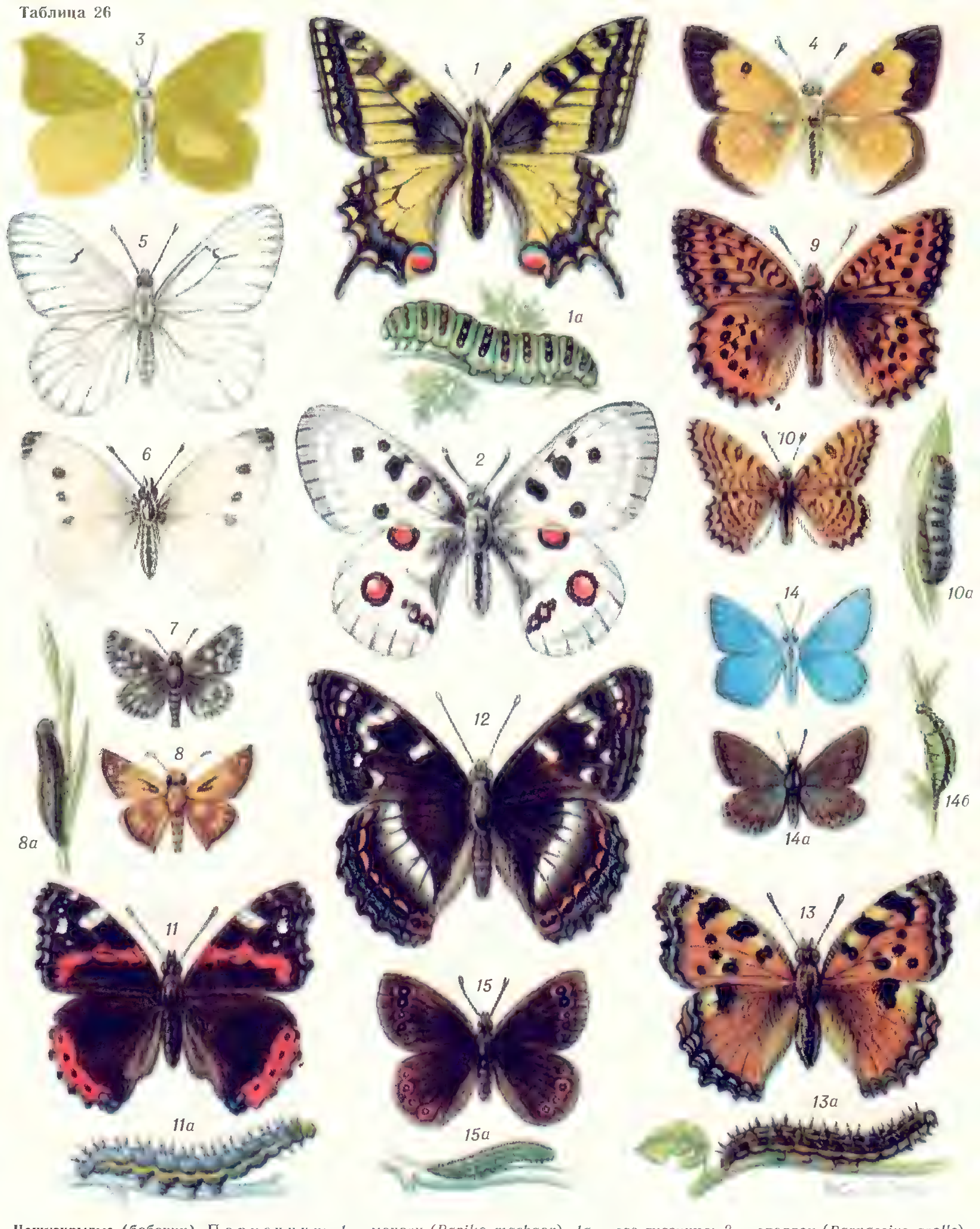
13 14 15 16

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. Двудольные. Розовые: *1* — гравилат речной (*Geum rivale*), *2* — лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), *3* — манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris*); *4* — княженика арктическая (*Rubus arcticus*), *5* — миндаль обыкновенный (*Amygdalus communis*), *6* — кровохлёбка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*); *7* — вишня краснoплодная (*Cerasus erythrocarpa*); *8* — ирга овальная (*Amelanchier ovalia*); *9* — боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea*); *10* — яблоня ягодная (*Malus baccata*), *11* — роза колючейшая (*Rosa spinosissima*); *12* — волжанка обыкновенная (*Aruncus vulgaris*); *13* — сабельник болотный (*Comarum palustre*), *14* — лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), *15* — рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*); *16* — репешок аптечный (*Agrimonia eupatoria*)

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. Однодольные. Орхидные: *1* — фрагмопедиум хвостатый (*Phragmopedium caudatum*); *2* — циррopеталум зонтичный (*Cirrhopetalum umbellatum*); *3* — дендробиум благородный (*Dendrobium nobile*); *4* — стангопея тигровая (*Stanhopea tigrina*); *5* — ваниль плосколистная (*Vanilla planifolia*); *6* — каттлея Трианы (*Cattleya trianaei*); *7* — гонгора (*Gongora quinquenervis*); *8* — целогина гребенчатая (*Coelogyne cristata*), *9* — ятрышник Фукса (*Orchis fuchsii*); *10* — любка двулистная (*Platanthera bifolia*); *11* — венерин башмачок (*Cypripedium calceolus*)

Перепончатокрылые. Сидячебрюхие. *1* — синий рогохвост (*Sirex juvencus*), самка; *2* — сосновый пилильщик (*Diprion pini*), самка. Паразитические: *3* — афелинус *Aphelinus mali*, заражающий тлю; *4* — теленомус *Telenomus gracilis*; *5* — наездник акациевый семяед (*Eurytoma caraganae*), *6* — корневая орехотворка (*Biorrhiza pallida*) и её галлы на ветке (*6а*) и корне (*6б*) дуба; *7* — трихограмма *Trichogramma evanescens*, заражающая яйцо бабочки. Жалящие: *8* — дорожная оса *Batozonellus lacerticida*, *9* — германская оса (*Paravespula germanica*); *10* — обыкновенный шершень (*Vespa crabro*); *11* — роющая оса *Bembix oculata*; *12* — обыкновенный пчелиный волк (*Philanthus triangulum*), несущий пчелу; *13* — четырёхточечная сколия (*Scolia quadripunctata*); *14* — немка *Mutilla mutilla*, самка; *15* — тифия *Tiphia popillivora*; *16* — склеродерма *Scleroderma domestica*, самка; *17* — дриинида *Dryinus victorovi*, самка; *18* — одинер *Odynerus poecilus*; *19* — андрена *Andrena carbonaria*; *20* — ксилокопа фиолетовая (*Xylocopa violacea*), взрослая пчела и вскрытое гнездо с личинками и куколками; *21* — шмель *Bombus bombus* в гнезде; *22* — рыжий лесной муравей (*Formica rufa*), рабочая особь в защитной позе; *23* — красногрудый муравей древоточец (*Camponotus herculeanus*).

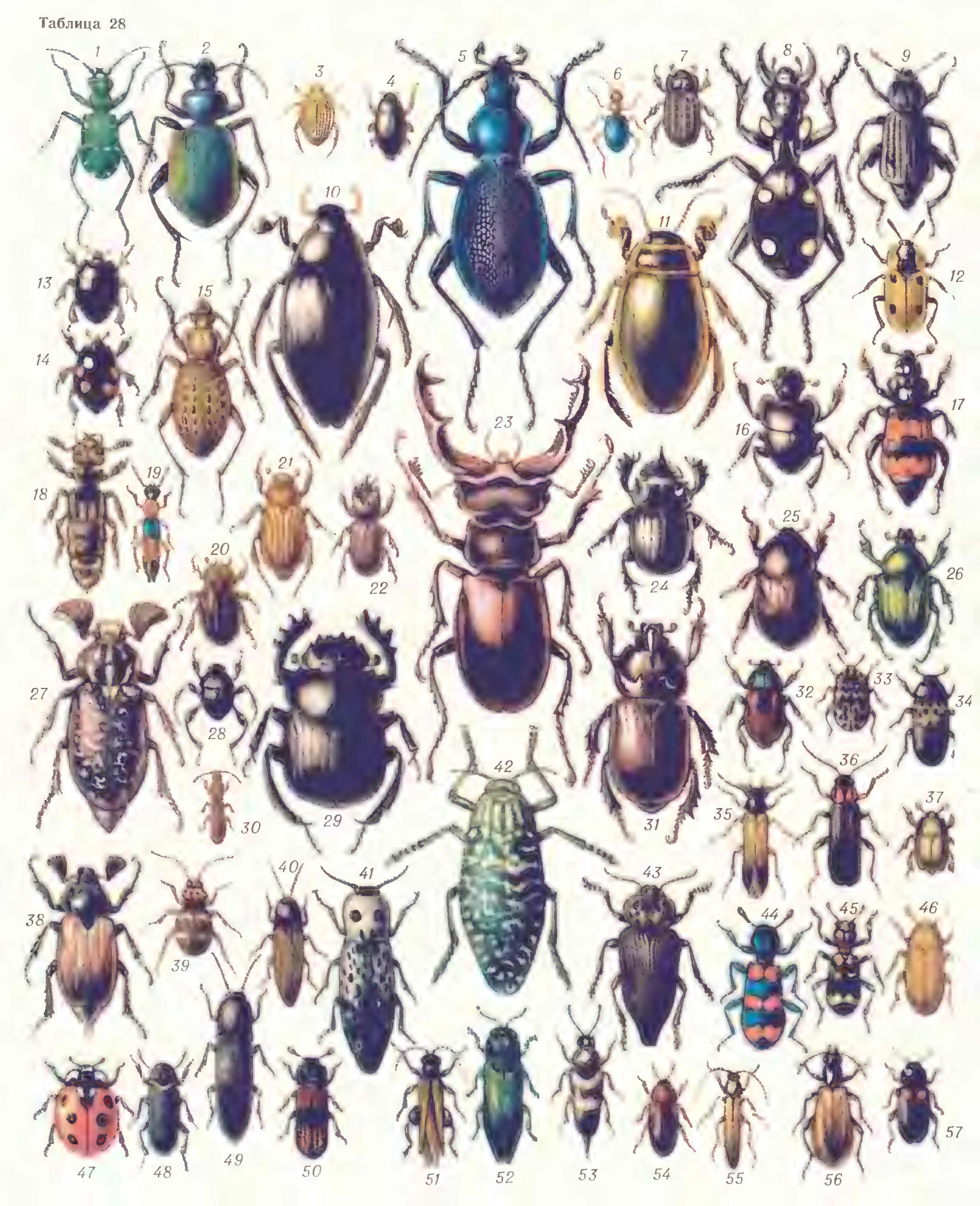
Таблица 26



Чешуекрылые (бабочки). П а р у с н и к и: *1* — махаон (*Papilio machaon*), *1a* — его гусеница; *2* — аполлон (*Parnassius apollo*) Б е л я н к и: *3* — крушинница (*Gonepteryx rhamni*); *4* — шафрановая желтушка (*Colias crocea*), *5* — боярышница (*Aporia crataegi*), *6* — репница (*Pieris rapae*). Т о л с т о г о л о в к и: *7* — розоцветная толстоголовка (*Pyrgus malvae*); *8* — толстоголовка-запятая (*Erynnis comma*), *8a* — её гусеница Н и м ф а л и д ы: *9* — перламутровка Аглая (*Mesoacidalia aglaja*); *10* — шашечница цинксия (*Melitaea cinxia*), *10a* — её гусеница; *11* — адмирал (*Vanessa atalanta*), *11a* — его гусеница; *12* — тополевый ленточник (*Ladoga populi*); *13* — многоцветница (*Nymphalis polychloros*), *13a* — её гусеница. Г о л у б я н к и: *14* — голубянка Икар (*Polyommatus icarus*), самец, *14a* — самка, *14б* — гусеница С а т и р ы: *15* — чернушка-медуза (*Erebia medusa*), *15a* — её гусеница

Чешуекрылые (бабочки). Хохлатки: *1* — дубовая хохлатка (*Peridea anceps*). Тонкопряды: *2* — хмелевый тонкопряд (*Hepialus humuli*). Бражники. *3* — мёртвая голова (*Acherontia atropos*), *3а* — её гусеница. Пяденицы: *4* — крыжовниковая пяденица (*Abraxas grossulariata*). Коконопряды: *5* — сосновый коконопряд (*Dendrolimus pini*), *5а* — его гусеница. Серпокрылки: *6* — берёзовая серпокрылка (*Drepana falcataria*). Веерокрылки: *7* — шестипалая веерокрылка (*Alucita hexadactyla*). Пальцекрылки: *8* — пятипалая пальцекрылка (*Pterophorus pentadactylus*). Волнянки: *9* — златогузка (*Euproctis chrysorrhoea*), *9а* — её гусеница; *10* — монашенка (*Lymantria monacha*). Павлиноглазки: *11* — большой ночной павлиний глаз (*Saturnia pyri*), *11а* — его гусеница. Огнёвки: *12* — стеблевой мотылёк (*Ostrinia nubilalis*); *13* — подсолнечниковая огнёвка (*Homoeosoma nebulellam*). Листовёртки: *14* — зелёная дубовая листовёртка (*Tortrix viridana*). Стеклянницы: *15* — большая тополевая стеклянница (*Sesia apiformis*). Совки: *16* — голубая орденская лента (*Catocala fraxini*). Древоточцы: *17* — пахучий древоточец (*Cossus cossus*), *17а* — его гусеница. Настоящие моли: *18* — платяная моль (*Tineola bisselliella*). Пестрянки: *19* — лабазниковая, или таволговая, пестрянка (*Zygaena filipendulae*). Лишайницы: *20* — четырёхточечная лишайница (*Lithosia quadra*). Медведицы: *21* — медведица кайя (*Arctia caja*), *21а* — её гусеница

Таблица 28


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57

К таблице 28

Жесткокрылые (жуки).

Жужелицы:

1 — полевой скакун (*Cicindela campestris*);
2 пахучий красотел (*Calosoma sycophanta*);
5 — кавказская жужелица (*Carabus caucasicus*);
6 — трескучий бомбардир (*Brachinus crepitans*);
8 гигантская жужелица (*Anthia mannerheimi*);
15 зернистая жужелица (*Carabus granulatus*).

Плавунчики:

3 водяной плавунчик (*Halilus fluviatilis*).

Вертячки:

4 вертячка-поплавок (*Gyrinus natatór*).

Плавунцы:

11 окаймлённый плавунец (*Dytiscus marginalis*).

Трогиды (песчаники):

7 обыкновенный песчаник (*Trox sabulosum*).

Мертвоеды:

9 чёрный трупоед (*Necrodes littoralis*);
12 четырёхточечный мертвоед (*Xylodrepa quadripunctata*);
17 рыжебулавый могильщик (*Necrophorus vespillo*).

Водолюбы:

10 чёрный водолюб (*Hydrophilus atterimus*)

Карапузики:

13 одноцветный карапузик (*Hister unicolor*);
14 четырёхпятнистый карапузик (*Hister quadrinotatus*).

Стафилиниды:

18 — волосатый стафилин (*Emus hirtus*);
19 береговой стафилин (*Paederus riparius*).

Рогачи:

22 — однорогий рогач (*Sinodendron cylindricum*);
23 жук-олень (*Lucanus cervus*).

Пластинчатоусые:

16 европейский кравчик (*Lethrus apterus*),
20 олёнка (*Epicometis hirta*);
21 — июньский нехрущ (*Amphimallon solstitialis*);
24 — лунный копр (*Copris lunaris*);
25 кукурузный навозник (*Pentodon idiota*);
26 — золотистая бронзовка (*Cetonia aurata*);
27 — мраморный хрущ (*Polyphylla fullo*),
28 сизиф (*Sisyphus schaefferi*);
29 священный скарабей (*Scarabaeus sacer*);
31 обыкновенный жук-носорог (*Oryctes nasicornis*);
32 кузька хлебный (*Anisoplia austriaca*);
38 — западный майский жук (*Melolontha melolontha*).

Плоскотелки:

30 — суринамский мукоед (*Oryzaephilus surinamensis*).

Кожееды:

33 музейный жук (*Anthrenus museorum*);
34 — ветчинный кожеед (*Dermestes lardarius*).

Сверлилы:

35 лиственное сверлило (*Elateroides dermestoides*).

Мягкотелки:

36 — бурая мягкотелка (*Cantharis fusca*).

Блестянки:

37 — рапсовый цветоед (*Meligetes aeneus*)

Притворяшки:

39 — притворяшка-вор (*Ptinus fur*).

Щелкуны:

40 полосатый щелкун (*Agriotes lineatus*);
41 — щелкун Прайса (*Alaus parreyssi*);
49 - чёрный щелкун (*Athous niger*).

Златки:

42 — изменчивая златка (*Julodis variolaris*);
43 чёрная златка (*Capnodis tenebrionis*),
52 узкотелая зелёная златка (*Agrilus viridis*).

Пестряки:

44 — пчелиный пестряк (*Trichodes apiarius*);
45 — муравьиный пестряк (*Thanasimus formicarius*).

Малинные жуки:

46 — обыкновенный малинник (*Byturus tomentosus*).

Божьи коровки:

47 семиточечная коровка (*Coccinella septempunctata*).

Точильщики:

48 — домовый точильщик (*Anobium pertinax*)

Узкотелки:

50 — перевязанная узкотелка (*Bitoma crenata*).

Узкокрылки:

51 — желтовая узкокрылка (*Oedemera flavescens*).

Горбатки:

53 перевязанная горбатка (*Mordella fasciata*).

Грибовики:

54 двуточечный грибовик (*Dacne bipustulata*).

Тенелюбы.

55 бородатый тенелюб (*Serropalpus barbatus*)

Мохнатки:

56 обыкновенная мохнатка (*Largia hirta*).

Пыльцееды:

57 — желтоплечий пыльцеед (*Mycetochara humeralis*).

К таблице 29

Жесткокрылые (жуки).

Дровосеки (усачи):

1 большой осиновый скрипун (*Saperda carcharias*);
3 реликтовый усач (*Callipogon relictus*);
5 — альпийский усач (*Rosalia alpina*);
20 — бразильский длинноногий арлекин (*Acrocinus longimanus*).

Чернотелки:

2 — лесная чернотелка (*Upis ceramboides*);
6 песчаный медляк (*Opatrum sabulosum*);
11 большой мучной хрущак (*Tenebrio molitor*).

Нарывники:

4 — фиолетовая майка (*Meloë violaceus*);
12 — шпанская, или ясеневая, мушка (*Lytta vesicatoria*);
13 изменчивый нарывник (*Mylabris variabilis*).

Огнецветки:

7 — гребнеусая огнецветка (*Pyrochroa pectinicarnis*).

Листоеды:

8 — толстоногая радужница (*Donacia crassipes*);
9 тополевый листоед (*Melasoma populi*);
10 — колорадский картофельный жук (*Leptinotarsa decemlineata*);
16 свекловичная щитоноска (*Cassida nebulosa*);
22 выемчатая крестоцветная блошка (*Phyllotreta vittata*).

Ложнослоники:

14 — беловатый ложнослоник (*Anthribus albinus*).

Златки:

15 яванская двухцветная златка (*Megaloxantha bicolor*)

Трубковёрты:

17 плодовая казарка (*Rhynchites bacchus*);
19 — ореховый трубковёрт (*Apoderus coryli*);
23 — плодовая букарка (*Coenorrhinus pauxillus*);
24 — тополевый трубковёрт (*Rhynchites populi*).

Долгоносики:

18 пальмовый долгоносик (*Rhynchophorus palmarum*);
25 обыкновенный фрачник (*Lixus iridis*);
26 — сосновая стволовая смолёвка (*Pissodes pini*);
27 точечная смолёвка (*Pissodes notatus*);
28 — дубовый плодожил (*Curculio glandium*),
29 люцерновый скосарь (*Otiorrhynchus ligustici*),
30 обыкновенный свекловичный долгоносик (*Bothynoderes punctiventris*);
31 яблоневый цветоед (*Anthonomus pomorum*).

Зерновики:

21 — гороховая зерновка (*Bruchus pisorum*).

Короеды:

32 большой еловый лубоед (*Dendroctonus micans*);
33 — стенограф, или шестизубый короед (*Ips sexdentatus*),
35 халькограф (*Pityogenes chalcographus*);
36 — большой лесной садовник (*Blastophagus piniperda*);
37 типограф (*Ips typographus*).

Пластинчатоусые:

34 — африканский голиаф (*Goliathus goliathus*).

Таблица 29

Таблица 30А

Представители основных групп клещей (размеры значительно увеличены): *1* — амбарный *Caloglyphus rodionovi*, *2, 3* — панцирные *Belba globipes* и *Cepheus latus*; *4* — волосяной железница *Demodex folliculorum*, *5* — перьевой *Zachvatkinia sternae*; *6* — чесоточный зудень (*Acarus siro*); *7, 8* — пресноводные *Arrenurus globator* и *Piona coccinea*, *9* — галловый *Eriophyes oculatus*; *10* — обыкновенный паутинный клещ (*Tetranychus telarius*); *11, 12* — аргасовые *Argas persicus* и *Ornithodoros papillipes*, *13* — гамазовый *Androlaelaps hermaphrodita*; *14, 15* — иксодовые *Dermacentor marginatus* и *Ixodes persulcatus*; *16* — клещ-сенокосец *Opilioacarus segmentatus*

Таблица 30Б

Полужесткокрылые (клопы): *1* — обыкновенный водяной скорпион (*Nepa cinerea*), *2* — ранатра *Ranatra linearis*, *3* — обыкновенный гладыш (*Notonecta glauca*); *4* — штриховатый гребляк (*Sigara striata*); *5* — морская водомерка (*Halobates sp.*), *6* — болотная водомерка (*Gerris paludum*); *7* — грушевая кружевница (*Stephanitis pyri*), *8* — бескрылый красноклоп (*Pyrrhocoris apterus*); *9* — подкорник сосновый клоп (*Aradus cinnamomeus*); *10* — постельный клоп (*Cimex lectularius*); *11* — щавелевый краевик (*Coreus marginatus*); *12* — свекловичный слепняк (*Polymerus cognatus*); *13* — хищнец редувий ряженый (*Reduvius personatus*); *14* — остроголовый щитник (*Aelia acuminata*); *15* — рапсовый клоп (*Eurydema oleracea*); *16* — зелёный древесный клоп, или зелёный щитник (*Palomena prasina*); *17* — итальянский клоп (*Graphosoma italicum*); *18* — вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*)

Таблица 31
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33

К таблице 31

МОЛЛЮСКИ.

Моноплакофоры:

1 — неопилина Галатеи (*Neopilina galatheae*).

Соленогастры:

2 нематомения *Nematomenia corallophila* на ветке коралла.

Панцирные:

3 — акантохитон *Acanthochiton rubrolineatus*.

Брюхоногие.

Переднежаберные:

4 — морское ушко (*Haliotis tuberculata*);
5 — микадотрохус Бейрнха (*Mikadotrochus beyrichii*);
6 — черноморская пателла (*Patella pontica*);
7 — тигровая ципрея (*Cypraea tigris*);
8 — текстильный конус (*Conus textile*);
9 — средиземноморская каринарня (*Carinaria mediterranea*);
10 обыкновенная вольва (*Volva volva*);
11 мраморная турбо (*Turbo marmoratus*);
12 — гигантская тугали (*Tugali gigas*);
16 — гигантский стромбус (*Strombus gigas*);
17 — катушка-гребень (*Armiger crista*);
20 — пятнистая аморня (*Amoria maculata*);
21 — фиссурелла (*Fissurella sp.*).

Заднежаберные:

13 — полосчатый глаукус (*Glaucus lineatus*);
14 — морской ангелок (*Clione limacina*);
24 — тритония Хомберга (*Tritonia hombergi*).

Лёгочные:

18 — брадибена Вайриха (*Bradybaena weirychi*);
19 — голубой слизень (*Bielzia coerulans*).

Лопатоиогие:

15 — морской зуб (*Dentalium vulgare*).

Двустворчатые:

22 — японский гребешок (*Chlamys farrerinipponensis*);
23 — шероховатая лнма (*Lima scarba*);
25 — обрубленная мня (*Mya truncata*);
26 — обыкновенный прудовик (*Lymnaea stagnalis*);
27 — гигантская тридакна (*Tridacna gigas*);
28 — церастодерма Ламарка (*Cerastoderma lamarcki*).

Головоногие:

29 — осьминог адскнй вампнр (*Vampyroteuthis infernalis*);
30 — осьмнног (*Octopus vulgaris*);
31 — кальмар чудесная лампа (*Thaumatolampas diadema*);
32 лекарственная каракатица (*Sepia officinalis*);
33 крупнопупковый наутилус (*Nautilus macromphalus*).

К таблице 32

РАКОВИНЫ.

Саркодовые:

1 — раковинная амёба (*Difflugia pyriformis*);
2 — фораминифера (*Linticulina echinata*).

Жгутиконосцы:

3 — панцирный жгутнконосец (*Ceratium arcticum*).

Плечеиогие:

4 — теребратулина *Terebratulina caputserpentis*.

Ракообразные:

5, 6 — ракушковые рачки *Leptocythere pellucida* и *Cytheridea papillosa*;
7 — морской жёлудь *Balanus tintinnabulum rosa*.

Моллюски.

Панцирные:

8 — мопалия Миддендорфа (*Mopalia middendorfii*).

Брюхоногие:

13—27 — переднежаберные:
13 — натика (*Natica canrena*);
14 — лямбис-скорпион (*Lambis scorpio*);
15 — ципрея (*Cypraea staphylea*);
16 — золотая ципрея (*Cypraea aurantia*);
17 — червеобразный верметус (*Vermetus lumbricalis*);
18 — епнскопская митра (*Mitra episcopalis*);
19 — перекрёстный вексиллиум (*Vexillum transpositum*);
20 — фараонский кланкулус (*Clanculus pharaonis*);
21 — сегвенция (*Seguenzia sp.*);
22 — триумфальная гилдфордня (*Guildfordia triumphans*);
23 — гигантскнй сиринкс (*Syrinx aruanus*);
24 — ксенофора Кано (*Xenophora kanoi*);
25 — удивительная тетчерня (*Tahacheria mirabilis*);
26 — решетчатый трофон (*Trophon clathratus*);
27 — мурекс пальма-роза (*Murex palmarosae*);
9, 10, 28 — заднежаберные:
9 — завитая лимацина (*Limacina helicina*);
10 — перакле (*Peracle sp.*);
28 — зелёная бертелиння (*Berthellinia chloris*);
11,12 — лёгочные:
11 — ахатина (*Achatina suturalis*);
12 — цилиндрическая зебрина (*Zebrina cylindrica*).

Двустворчатые:

29 — красивый спондилюс (*Spondylus pictorum*);
30 — ребристая сердцевндка (*Cardium costata*);
31 — лофа петушнный гребень (*Lopha cristagalli*);
32 — хама (*Chama lagarus*);
33 — гигантская кристария (*Cristaria herculea*);
34 — крылья ангела (*Cyrtopleura costata*);
35 — арктическая куспидария (*Cuspidaria arctica*).

Головоногие:

36 — наутилус (*Nautilus sp.*) — распил;
37 — стефаноцерус Хамфрн (*Stephanocerus humphryi*);
38 — аргонавт Арго (*Argonauta argo*);
39 — лекарственная каракатица (*Sepia officinalis*).

Таблица 32

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39

Карпообразные: *1* — пиранья *Roosveltiella nattereri*; *2* — тетрагоноптер *Hemigrammus caudovittatus*; *3* — тернеция *Gymnocorymbus ternetzi*; *4* — красный неон (*Hyphessobrycon cardinalis*); *5* — нанностом *Nannostomus marginatus*; *6* — клинобрюшка *Gasteropelecus sp.*; *7* — большая тигровая рыба (*Hydrocyon goliath*), *8* — вьюн (*Misgurnus fossilis*); *9* — белый амур (*Ctenopharyngodon idella*); *10* — голавль (*Leuciscus cephalus*); *11* — горчак (*Rhodeus sericeus*); *12* — жерех (*Aspius aspius*); *13* — золотой карась (*Carassius carassius*); *14* — серебряный карась (*Carassius auratus gibelio*); *15* — краснопёрка (*Scardinius erythrophthalmus*), *16* — лещ (*Abramis brama*); *17* — линь (*Tinca tinca*); *18* — маринка (*Schizothorax intermedius*), *19* — пескарь (*Gobio gobio*); *20* — плотва (*Rutilus rutilus*); *21* — катля (*Catla catla*); *22* — краснопёрка Брандта (*Tribolodon brandti*) в брачном наряде; *23* — рыбец (*Vimba vimba*); *24* — подуст (*Chondrostoma nasus*); *25* — сазан (*Cyprinus carpio*); *26* — белый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*); *27* — уклейка (*Alburnus alburnus*); *28* — аральский усач (*Barbus brachycephalus*); *29* — чехонь (*Pelecus cultratus*); *30* — чукучан (*Catostomus catostomus*), *31* — электрический угорь (*Electrophorus electricus*)

Лососеобразные: *1* — сёмга (*Salmo salar*); *2* — сёмга в брачном наряде; *3* — проходная кумжа (*Salmo trutta*); *4* — кумжа в брачном наряде; *5* — озёрная форель (*Salmo trutta morpha lacustris*), *6* — ишхан (*Salmo ischchan*); *7* — ручьевая форель (*Salmo trutta, morpha fario*); *8* — каспийский лосось (*Salmo trutta caspicus*), *9* — микижа (*Salmo mykiss*); *10* — кета (*Oncorhynchus keta*), *11* — кета в брачном наряде; *12* — горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*); *13* — горбуша в брачном наряде; *14* — нерка (*Oncorhynchus nerka*) в брачном наряде, *15* — кижуч (*Oncorhynchus kisutsch*) в брачном наряде; *16* — чавыча (*Oncorhynchus tschawytscha*) в брачном наряде; *17* — сима (*Oncorhynchus masu*) в брачном наряде; *18* — арктический голец (*Salvelinus alpinus*); *19* — арктический голец в брачном наряде; *20* — мальма (*Salvelinus alpinus malma*) в брачном наряде; *21* — палия (*Salvelinus alpinus lepechini*), *22* — кунджа (*Salvelinus leucomaenis*); *23* — гаймень (*Hucho hucho*), *24* — ленок (*Brachymystax lenok*); *25* — сибирский хариус (*Thymallus arcticus*); *26* — азиатская корюшка (*Osmerus eperlanus dentex*); *27* — мойва (*Mallotus villosus*), самка, *28* — то же, самец

Окунеобразные: *1* — ауха (*Siniperca chua-tsi*), *2* — речной окунь (*Perca fluviatilis*); *3* — судак (*Stizostedion lucioperca*); *4* — лоцман (*Naucrates ductor*); *5* — мозамбикская тилапия (*Tilapia mossambica*); *6* — тёмный горбыль (*Sciaena umbra*); *7* — прилипало (*Echeneis naucrates*); *8* — чёрный живоглот (*Chiasmodon niger*); *9* — мраморная нототения (*Notothenia rossi*), *10* — большой летрин (*Lethrinus chrysostomus*); *11* — парусник (*Istiophorus platypterus*), *12* — скумбрия (*Scomber scombrus*); *13* — синепёрый тунец (*Thunnus thynnus*); *14* — ставрида (*Trachurus trachurus*), *15* — пятнистая зубатка (*Anarhichas minor*); *16* — змеиная макрель (*Gempylus serpens*); *17* — красный тай (*Pagrus major*); *18* — рыба хирург (*Acanthurus achilles*), *19* — рогатый занкл (*Zanclus cornutus*); *20* — полулунный голакант (*Holacanthus ciliaris*); *21* — желтополосая рыба-ангел (*Pomacanthus ciliaris*); *22* — никобарский голакант (*Holacanthus nicobaricus*); *23* — черночепрачная рыба-бабочка (*Chaetodon ephippium*); *24* — рыба-попугай (*Scarus taenioptenis*), самка; *25* — то же, самец; *26* — морская собачка-павлин (*Blennius pavo*); *27* — бычок-кругляк (*Neogobius melanostomus*), самец; *28* — то же, самка; *29* — змееголов *Channa argus*.

Таблица 36

Скорпенообразные: *1* — угольная рыба (*Anoplopoma fimbria*), *2* — бурый терпуг (*Hexagrammos octogrammus*); *3* — зубатый терпуг (*Ophiodon elongatus*); *4* — трезубцевый окунь (*Sebastes schlegeli*); *5* — золотистый окунь (*Sebastes marinus*); *6* — полосатая крылатка, или рыба-зебра (*Pterois volitans*); *7* — бычок-подкаменщик (*Cottus gobio*); *8* — европейский керчак (*Myoxocephalus scorpius*); *9* — рогатый бычок (*Enophrys diceraus*); *10* — жёлтая тригла (*Trigla lucerna*); *11* — восточный долгопёр (*Dactyloptena orientalis*); *12* — агономал *Agonomalus proboscidalis*; *13* — лептагон *Leptagonus decagonus*; *14* — пинагор (*Cyclopterus lumpus*), *15* — бычок-парусник (*Nautichthys oculofasciatus*); *16* — желтокрылка (*Cottocomephorus grewingki*); *17* — бородавчатка (*Synanceja verrucosa*), *18* — морской ёрш (*Scorpaena porcus*); *19* — европейский липарис (*Liparis liparis*); *20* — северный карепрокт (*Careproctus reinhardti*); *21* — большая голомянка (*Comephorus baicalensis*)

Таблица 37А

Сиговые: *1* белорыбица (*Stenodus leucichthys leucichthys*); *2* — волховский сиг (*Coregonus baeri*); *3* — валёк (*Prosopium cylindraceum*); *4* чир (*Coregonus nasus*); *5* пелядь (*Coregonus peled*); *6* муксун (*Coregonus muksun*); *7* — омуль (*Coregonus autumnalis*).

Таблица 37Б

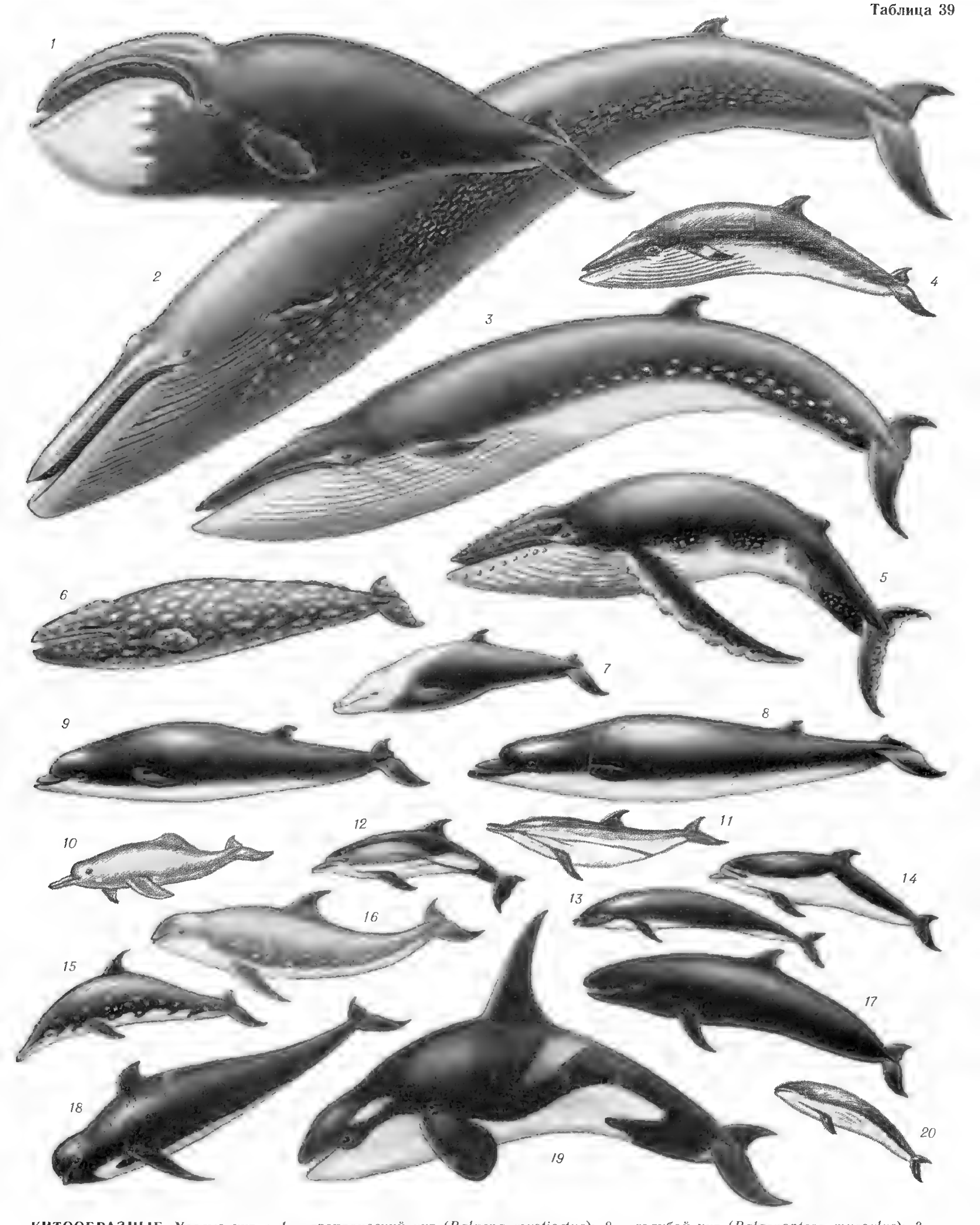
Осетрообразные: *1* белуга (*Huso huso*); *2* — сибирский осётр (*Acipenser baeri*), *2а* - голова снизу, *3* — шип (*Acipenser nudiventris*), *3а* — голова снизу; *4* севрюга (*Acipenser stellatus*); *5* большой амударьинский лжелопатонос (*Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*); *6* малый амударьинский лжелопатонос (*Pseudoscaphirhynchus hermanni*); *7* - псефур (*Psephurus gladius*); *8* — веслонос (*Polyodon spathula*).

Таблица 38А

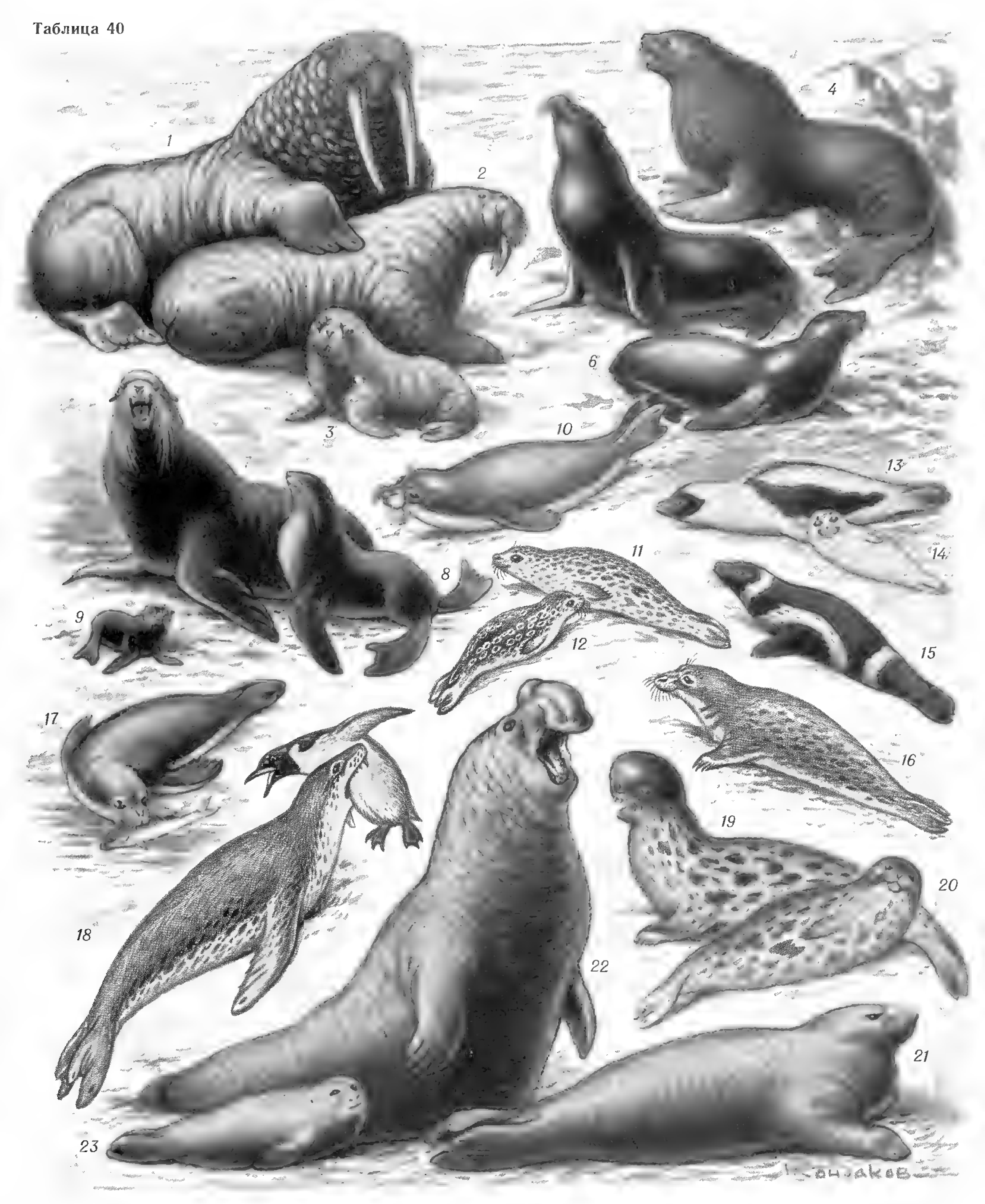
Акулы: *1* гигантская акула молот (*Sphyrna tudes*), *2* морской ангел (*Squatina squatina*); *3* японская акула пилонос (*Pristiophorus japonicus*); *4* гигантская акула (*Cetorhinus maximus*); *5* китовая акула (*Rhincodon typus*); *6* — серо-голубая акула (*Isurus glaucus*); *7* морская лисица (*Alopias vulpinus*); *8* тигровая акула (*Galeocerdo cuvier*).

Таблица 38Б

Скаты: *1* — морской кот (*Dasyatis pastinaca*); *2* — пила-рыба (*Pristis pectinatus*); *3* морская лисица (*Raja clavata*); *5* манта (*Manta birostris*), *4* она же, вид снизу; *6* — электрический скат (*Torpedo marmorata*)



КИТООБРАЗНЫЕ. Усатые киты: *1* — гренландский кит (*Balaena mysticetus*); *2* — голубой кит (*Balaenoptera musculus*); *3* — финвал (*Balaenoptera physalus*); *4* — малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*); *5* — горбач (*Megaptera novaeangliae*); *6* — серый кит (*Eschrichtius gibbosus*). **Зубатые киты:** *7* — клюворыл (*Ziphius cavirostris*); *8* — северный берардиус (*Berardius bairdi*); *9* — высоколобый бутылконос (*Hyperoodon ampullatus*); *10* — иния (*Inia geoffrensis*); *11* — полосатая стенелла (*Stenella caeruleoalbus*); *12* — белобочка (*Delphinus delphis*), *13* — северный дельфин (*Lissodelphis borealis*); *14* — афалина (*Tursiops truncatus*); *15* — гребнезубый дельфин (*Steno bredanensis*); *16* — серый дельфин (*Grampus griseus*); *17* — чёрная косатка (*Pseudorca crassidens*); *18* — обыкновенная гринда (*Globicephala melaena*); *19* — косатка (*Orcinus orca*), *20* — обыкновенная морская свинья (*Phocoena phocoena*).



ЛАСТОНОГИЕ: *1—3* — морж (*Odobenus rosmarus*): *1* самец, *2* самка, *3* детёныш; *4* — сивуч (*Eumetopias jubatus*), самец; *5, 6* северный морской лев (*Zalophus californianus*): *5* — самец, *6* — самка; *7 9* северный морской котик (*Callorhinus ursinus*): *7* самец, *8* самка, *9* детёныш; *10* — морской заяц (*Erignathus barbatus*); *11* обыкновенный тюлень (*Phoca vitulina*); *12* — кольчатая нерпа (*Pusa hispida*); *13, 14* — гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandica*): *13* – самец, *14* — белёк; *15* — полосатый тюлень (*Histriophoca fasciata*), самец; *16* серый тюлень (*Halichoerus grypus*); *17* средиземноморский тюлень-монах (*Monachus monachus*); *18* морской леопард (*Hydrurga leptonyx*); *19, 20* — хохлач (*Cystophora cristata*): *19* самец, *20* самка; *21 23* – южный морской слон (*Mirounga leonina*): *21* — самка, *22* самец, *23* детёныш.

ЗЕМНОВОДНЫЕ. Безногие: *1* — цейлонский рыбозмей (*Ichtyophis glutinosus*), самка, обвившаяся вокруг яиц в норе; *2* — кольчатая червяга (*Siphonops annulatus*). **Хвостатые:** *3* — полосатый сирен (*Pseudobranchus striatus*), *4* — европейский протей (*Proteus anguinus*), *5* — аксолотль, личинка тигровой амбистомы (*Ambystoma tigrinum*); *6, 7* — малоазиатский тритон (*Triturus vittatus*): *6* — самец, *7* — самка; *8* — семиреченский лягушкозуб (*Ranodon sibiricus*); *9* — кавказская саламандра (*Mertensiella caucasica*); *10* — пятнистая саламандра (*Salamandra salamandra*). **Бесхвостые:** *11* — краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina*); *12* — обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus*); *13* — кавказская крестовка (*Pelodytes caucasicus*); *14* — жаба-повитуха (*Alytes obstetricans*), самец с кладкой яиц; *15* — серая жаба (*Bufo bufo*); *16* — зелёная жаба (*Bufo viridis*); *17* — яванская веслоногая лягушка (*Rhacophorus reinwardti*), *18* — суринамская пипа (*Pipa pipa*); *19* — филломедуза (*Phyllomedusa sp.*), охраняющая отложенную в листья икру; *20* — древесный листолаз (*Phyllobates bicolor*), с головастиками; *21* — венесуэльская рогатка (*Ceratophrys cornuta*); *22* — древолаз (*Dendrobates sp.*); *23, 24* — изменчивый ателоп (*Atelopus varius*); *25* — обыкновенная квакша (*Hyla arborea*), *26* — древолаз (*Dendrobates sp.*), *27* — южноафриканский узкорот (*Breviceps adspersus*); *28* — остромордая лягушка (*Rana arvalis*); *29* — то же, самец в брачном наряде; *30* — прудовая лягушка (*Rana esculenta*); *31* — леопардовая лягушка (*Rana pipiens*)

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ. Клювоголовые: *1* гаттерия (*Sphenodon punctatus*). **Ящерицы:** *2* — лопастнохвостый геккон (*Ptychozoon homalocephalum*); *3* крымский геккон (*Gymnodactylus kotschyi*); *4* — туркменский эублефар (*Eublepharis turcmenicus*); *5* — обыкновенный чешуеног (*Pygopus lepidopodus*); *6* — руинная агама (*Agama ruderata*); *7* — каменная агама (*Agama planiceps*); *8* — пятнистая круглоголовка (*Phrynocephalus maculatus*); *9* — ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus*); *10* — летучий дракон (*Draco volans*); *11* плащеносная ящерица (*Chlamydosaurus kingi*); *12* зелёная игуана (*Iguana iguana*); *13* — шлемоносный василиск (*Basiliscus basiliscus*); *14* — обыкновенный хамелеон (*Chamaeleo chamaeleon*); *15* комодский варан (*Varanus komodoensis*); *16* — серый варан (*Varanus griseus*); *17* дальневосточный сцинк (*Eumeces latiscutatus*); *18* европейский гологлаз (*Ablepharus kitaibelii*), *19* молох (*Moloch horridus*); *20* — галапагосская морская игуана (*Amblyrhynchus cristatus*)

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ. Змеи: *1* — обыкновенная слепозмейка (*Typhlops vermicularis*); *2* — обыкновенный уж (*Natrix natrix*), *3* водяной уж (*Natrix tesselata*), *4* — амурский полоз (*Elaphe schrencki*), *5* леопардовый полоз (*Elaphe situla*), *6* стрела-змея (*Psammophis lineolatus*); *7* — песчаная эфа (*Echis carinatus*); *8* — обыкновенный удав, или боа (*Constrictor constrictor*), *9* сетчатый питон (*Python reticulatus*); *10* — обыкновенная анаконда (*Eunectes murinus*); *11* — эскулапова змея (*Elaphe longissima*); *12* — очковая змея (*Naja naja*); *13* — двуцветная пеламида (*Pelamys platurus*); *14* гюрза (*Vipera lebetina*); *15* — обыкновенная гадюка (*Vipera berus*); *16* кавказская гадюка (*Vipera kaznakowi*); *17* обыкновенный щитомордник (*Agkistrodon halys*); *18* — гремучая змея (*Crotalus horridus*), *19* — медянка (*Coronella austriaca*).

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ. Черепахи: *1* — матамата (*Chelys fimbriata*); *2* — арраy (*Podocnemis expansa*); *3* — австралийская змеиношейная черепаха (*Chelodina longicollis*); *4* — африканская пеломедуза (*Pelomedusa subrufa*); *5* — индийская кровельная черепаха (*Kachuga tecta*); *6* — звёздчатая черепаха (*Testudo elegans*); *7* — кожистая черепаха (*Dermochelys coriacea*); *8* — среднеазиатская черепаха (*Testudo horsfieldi*); *9* — средиземноморская черепаха (*Testudo graeca*); *10* — бисса (*Eretmochelys imbricata*); *11* — зелёная, суповая черепаха (*Chelonia mydas*); *12* — красноухая черепаха (*Pseudemys scripta*), *13* — украшенная черепаха (*Chrysemys picta*); *14* — дальневосточная черепаха (*Trionyx sinensis*); *15* — болотная черепаха (*Emys orbicularis*); *16* — каспийская черепаха (*Mauremys caspica*); *17* — она же, вид снизу; *18* — каймановая черепаха (*Chelydra serpentina*)

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ. Крокодилы: *1* — нильский крокодил (*Crocodylus niloticus*); *2* — миссисипский аллигатор (*Alligator mississippiensis*); *3* — каймановый аллигатор (*Caiman crocodilus*); *4* — китайский аллигатор (*Alligator sinensis*); *5* — гавиаловый крокодил (*Thomistoma schlegelii*)

ПТИЦЫ. Воробьинообразные: *1* — малый зелёный рогоклюв (*Calyptomena viridis*); *2* — девятицветная питта (*Pitta brachyura*); *3* — скалистый петушок (*Rupicola rupicola*); *4* — синяя котинга (*Cotinga cincta*), *5* — деревенская ласточка (*Hirundo rustica*); *6* — пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*), *7* — певчий дрозд (*Turdus philomelos*); *8* — желтоголовый королёк (*Regulus regulus*); *9* — крапивник (*Troglodytes troglodytes*); *10* — большая райская птица (*Paradisaea apoda*); *11* — райская мухоловка (*Terpsiphone paradisi*); *12* — розовый скворец (*Pastor roseus*); *13* — варакушка (*Cyanosylvia svecica*); *14* — сойка (*Garrulus glandarius*); *15* — обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella*); *16* — иволга (*Oriolus oriolus*); *17* — снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*); *18* — кардинал (*Pyrrhuloxia cardinalis*), *19* — огненный ткачик (*Euplectes franciscano*); *20* — черноголовая амадина (*Poephila gouldiae*); *21* — зебровая амадина (*Taeniopygia guttata*), *22* — райская вдовушка (*Vidua paradisea*); *23* — нектарница Фалькенштейна (*Cinnyris falkensteini*); *24* — домовый воробей (*Passer domesticus*); *25* — большая синица (*Parus major*), *26* — огненный астрильд (*Lagonosticta senegala*)

ПТИЦЫ. Попугаеобразные: *1* — кеа (*Nestor notabilis*), *2* — ожереловый попугайчик (*Psittacula krameri*); *3* — нимфовый попугайчик (*Nymphicus hollandicus*), *4* — карликовый попугай (*Micropsitta pusio*), *5* — совиный попугай (*Strigops habroptilus*), *6* — красный лори (*Domicella domicella*); *7* — пёстрый лори (*Trichoglossus novahollandiae*), *8* — красный ара (*Ara macao*); *9* — гиацинтовый ара (*Anodorhynchus hiacinthinus*), *10* — голубой (сине-жёлтый) ара (*Ara ararauna*), *11* — какаду инка (*Kakatoe leadbeateri*), *12* — желтохохлый какаду (*Kakatoe galerita*); *13* — чёрный какаду (*Probosciger aterrimus*); *14* — двухцветный попугай (*Eclectus pectoralis*), самка; *15* — то же, самец, *16* — розелла (*Platycercus eximius*); *17* — волнистый попугай (*Melopsittacus undulatus*); *18* — жако (*Psittacus erythacus*), *19* — синелобый попугай (*Amazona aestiva*)

ПТИЦЫ. Колибри: *1* — сапфо (*Sappho sparganura*); *2* — пурпурная (*Eulampis jugularis*); *3* — рогатая (*Heliactin cornuta*), *4* — сапфировая (*Hylocharis sapphirina*); *5* — топазовая (*Topaza pella*); *6* — зорька (*Heliangelus exortis*); *7* — орлиный клюв (*Eutoxeres aquila*), *8* — ракетохвостая (*Loddigesia mirabilis*); *9* — знаменосец (*Ocreatus underwoodii*); *10* — молния (*Colibri coruscans*); *11* — мечеклюв (*Ensifera ensifera*); *12* — исполинская (*Patagona gigas*); *13* — ласточка (*Aglaiocercus kingi*); *14* — шлемоносная (*Oxypogon guerini*); *15* — шмель (*Acestrura bombus*); *16* — великолепный эльф (*Lophornis magnificus*), самец и самка; *17* — солнечная (*Phaethornis longuemareus*), *18* — эльф (*Lophornis sp.*), самка и самец; *19* — радужная (*Coeligena iris*)

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ. Сумчатые: *1* — северный опоссум (*Didelphis marsupialis*), *2* — карликовая сумчатая мышь (*Antechinus maculatus*); *3* — пятнистохвостая сумчатая куница (*Dasyurus maculatus*); *4* — сумчатый крот (*Notoryctes typhlops*); *5* — сумчатый муравьед (*Myrmecobius fasciatus*); *6* — водяной опоссум (*Chironectes minimus*), *7* — хоботноголовый кускус (*Tarsipes spenserae*), *8* — коала (*Phascolarctos cinereus*); *9* — карликовая сумчатая летяга (*Petaurus breviceps*); *10* — серый кенгуру (*Macropus gigantea*), *11* — древесный кенгуру (*Dendrolagus spadix*); *12* — полосатый кенгуру (*Lagostrophus fasciatus*); *13* — карликовый летучий кускус (*Acrobates pygmaeus*); *14* — кроличий бандикут (*Thylacomys lagotis*), *15* — полосатый бандикут (*Perameles bougainvillei*); *16* — восточноавстралийский сумчатый тушканчик (*Antechinomys laniger*); *17* — сумчатый дьявол (*Sarcophilus harrisi*), *18* — пятнистый кускус (*Phalanger maculatus*); *19* — сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*); *20* — короткошёрстный вомбат (*Vombatus ursinus*)

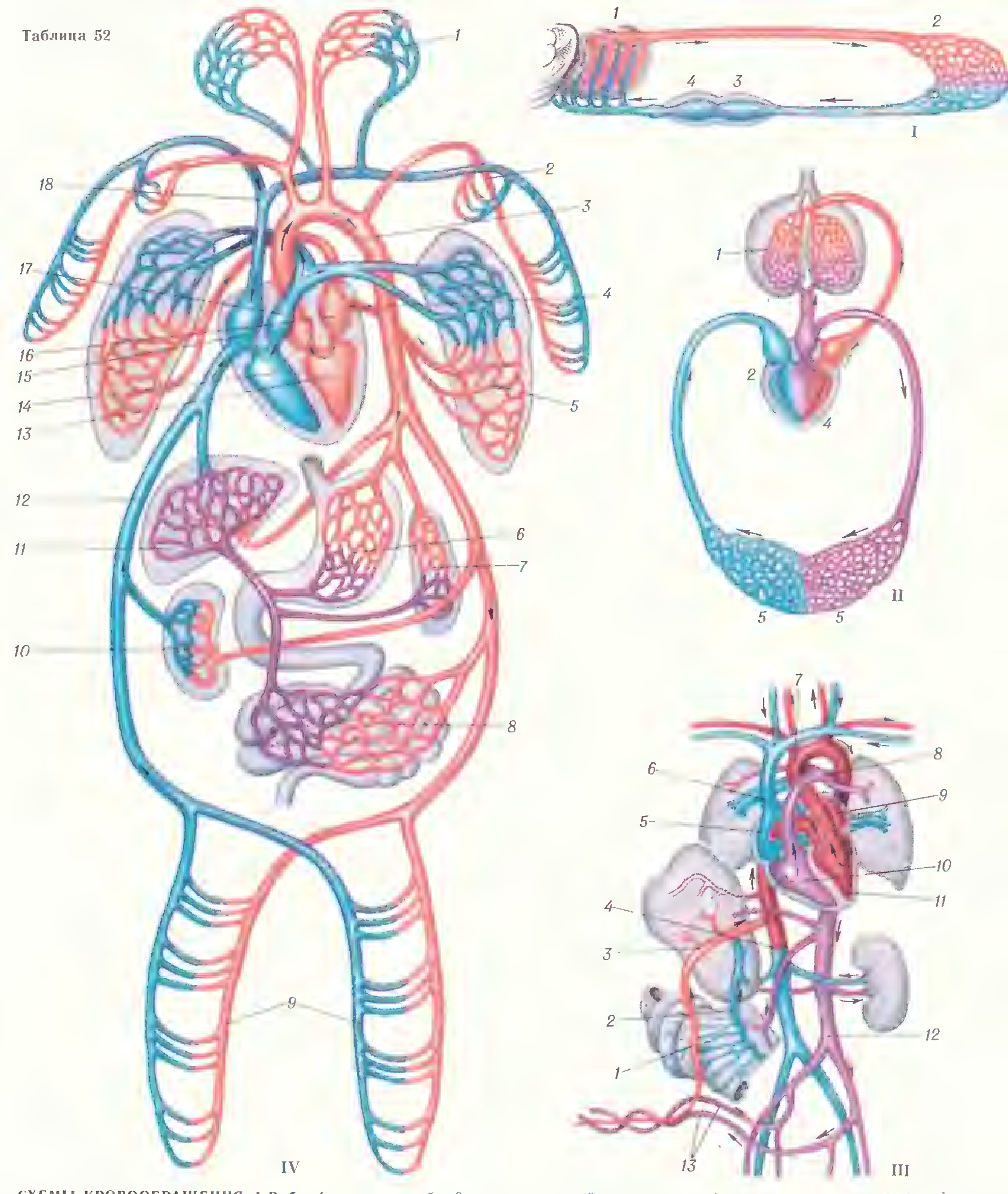
ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА И ФОРМА ЖИВОТНЫХ. Маскировка. Криптическая окраска гармонирует с фоном и характерна для животных, обитающих в траве и на листьях: зеленый кузнечик (*Tettigonia viridissima*) 1, зелёный щитник (*Palomena prasina*) 3, гусеница пядениц 4, квакша *Hyla arborea* 6; для птиц, незаметных на стволах деревьев: козодой *Caprimulgus europaeus* — 20 или на фоне опавшей листвы — самка тетерева (*Lyrurus tetrix*) с птенцами — 22, у самца покровительственная окраска сочетается с яркой демонстрационной окраской (половой диморфизм); сезонный диморфизм у куропатки *Lagopus lagopus* 42 и горностая (*Mustela erminea*) – 43 Расчленяющая окраска расчленяет контур тела животного, делая его незаметным: креветка *Penaeus japonicus* 12, рогатый занкл (*Zanclus cornutus*) - 13, полосатая рыба-бабочка (*Chaetodon strigatus*) - 14, пигоплит *Pygoplites diacanthus* 15, жёлтополосатая рыба ангел (*Pomacanthus ciliaris*) 16, оленёнок аксиса (*Cervus axis*) — 21. Скрадывающая противотень создаёт эффект плоского однотонного предмета; характерна для большинства рыб, у которых тёмная окраска спины сливается с тенью на брюшной стороне – 8

Демонстрация. Предупреждающая окраска предостерегает хищника о несъедобности жертвы: божья коровка *Leis dunlopi* 35, ядовитый нарывник рода *Mylabris* 37, ядозуб *Heloderma suspectum* 40, скунс (*Mephitis mephitis*) 41. Привлекающая окраска в сочетании с криптической способствует выживанию животных и их размножению: красная орденская лента (*Catocala nupta*) 23, голубокрылая кобылка (*Oedipoda caerulescens*) — 24, тушканчик *Allactaga elater* 39 в покое не заметен на

окружающем фоне и заметен для особей своего вида в движении. У г р о ж а ю щ а я о к р а с к а спасает незащищённых животных от хищников: глазчатые пятна на крыльях бабочки *Caligo eurilochus* — 25 в позе угрозы похожи на глаза сычика-эльфа (*Micrathene whitneyi*) — 26; гусеница винного бражника (*Pergesa elpenor*) 27, ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus*) 38 в позе угрозы.

Мимикрия. М и м е з и я подражательное сходство животных с растениями или предметами в природной обстановке: обыкновенный богомол (*Mantis religiosa*) 2, похожий на зелёный побег; палочник *Carausius morosus* 5, подражающий сухой травинке; выпь *Botaurus stellaris* 7, незаметная среди камыша; тряпичник (*Phyllopteryx eques*) — 9, морской конёк *Hippocampus guttulatus* — 10 и длиннорылая рыба-игла (*Syngnathus typhle*) – 11, похожие на водоросли; саргассовый морской клоун (*Histrio histrio*) 17, европейский керчак (*Myoxocephalus scorpius*) — 19, напоминающие обросшие подводные камни; камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*) — 18 подобна плоскому камню. М и м е т и з м сходство формы тела и окраски незащищённых животных с защищёнными: бабочка-белянка *Dismorphia astynome* – 28 похожа на ядовитую бабочку-геликониду *Heliconius eucrate* — 29, бабочка-стеклянница *Aegeria apiformis* 31 и муха журчалка *Temnostoma vespiforme* — 32 похожи на осу *Paravespula germanica* — 30, неядовитый американский уж (*Simophis rhinostoma*) 34 похож на ядовитого кораллового аспида (*Micrurus frontalis*) — 33, таракан *Prosoplecta semperi* — 36 сходен по окраске и форме тела с божьей коровкой - 35.

Таблица 52



СХЕМЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ. I Рыба: *1* — сосуды жабр; *2* — сосуды тела; *3* — предсердие; *4* — желудочек сердца. **II Земноводное:** *1* — сосуды лёгких; *2* — правое предсердие; *3* — левое предсердие, *4* — желудочек сердца; *5* — сосуды тела. **III Зародыш человека:** *1* — пупочная вена, *2* — воротная вена, *3* — венозный проток; *4* — нижняя полая вена; *5* — правое предсердие; *6* — верхняя полая вена; *7* — аорта, *8* — артериальный проток; *9* — левое предсердие, *10* — правый желудочек, *11* — левый желудочек, *12* — брюшная аорта, *13* — пупочные артерии. **IV Человек:** *1* — сосуды головы и шеи, *2* — верхней конечности; *3* — аорта, *4* — лёгочная вена, *5* — сосуды лёгкого, *6* — желудка, *7* — селезёнки, *8* — кишечника, *9* — нижних конечностей, *10* — почки, *11* — печени; *12* — нижняя полая вена, *13* — левый желудочек сердца; *14* — правый желудочек сердца; *15* — правое предсердие, *16* — левое предсердие, *17* — лёгочная артерия, *18* — верхняя полая вена. Красным цветом обозначена артериальная кровь; тёмно-красным — смешанная с преимуществом артериальной, фиолетовым — смешанная с преимуществом венозной, синим — венозная

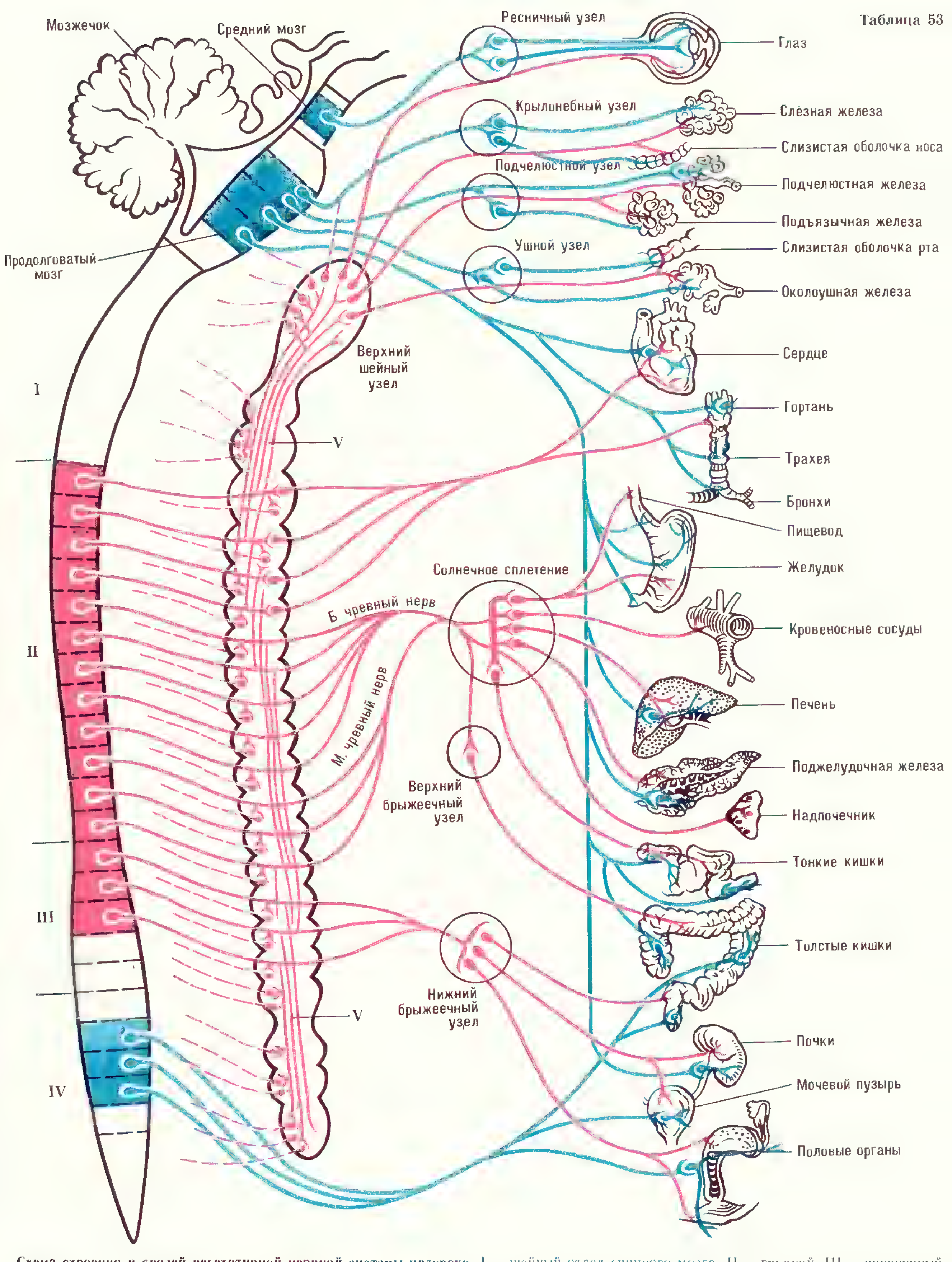


Схема строения и связей вегетативной нервной системы человека. I — шейный отдел спинного мозга, II — грудной, III — поясничный, IV — крестцовый, V — пограничный симпатический ствол. Синим обозначена парасимпатическая система, красным — симпатическая, метасимпатическая система на схеме не отражена.

Таблица 54

стволовая кроветворная клетка

клетка детерминированная к миелоцитопоэзу

клетка детерминированная к лимфоцитопоэзу

КЛЕТКИ ПРЕДШЕСТВЕННИКИ

эритроцитов

гранулоцитов и макрофагов

тромбоцитов

В–лимфоцитов

Т–лимфоцитов

проэритробласт

базофильный эритробласт

полихроматофильный эритробласт

эозинофильный эритробласт (нормобласт)

ретикулоцит

эритроцит (нормоцит)

миелобласты нейтрофильный базофильный эозинофильный

промиелоциты нейтрофильный базофильный эозинофильный

миелоциты нейтрофильный базофильный эозинофильный

метамиелоциты нейтрофильный базофильный эозинофильный

палочкоядерные нейтрофильный базофильный эозинофильный

сегментоядерные нейтрофильный базофильный эозинофильный

монобласт

промоноцит

моноцит

макрофаги

мегакариобласт

промегакариоцит

мегакариоцит

тромбоциты

В–лимфоцит

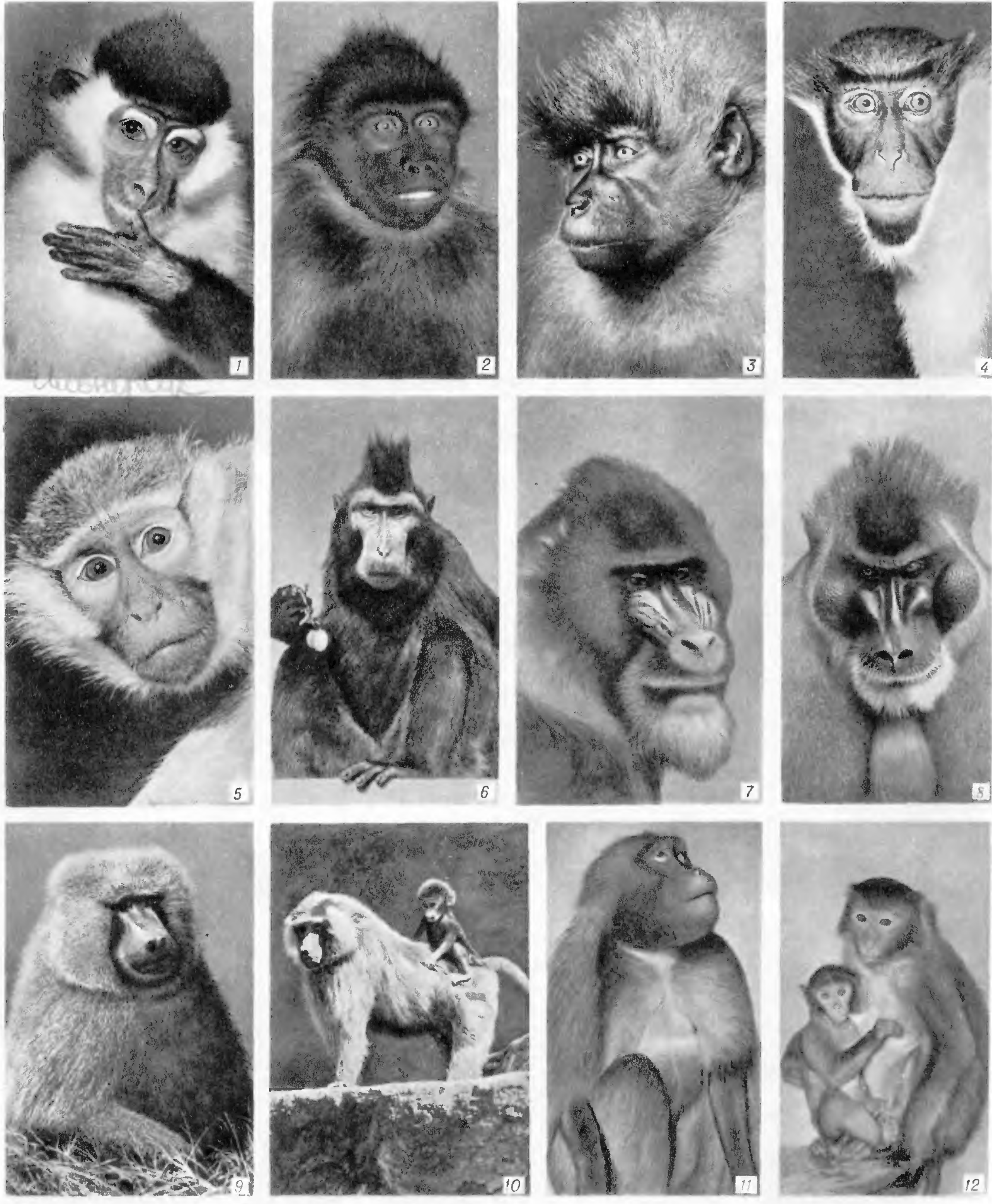
плазматическая клетка (плазмоцит)

Т–лимфоцит

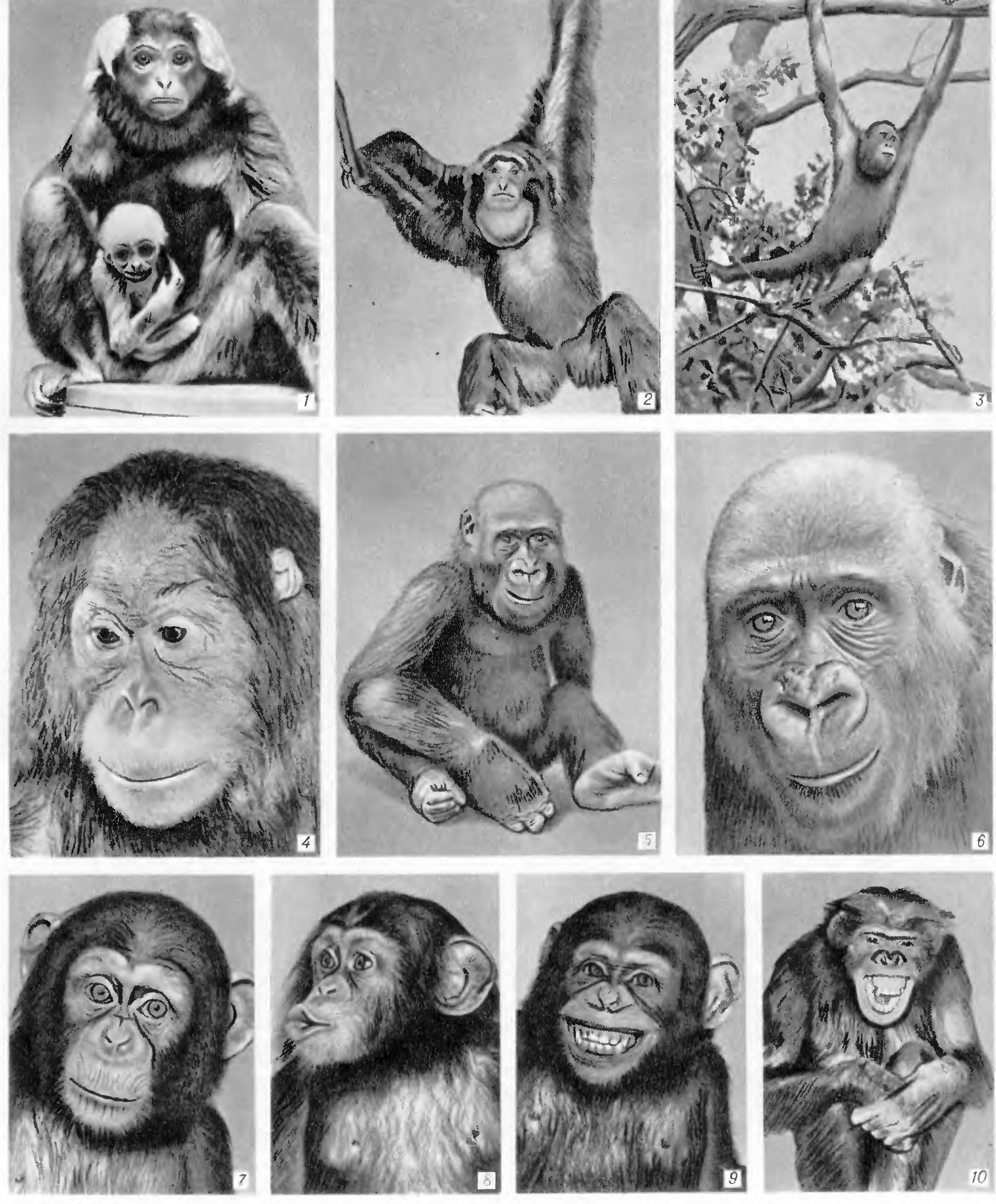
ПРИМАТЫ. Полуобезьяны. Семейство тупайи: *1* — перохвостая тупайа (*Ptilocercus lowii*), *2* — обыкновенная тупайа (*Tupaia glis*); семейство лемуровые: *3* — воротничковый лемур, или вари (*Lemur variegatus*, *Varecia variegatus*), *4* — кошачий лемур (*Lemur catta*), *5* — мангустовый лемур (*Lemur mongoz*), *6* — мышиный лемур (*Microcebus murinus*); семейство руконожковые: *7* — мадагаскарская руконожка (*Daubentonia madagascariensis*); семейство индриевые: *8* — короткохвостый индри (*Indri indri*); семейство лориевые: *9* — тонкий лори (*Loris tardigradus*), *10* — толстый лори (*Nycticebus coucang*), *11* — галаго Демидова (*Galago demidovii*); семейство долгопятовые: *12* — филиппинский долгопят (*Tarsius syrichta*).

Таблица 56

Широконосые обезьяны. Семейство игрунковые: *1* — обыкновенная игрунка (*Callitopithecus jacchus*), *2* — львиная золотистая игрунка (*Leontideus rosalia*); семейство цепкохвостые: *3* — белолобый капуцин (*Cebus albifrons*), *4* — беличий саймири (*Saimiri sciureus*), *5* — мирикина трёхполосная (*Aotes trivirgatus*), *6* — саки-монах (*Pithecia monachus*), *7* — чёрный, или красноспинный, саки (*Chiropotes satanas*), *8* — лысый уакари (*Cacajao calvus*), *9* — красный уакари (*Cacajao rubicundus*). **Узконосые обезьяны.** Семейство мартышкообразные: *10* — красный лангур (*Presbytis melalophos*), *11* — гульман (*Presbytis entellus*), *12* — красный толстотел (*Colobus badius*), *13* — немейский тонкотел (*Pygathrix nemaeus*), *14* — носач (*Nasalis larvatus*).



Узконосые обезьяны. Семейство мартышкообразные: *1* — воротничковый мангобей (*Cercocebus torquatus*), *2* — бородатый мангобей (*Cercocebus aterrimus*), *3* — гривистый мангобей (*Cercocebus albigena*), *4* — мартышка-диана (*Cercopithecus diana*), *5* — зелёная мартышка (*Cercopithecus aethiops*), *6* — хохлатый павиан (*Cynopithecus niger*, или *Macaca nigra*), *7* — мандрил (*Mandrillus sphinx*), *8* — дрил (*Mandrillus leucophaeus*), *9* — бабуин (*Papio cynocephalus*), *10* — гамадрил (*Papio hamadryas*), *11* — гелада (*Theropithecus gelada*), *12* — резус (*Macaca mulatta*).



Человекообразные обезьяны. Семейство гиббоновые: *1* — белорукий гиббон, или лар (*Hylobates lar*); *2* — сростнопалый сиаманг (*Symphalangus syndactylus*); семейство понгиды: *3, 4* — орангутан (*Pongo pygmaeus*); *5, 6* — горная горилла (*Gorilla gorilla beringei*), *7, 8, 9* — шимпанзе (*Pan troglodytes*), *10* — карликовый шимпанзе (*Pan paniscus*).